П. М. ЖУКОВСКИЙ

БОТАНИКА

„Советская Наука"
1949

П. М. ЖУКОВСКИЙ

БОТАНИКА

Допущено
Министерством высшего образования СССР в качестве учебника
для государственных университетов и с.-х. вузов

Издание третье, значительно переработанное и дополненное

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО „СОВЕТСКАЯ НАУКА"
Москва 1949

ПРЕДИСЛОВИЕ

Третье издание данного курса общей ботаники значительно переработано и перестроено. Это — почти новая книга. Новые данные имеются во всех разделах курса. Порядки растений, низших и высших, автор стремился расположить на филогенетических основах. Филогенез покрытосемянных растений представлен здесь по системе академика А. А. Гроссгейма. Его графическая схема приведена полностью, но число порядков в тексте, а в единичных случаях и последовательное расположение их, мною изменено; я не мог также согласиться с упразднением однодольных.

В этом издании автором показаны заслуги отечественных учёных, сделавших своими открытиями большой вклад в развитие ботанической науки.

Решения исторической сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. Ленина в августе 1948 г. легли в основу этого руководства. В систематике указаны виды для лесозащитных полос.

Многие рисунки являются оригинальными. Часть их исполнена моим сотрудником В. А. Гуляевым.

Ввиду того, что в высших учебных заведениях имеются самостоятельные кафедры физиологии растений, дарвинизма, дендрологии, фитопатологии, генетики, микробиологии и луговодства, в этом руководстве помещены лишь в кратком виде необходимые данные из поименованных дисциплин.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Роль растения в природе. Повсюду на поверхности земного шара мы встречаем представителей растительного мира. Даже пустыни, на которые приходится более одной трети суши земного шара, будучи бедны высшими растениями, изобилуют водорослями, лишайниками и бактериями. Огромные пространства заняты весьма густой растительностью. Леса покрывают около шестой части суши. Кроме того, существуют еще необъятные территории саванн, степей, лугов, а также возделанных и занятых культурными растениями земель. Растительность занимает не только сушу. В океанах и морях она встречается до значительной глубины. Богатая растительность существует и в пресноводных водоёмах. Наконец, Арктику и Антарктику, снеговые горные вершины также нельзя считать лишёнными растений.

Растения — по их роли в природе — делят на зелёные и незелёные. Легко наблюдаемая нами в природе растительность характеризуется, за небольшим исключением, зелёным цветом. Даже в областях с холодной зимой, где лиственные деревья осенью теряют листья, большинство хвойных деревьев и некоторые кустарники остаются зелёными. В тропических и отчасти субтропических странах преобладающая часть растительности круглый год остаётся зелёной. Это имеет важные последствия, так как жизнь на земле может существовать при условии, если значительная часть земной поверхности постоянно покрыта зелёными растениями (надо учитывать, конечно, и зелёные растения океанов и морей).

Роль зелёных растений может быть коротко определена так:

1) зелёные растения обеспечивают атмосферный воздух кислородом, необходимым для дыхания большинства организмов;

2) в процессе жизнедеятельности зелёных растений создаются из неорганических веществ и воды огромные массы органического вещества, которые затем используются как пища самими растениями, животными и человеком;

3) в органическом веществе зелёных растений аккумулируется солнечная энергия, за счёт которой развивается жизнь на земле и которая представляет в то же время основу энергетических ресурсов, используемых человеком в промышленности;

4) растения дают огромное количество продуктов, необходимых человеку как сырьё для различных промышленных производств.

Атмосферный воздух, которым дышит большинство организмов, в том числе и человек, состоит из различных газов — азота, кислорода, водорода, углекислого газа и др. Азот составляет главную часть атмосферного воздуха — 78,03% (по объёму), кислород — 20,99%, углекислый газ — 0,03% (в нижних слоях атмосферы), аргон — около 1%; другие газы присутствуют в незначительном количестве (водород, неон, гелий и пр.).

Подавляющее большинство организмов, как животных, так и растительных, нуждается для дыхания в кислороде.

В процессе дыхания, а также горения, происходит окисление разных органических веществ, т. е. связывание свободного кислорода; в результате дыха-

ния образуются (в основном) углекислый газ и вода. Помимо этого, непрерывно совершаются окислительные процессы в земной коре. Нетрудно представить себе, что содержание свободного кислорода в атмосфере быстро уменьшалось бы, и он, наконец, совсем бы исчез из атмосферы, как свободный газ, если бы не существовали какие-то восстановительные процессы, пополняющие запасы свободного кислорода в атмосфере.

Эти процессы и совершаются в зелёных растениях.

Основой восстановления кислорода являются вода и углекислый газ. Проникая внутрь зелёных листьев и зелёных стеблей, углекислый газ растворяется в воде, которая содержится в тканях этих органов растения (а в воде ручьев, рек, озёр, морей и океанов он растворён постоянно), и при посредстве солнечной энергии и особого вещества — хлорофилла (от которого и зависит зелёная окраска растений), вступает в сложные реакции; происходит одно из наиболее замечательных явлений в природе — фотосинтез. В процессе фотосинтеза из воды высвобождается кислород, пополняя этим путём ту потерю его в атмосфере, которая происходит от связывания кислорода. Но высвобождение кислорода составляет только одну из сторон жизнедеятельности растений. Результатом фотосинтеза является образование сахара, крахмала и других углеводов в зелёных частях растений, а они являются главной пищей для растения, главным строительным материалом, благодаря которому оно может расти и развиваться.

Однако растение не может существовать за счёт лишь тех углеводов, которые образуются в зелёных листьях. Основой всякого организма является белок. Кроме того, растению нужны масла и другие вещества. Чтобы белки образовались в растении, оно должно получать «сырьё» не только из воздуха, но также из почвы.

Корневая система служит растению прежде всего для получения из почвы воды и разных растворённых в ней минеральных, неорганических, веществ, которые внутри растения перерабатываются в различные органические соединения.

Жизнь высшего зелёного растения может быть обеспечена только при условии соединения работы листьев и корней. И те и другие питают растение (как это видно будет из дальнейшего).

Лиственные леса тропических и умеренных широт, хвойные леса, луга, степи, мощный зелёный планктон океанов, морей, необозримые пространства культурных полей представляют собой неисчислимые количества живых растений, использующих энергию солнца, составные части почвы, воздуха и воды, превращая их в крахмал, сахар, белки, масла и пр. Эти органические продукты, необходимые для растения, в дальнейшем используют животные и человек.

В погоне за растительной пищей совершают свои грандиозные перелёты кочующие птицы, над полями и деревьями неустанно носятся насекомые, питающиеся частями или выделениями растений.

Мы высеваем на гектар меньше полуцентнера обыкновенных несъедобных семян свекловицы и получаем при хорошем урожае около тысячи пудов чистого сахара. Один гектар леса ассимилирует ежегодно около 3 600 *кг* углерода из воздуха, для чего необходимо около 16 000 000 $м^3$ воздуха. Но водоросли океанов, морей и других водоёмов ассимилируют углекислоты в 4—5 раз более, нежели надземные растения.

Тимирязев особенно подчёркивал значение зелёных растений в накоплении солнечной энергии и выразил это в образных словах: «Пища служит источником силы в нашем организме потому только, что она не что иное, как консерв солнечных лучей».

Таким образом, растения обеспечивают человеку не только возможность дыхания благодаря выделяемому ими кислороду, но доставляют многочислен-

ные необходимые продукты: крахмал, сахар, белки, жиры, каучук, гуттаперчу, взрывчатые вещества, волокна, бумагу, эфирные масла, смолы, древесину, дубильные экстракты, краски, лекарства, корма для животных, табак, махорку, чай, кофе, какао, вино, фрукты, овощи, мёд, различные кислоты, витамины, камеди, слизи, клей и др. Даже мясо, молоко, масло, сыр, яйца, шёлк, шерсть, кожу и прочие продукты животноводства мы имеем благодаря тому, что домашние животные питаются растениями. Животные являются в этом случае только посредниками между человеком и растением.

Наконец, каменный уголь, нефть, торф — основа энергетической промышленности — являются продуктами растительного происхождения. Энергетика всего земного, энергетика почти всей промышленности и транспорта обеспечивается действием солнца и деятельностью растений. Однако растительный мир осуществляет свою роль на диалектических основах. Если бы одни только зелёные растения действовали в природе, на земле в короткое время образовались бы такие колоссальные количества органической материи, что жизнь стала бы невозможной. Поэтому, наряду с синтезом органических веществ (прежде всего углеводов, белков и масел) из неорганических элементов, одновременно происходит распад синтезированных соединений до первоначальных неорганических. Этот распад совершается не только в результате дыхания организмов и посмертного разложения их, но, главным образом, вследствие деятельности незелёных растений, лишённых хлорофилла, — бактерий и грибов, сплошь заселяющих верхние слои почвы и водных бассейнов, развивающихся также на мёртвых остатках животных и растений.

«Круговорот» веществ в природе при посредстве растений. В сухом веществе любого растения можно обнаружить такие основные элементы, как углерод, кислород, водород, азот, сера, фосфор, калий и др. Подавляющая часть приходится на долю углерода и кислорода (45 и 42%). Азот составляет всего 1,5%, но тем не менее в живом теле организма он имеет решающее значение. В растении обнаружено в малых, а частью в мельчайших, дозах ещё многое другое: железо, магний, кальций, бор, кремний, хлор, иод, алюминий, марганец, цинк, медь, кобальт, натрий и др. Обнаружено даже в ничтожных количествах золото (конечно, тоже в виде растворимого соединения).

Источниками для поглощения этих веществ растением являются почва и воздух. Очевидно, что если бы растения использовали всё это безвозвратно, когда-нибудь обнаружился бы дефицит этих элементов. На самом деле, в природе существует «круговорот» этих веществ, в данном случае через растения. Нельзя себе представить круговорот, как баланс, в котором приход и расход точно совпадают. Земля не изолирована во вселенной, и неорганическая материя на земле связана с пространством Галактики, в котором обращается Земля как планета. Примером такой связи можно считать хотя бы то, что Земля подвергается сильнейшей «бомбардировке» космическими лучами, фотонами солнечной массы, метеоритами и пр. Круговорот веществ на Земле через растения не надо понимать, как циклическое перемещение всех поглощаемых растениями элементов. Перемещение совершается не по замкнутому кругу, но идёт по спирали, представляя собой восхождение от низшего к высшему, поскольку весь мир не перестаёт эволюционировать, изменяться. Круговорот веществ через растения есть одно из проявлений общего мирового закона развития (см. дальше). «...процесс развития следует понимать не как движение по кругу, не как простое повторение пройденного, а как движение поступательное, как движение по восходящей линии, как переход от старого качественного состояния к новому качественному состоянию...» (И. Сталин, Вопросы ленинизма, 11-е изд., стр. 537).

Ознакомимся несколько подробнее с круговоротом отдельных элементов, составляющих тело растений.

Свободный углерод в виде графитов, алмаза содержится в земной коре только в глубинных слоях, где высокие температуры и давление препятствуют соединению его с другими элементами. В виде различных соединений (карбидов) углерод в глубинных частях нашей планеты представлен широко, а на поверхности земли ныне известно уже свыше миллиона различных химических соединений углерода. На этом зиждется история органического мира. Исходным же материалом для круговорота углерода через растение служит углерод углекислоты.

Углекислый газ (двуокись углерода) используется растением для синтеза углеводов, белков, масел и других веществ. Можно отметить, что ежегодный урожай хлебного зерна на земном шаре выводит из атмосферы около 15 млн. *т* углерода.

В настоящее время содержание углекислоты (CO_2) в атмосфере составляет несколько более 0,03%. Значительно больше углекислоты растворено в океанах и морях. Высчитано, что зелёные растения, поглощающие углекислый газ в процессе фотосинтеза, могли бы в течение 33 лет израсходовать весь атмосферный запас его. Убыль углекислоты пополняется во время вулканических извержений и продолжительное время после них, главным же образом в результате деятельности организмов. В процессе дыхания все живые существа выделяют в атмосферу углекислый газ. Особенно много выделяется его из почвы благодаря присутствию в ней разнообразных бактерий, водорослей, грибов, корней высших растений. При процессах брожения, гниения остатков животных и растений также выделяется в атмосферу углекислый газ. Сжигание топлива на заводах, фабриках, в транспортных механизмах, в жилищах, отчасти лесные пожары и т. п. выделяют очень много углекислого газа. Некоторая часть углерода, углекислоты и других углеродистых соединений не возвращается в атмосферу и тем самым надолго выключается из круговорота. Это относится прежде всего к карбонатным горным породам, к коралловым сооружениям, к известковым отложениям на дне океанов вместе с погребёнными в них скелетами, раковинами и панцырями организмов. Эти известковые пласты содержат колоссальное количество углекислоты. Остатки растений и животных, погребённые в земной коре и превращённые в нефть, каменные и бурые угли, торф, сапропель и пр., также в большей массе своей пока ещё выключены из круговорота углерода; однако в атмосфере поддерживается в общем одинаковое количество углекислого газа.

Кислород на земле представлен не только в свободном виде (в составе воздуха). При температурах 700—800° Ц кислород уже связывается с водородом, образуя пары воды. В составе воды кислород и водород также являются источником жизни растений уже по одному тому, что только в водных растворах растения используют и углекислоту и твёрдые минеральные вещества. Кислород и водород используются не только физически, в виде воды, но и химически, для построения растением углеводов, белков, масел, органических кислот и пр. Доказано также, что выделяющийся в атмосферу свободный кислород (в процессе фотосинтеза) получается из молекул воды, а не углекислоты. Вода же составляет главную по объёму составную часть растения. Она разносит по растению все минеральные и органические растворённые вещества, обусловливает деятельность ферментов, нормальное физическое состояние органов, растворяет углекислоту и пр.

Свободный кислород используется живыми растениями для дыхания. Другой механизм, который выделял бы в атмосферу столь колоссальное количество кислорода, как зелёные растения, за счёт разложения воды и углекислоты, нам неизвестен. Высвобождение кислорода растениями в процессе фотосинтеза происходит настолько интенсивно, что затушёвывает обратный процесс

связывания кислорода в процессах дыхания. Поэтому убыль свободного кислорода в результате дыхания зелёных растений легко обнаруживается только тогда, когда прекращается процесс фотосинтеза (в темноте, при слабом свете или при отсутствии зелёных органов).

Азот содержится в теле растения в небольшом количестве (1,5%), в то время как в атмосфере его очень много (78,03%). Значение азота для растения определяется тем, что белки принадлежат к азотистым соединениям, а они составляют основу живой материи. Использование зелёным растением атмосферного азота происходит почти исключительно через посредников — незелёных бактерий, живущих в почвах. Одни из видов этих бактерий усваивают атмосферный азот и образуют простые неорганические азотистые соединения, используемые корнями зелёных растений в водных растворах. Другие бактерии разлагают находящиеся в почвах трупы растений и животных, превращая эти остатки в аммонийные, а потом в азотнокислые соли, которые могут усваиваться корнями зелёных растений. Таким образом, для использования атмосферного азота зелёные растения не могут обходиться без бактерий. Некоторое количество азота зелёные растения получают в атмосферных осадках, в форме простых неорганических соединений. В теле зелёных растений простые азотистые соединения превращаются в сложные органические (белки). Обратный процесс — распад белков при дыхании или гниении — приводит к выделению аммиака, который может улетучиваться в значительной части в атмосферу. Внимание человека в настоящее время и направлено в сторону наибольшего использования атмосферного азота для растениеводства и других целей, причём прибегают к сооружению мощных заводов для изготовления минеральных азотистых соединений из атмосферного азота (связывание атмосферного азота).

Сера, как и азот, используется растениями для построения белков. В почве содержится большое количество сернокислых соединений, а иногда обнаруживаются крупные месторождения серы (которые могут быть использованы растениями лишь при помощи человека). Много серы в различных водоёмах. Хорошо известны многочисленные серные источники. Сернокислые соли, сульфаты образуются в почве за счёт деятельности особых бактерий.

Отдача серы растениями и животными происходит регулярно. Распад белков, обусловливаемый, например, гнилостными бактериями, сопровождается выделением сероводорода. В каменных углях плохого технического достоинства присутствует также много серы, и при сгорании этих углей выделяется сернистый ангидрид. Сернистые газы, окисляясь и соединяясь с основаниями, возвращают почве сернокислые соли, вновь используемые растениями.

Фосфор участвует в построении важнейших веществ для жизни растения. Сложные белки, ферменты требуют фосфора. Он участвует в фотосинтезе, в дыхании, в брожении. При распаде углеводов он воспринимает освобождающуюся при этом энергию и аккумулирует её. Он необходим в половом процессе. В газообразном состоянии в атмосфере он отсутствует. Запасы его в земной коре очень велики. В почвах он присутствует в виде различных фосфорнокислых солей; в земной коре существуют фосфоритовые руды с высоким содержанием фосфора. Промышленность обеспечивает их использование растениями. После смерти растений и животных фосфор белков возвращается почве. Недостаток в почвах легкодоступных растениям соединений фосфора является причиной огромного производственного значения фосфорных удобрений.

Большое значение для растений имеют магний и железо. Магний входит в состав хлорофилла, а железо присутствует в теле пластид. И магний и железо встречаются в рудах, а также в веществах, растворённых в воде океанов и морей. В почве эти элементы обычно присутствуют в растворимых соединениях.

Также велики в земной коре запасы калия и кальция, которые являются необходимыми элементами в жизни растения. Они прежде всего необходимы для нормальной структуры коллоидов клетки.

Кремний в растениях широко используется для инкрустирования клеточных оболочек, особенно у некоторых водорослей, хвощей, осок, злаков. Кремния много в почве. Большие количества кремнекислоты растворены в морской воде, в реках.

Ряд других металлов и металлоидов растения также получают из почвы или из морской воды и возвращают их после своей смерти туда же.

Многие из перечисленных усваиваемых элементов возвращаются растениями не только в процессе разложения после смерти всего организма, но и периодически во время жизни — в опавших листьях, стеблях, корке, плодах, оболочках семян, спор, в отмирающих участках корней, корневищ, в различного рода наружных выделениях. В наибольших же количествах во время жизни растений непрерывно возвращаются обратно в атмосферу: кислород (в свободном виде, затем в испаряющейся воде и в углекислом газе от дыхания), водород (в испаряющейся воде) и углерод (в углекислом газе). Азот связывается надолго. Такие же элементы, как фосфор, калий, кальций, железо, магний и др., в газообразном воздушном состоянии отсутствуют. Растения получают их из почвы и в почву же возвращают или непосредственно, или через животных и человека.

Закон развития в природе. Возникновение жизни на земле. Растительный и животный мир может быть познаваем нами только на основах материалистической диалектики, рассматривающей природные явления в их движении, в их развитии. До настоящего времени в естествознании капиталистических стран господствует идеалистическое понимание жизни. Материи присваивается только безжизненное состояние, самое же понятие «жизнь» отожествляется с каким-то духовным началом, или особой жизненной силой, независимой от материи. Отсюда возникли религиозные верования, например, в то, что после смерти человека душа его покидает тело и устремляется в потусторонний мир, где становится вечной. Идеалисты, поэтому, видят в организме не единство материи, как особой её формы проявления, а временное сочетание тела и души.

Ленин в свое время писал, что во вселенной действует «. . . единый, закономерный мировой процесс движения. . .»[1]. Материя во вселенной едина, но, находясь в непрерывном движении, она при этом непрерывно развивается. Источником развития являются «противоречия, столкновения различных сил, действующих на данное тело или в пределах данного явления»[1]. «. . . диалектический метод познания природы, который рассматривал явления природы, как вечно движущиеся и изменяющиеся, а развитие природы — как результат развития противоречий в природе, как результат взаимодействия противоположных сил в природе»[2]. Любая частица материи, любой организм, растительный или животный, любое небесное тело имеют свою историю, проходят историческое развитие. Отсюда проистекает вывод, что жизнь представляет собой особый этап развития материи, особое её качественное состояние. «. . . диалектический метод требует, чтобы явления рассматривались не только с точки зрения их взаимной связи и обусловленности, но и с точки зрения их движения, их изменения, их развития, с точки зрения их возникновения и отмирания»[3].

Жизнь, поэтому, возникла на каком-то этапе развития нашей планеты и должна когда-то прекратиться, так как и наша планета не вечна. Но это не значит, что она одновременно прекратится повсюду, во всей вселенной. Астрономия доказала, что вселенная беспредельна, что она вся материальна, что

---

[1] В. И. Ленин, Соч., т. XXI, стр. 38, изд. 4-е, 1948.
[2] И. Сталин, Вопросы ленинизма, 11-е изд., стр. 536.
[3] Там же, стр. 537.

звёзды, планеты и другие небесные тела хотя и построены из одних и тех же химических элементов, но разнокачественны и притом находятся в самых разнообразных фазах своего развития. Если в одних частицах вселенной жизнь отмирает, в других она возникает.

Мы не можем с достоверностью утверждать, что на земле жизнь повседневно возникает заново, как результат вступления неживой материи в особое качественное живое состояние. С тех пор как жизнь на земле возникла, она поддерживается и развивается в дальнейшем путём рождения себе подобных.

Наиболее совершенная теория происхождения планет, в том числе Земли, принадлежит Шмидту. Наиболее совершенная теория происхождения жизни на Земле принадлежит Опарину. Исходным событием, по мнению Шмидта, явился захват пылевой материи из Галактики нашим Солнцем. Из этой пылевой материи возникла Земля. После образования Земли в недрах её возникали мощные ядерные реакции, приводившие к тому, что недра Земли расплавлялись, и лава во время извержений изливалась на поверхность планеты. Вещества, быстрее других переходящие из парообразного в жидкое состояние, оседали, как более плотные части, в центральной зоне Земли. К ним принадлежали углерод, железо и другие элементы. Вступая в соединение с металлами, углерод отложился в виде карбидов. На этом центральном ядре планеты отлагались последовательно слои веществ, состоящих из менее тугоплавких элементов. Газообразная оболочка Земли, в этих расплавленных частях её, была насыщена водяными парами, но свободного кислорода и азота в ней ещё не было (Вернадский). Взаимодействие карбидов (которые при постоянных извержениях из центра Земли выходили наружу) с водяными парами обусловило образование веществ (окисленных углеводородов), состоящих из трёх элементов: углерода, водорода и кислорода (Менделеев). В это время в атмосфере Земли было много аммиака (как это сейчас наблюдается на Юпитере и других больших планетах). Присоединение аммиака к окисленным углеводородам вызвало образование веществ, состоящих уже из четырёх элементов — углерода, водорода, кислорода и азота. Эти сложные вещества растворялись в воде первичных океанов, возникших на поверхности Земли из огромных масс конденсирующихся водяных паров (вследствие местного охлаждения оболочки Земли). Наши отечественные учёные (Бутлеров, Бах) доказали, что углеводороды в соединении с водой могут превращаться в различные, более сложные органические соединения, как простые сахара и даже жирные кислоты, а азотистые производные углеводородов могут превращаться в соединения типа белков. Океаны стали обогащаться всё более и более сложными органическими соединениями; многие из последних приобретали коллоидный характер, собирались в вязкие студенистые капельки, так называемые коацерваты. В них намечалось определённое организационное расположение частиц, появление взаимно противоречивых тенденций физико-химического свойства. Для них стали характерны явления, с одной стороны, синтеза, усложнения, роста, с другой стороны — распада.

Коацерваты были разнородны по своей структуре и химическому строению; одни из них отличались преобладанием синтеза и роста над распадом, они как бы качественно возвышались, другие, наоборот, отставали в организации и росте, распад преобладал над синтезом. Такие, конечно, не удерживались, они подвергались элиминации, разрушались. В природе Земли появился естественный отбор коацерватов. Более совершенные удерживались; преимущество их было следствием лучшей приспособленности к тогдашнему состоянию земной оболочки. Усложнение и усовершенствование коллоидных коацерватов совершалось за счёт возникших ферментов (см. стр. 27), которые необычайно ускоряли все реакции внутри коацерватов. Наконец, произошёл особый качественный скачок, выразившийся в появлении живой материи, а потом и первичных живых существ. Хотя эти живые существа содержали те же химические эле-

менты, как и тела неживые, но в них возникла более высокая форма материи. Прежде всего, у них были более высокоорганизованные белки. «Жизнь есть способ существования белковых тел, и этот способ существования состоит по своему существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел»[1]. Это значит, что живой белок способен к размножению.

Таким образом, живое вещество возникло путём диалектического развития из обычных химических элементов. Никакой души для оживления материи не требовалось. После того как Велер получил в лаборатории искусственно мочевину (животный и грибной продукт) из циановокислого аммония, Бутлеров получил моносахарид из формальдегида (растительный продукт), Бертло получил искусственный жир, а Бах — соединение, подобное белку, — идеалисты оказались перед неопровержимыми фактами отсутствия нематериальной жизненной силы.

Учение Дарвина об эволюции организмов. В истории естествознания случалось неоднократно, что отечественные и иноземные буржуазные учёные создавали теории мирового значения на основах закона развития в природе. Эти учёные творили, как стихийные диалектики. К ним принадлежат Ломоносов, открывший закон сохранения материи и энергии; Лаплас, создавший гипотезу происхождения нашей солнечной системы; Ляйель, описавший развитие земной коры; Ламарк, Горянинов и Дарвин, установившие законы эволюции организмов. В Советском Союзе диалектический метод уже стал основным в научном творчестве. Сознательные диалектики: Вильямс создал учение о развитии почв, Мичурин — о направленном развитии организма, Лысенко — учение о стадийном онтогенетическом развитии организмов, Опарин — теорию происхождения жизни на земле, а в самое последнее время советский учёный Шмидт создал новую теорию происхождения Земли из пылевых метеоритных материалов.

Идея развития, как известно, прекрасно была выражена у русского философа XVIII века Радищева в его книге «О человеке, о его смертности и бессмертии».

Однако на протяжении всей истории естествознания и до настоящего времени имеет место борьба материализма с идеализмом, диалектики с метафизикой.

В истории естествознания широко известны крупные заслуги Линнея, создателя современной систематики растений. Однако Линней не был стихийным диалектиком. Наряду с большим числом выдающихся по научному значению работ, Линней опубликовал в 1751 г. книгу «Философия ботаники», в которой высказал следующие положения: «Видов столько, сколько произвёл в начале мира всемогущий;... видов столько, сколько различных форм или строений встречается в наше время». Линней признавал, таким образом, постоянство и неизменяемость видов. Такой взгляд был господствующим.

В 1809 г. вышла книга Ламарка «Философия зоологии». В ней Ламарк доказывал, что виды не являются столь же древними и вечными, как природа; они не являются постоянными; наоборот, они постоянно изменяются, и причиной изменений являются различные внешние условия, к которым виды вынуждены приспосабливаться. Организация вида всегда отвечает условиям окружающей среды.

Далее, Ламарк создал первую эволюционную классификацию животных. Он построил её впервые на основе исторического развития организмов, на основе общности происхождения животного мира. Шаг за шагом Ламарк сумел проследить основной характер развития организмов от низших к высшим. К сожалению, Ламарк считал, что изменения, возникающие под влиянием внешних условий, всегда целесообразны; что в организме заложены лишь активные формы приспособления к окружающей среде. Вместе с тем Ламарк был пер-

[1] Ф. Энгельс, Анти-Дюринг, 1945, стр. 77.

вым, который провозгласил наследственность приобретённых в течение индивидуальной жизни новых признаков. В этом заключается его огромная заслуга, — помимо того, что он был создателем теории эволюционного развития животных. Отрицательные стороны учения Ламарка выражены в том, что он придавал огромное значение психическим импульсам в возникновении новых органов (см. у К. А. Тимирязева).

Если Ламарк дал первую эволюционную систему животного мира, то Горянинов (1796—1865)[1] дал одну из первых систем эволюционного развития растительного мира (в 1834 г.). Этот учёный был широко образованным натурфилософом. Ему принадлежит некоторая доля первенства в клеточной теории; он является предшественником Дарвина в теории трансформизма и одним из первых ботаников-филогенистов. В России следующая после него, но уже широко обоснованная, филогенетическая система растительного мира появилась через 80 лет, в 1914 г. (Н. Кузнецов). Эволюционная система Горянинова была напечатана в 1834 г. на латинском языке[2].

Теория эволюции Дарвина является, как известно, фундаментом современной биологии. Две книги из большого собрания сочинений Дарвина — «Происхождение видов путём естественного отбора» и «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» — содержат сущность его теории, получившей нарицательное наименование «дарвинизма».

«В природе, в конце концов, всё совершается диалектически, а не метафизически; она движется не в вечно однородном, постоянно сызнова повторяющемся круге, а переживает действительную историю. Здесь прежде всего следует указать на Дарвина, который нанёс сильнейший удар метафизическому взгляду на природу, доказав, что весь современный органический мир, растения и животные, а следовательно, также и человек, есть продукт процесса развития, длившегося миллионы лет»[3].

Исторический процесс эволюции, по Дарвину, обусловливается тремя факторами: изменчивостью, наследственностью и отбором. Отбор существует искусственный и естественный.

Наблюдая растения и животных как в диком, так и в культурном состоянии, можно убедиться, что всем организмам свойственна изменчивость их органов и всех признаков, характеризующих эти органы. Какую бы совокупность индивидуумов в пределах любого вида мы ни взяли, можно без труда установить индивидуальные различия. Не существует двух вполне сходных особей любого животного и любого растения (даже в тех случаях, когда имеем дело с близнецами). Изменчивость протекает не только в различных направлениях, но и в разных сочетаниях, благодаря тому, что все органы обладают изменчивостью. Но сама по себе изменчивость составляет только какой-то материал для эволюции. Человек, имея столь разнообразный материал (например, смесь сортов, смесь разных растений одного сорта, стадо овец одной породы и т. п.), производил отбор.

Чем больше человек улавливал изменчивость признаков, чем большую склонность к изменчивости обнаруживал какой-либо орган, тем больше материала имел в своём распоряжении человек и тем успешнее он мог производить отбор. В процессе отбора удобнее, конечно, оперировать с такими изменениями, которые быстрее закрепляются в потомстве. Тимирязев так объяснял этот фактор эволюции: «Чтобы направить изменения в свою пользу, человек должен обладать средством, которое бы дозволяло ему удерживать и накоплять те изме-

---

[1] П. Ф. Горянинова «открыл» недавно Козо-Полянский, написавший о нём обстоятельное исследование (см. «Труды Воронежского государственного университета», т. XIV, вып. 2, 1947).

[2] Название работы «Primae lineae systematis naturae nexui naturali omnium evolutionique progressivae per nixus reascendentes superstructi». Издана в Петербурге.

[3] К. Маркс и Ф. Энгельс, т. XIV, стр. 23.

нения, которые соответствуют его требованиям, — это средство доставляет ему наследственность».

Изменчивость, по Тимирязеву, это возникновение несходного; наследственность — это сохранение сходного. Подобное сохранение сходного Лысенко определяет, как «консерватизм наследственности».

Итак, изменчивость вызывает появление новых свойств и признаков в органах растения или животного; наследственность относительно закрепляет эти новые свойства и признаки; отбор же устраняет все организмы, не отвечающие требованиям человека (если мы имеем дело с культурными породами) или не отвечающие окружающим их условиям существования (если дело касается диких растений или животных). Культурные растения и домашние животные есть, следовательно, результат искусственного отбора, производимого человеком из поколения в поколение. Что касается видов растений и животных, естественно обитающих и размножающихся в природе, то они, будучи предоставлены самим себе, подвергаются в природе уже не искусственному, а естественному отбору. Из большого естественного разнообразия видов растений и животных или особей этих видов выживают те, которые обладают совокупностью полезных для выживания признаков. Дарвин первый показал, что изменения бывают полезные для вида и вредные. Соотношение полезных и вредных признаков в данных условиях среды определяет выживаемость вида или особи, а следовательно, и возможность оставить потомство, т. е. возможность размножения в природе. Конкуренция на жизненной арене между видами, и особенно, по мнению Дарвина, между особями одного вида, бывает настолько острая, что ей даже присвоен был термин «борьба за существование». Эта борьба происходит в природе из-за обладания пищей, светом, местообитанием, пространством и другими средствами существования и размножения. Внутривидовую борьбу Дарвин связал с перенаселением в природе.

Исторический процесс развития организмов изображён у Дарвина, как медленно нарастающий, плавный, весьма постепенный процесс накопления целесообразных признаков. «Природа не делает скачков», — так писал Дарвин. Эта «постепеновская» эволюция противоречит уже основам диалектики. Дарвин был прав лишь в отношении накопления постепенных и незаметных количественных изменений, но не дознался, что «...качественные изменения наступают не постепенно, а быстро, внезапно, в виде скачкообразного перехода от одного состояния к другому состоянию...»[1]. Иначе говоря, он не понимал ритма перехода количества в качество. «Что же касается форм движения, что касается того, что, согласно диалектике, мелкие количественные изменения в конце концов приводят к большим качественным изменениям, — то этот закон в равной мере имеет силу и в истории природы»[2].

Другой ошибкой Дарвина является недооценка им адэкватной изменчивости, когда особи данного вида изменяются в одном определённом направлении под влиянием определённых внешних условий. Дарвин недооценивал направленную изменчивость, не предвидел в ней возможности управления природой организмов. Наследственность приобретённых при жизни признаков Дарвин понимал ограниченно; по его мнению, лишь небольшая часть прижизненных изменений закрепляется в потомстве. Правда, он принял в конце концов концепцию Ламарка об огромном значении упражнения и неупражнения органов; упражнение органа приводит к его развитию и совершенствованию в потомстве, неупражнение — к его постепенной редукции.

Проблема конкуренции (борьбы за существование) между разными видами или внутри одного вида, как её трактовал Дарвин, в настоящее время опровер-

---

[1] И. Сталин, Вопросы ленинизма, 11-е изд., стр. 537.
[2] И. Сталин, Анархизм или социализм? Соч., т. I, стр. 301.

гается Лысенко, который доказывает наличие лишь острой межвидовой, а не внутривидовой, борьбы в природе. Этому новому положению ныне придаётся огромное значение в практике социалистического сельского и лесного хозяйства. Лысенко считает, что те неудачи лесоразведения в степной зоне, которые имели место в прошлом, объясняются выращиванием в близком соседстве сеянцев различных видов; например, в рядках выращивались последовательно один за другим сеянцы дуба, ильма, ясеня, клёна, что приводило к острой конкуренции между ними, и основная для степи светолюбивая порода — дуб, затеняемая ильмом и другими видами, погибала; наоборот, в тех случаях, когда сеянцы в рядках состояли из одного дуба, они успешно развивались во взрослое лесонасаждение, обнаруживая этим отсутствие внутривидовой конкуренции. Ныне Лысенко проводит в жизнь обширный план организации защитных лесных полос в степи и лесостепи европейской части СССР, осуществляя великий сталинский план наступления на засуху.

Опровергая наличие внутривидовой конкуренции, Лысенко тем самым вскрывает мальтузианские ошибки Дарвина. Известно, что в начале XIX века некто Мальтус считал, что средства существования в природе не могут возрастать быстрее, чем в арифметической прогрессии, а размножение в природе возрастает в геометрической прогрессии.

Эту схему Мальтуса Дарвин ввёл в свою теорию эволюции, построив на этом идею перенаселения особей внутри видов и, как следствие, острую борьбу за средства существования между ними. «Ныне совершенно недопустимо принимать ошибочные стороны дарвиновской теории, основанные на мальтузианской схеме перенаселения с якобы вытекающей отсюда внутривидовой борьбой»[1].

Теория Дарвина, как известно, заслужила в общем положительную оценку со стороны классиков марксизма. Она показала, что естественный и искусственный отбор имеют огромное творческое значение в эволюции органического мира. Теория Ламарка, будучи в основе эволюционной, не содержит в себе этого важнейшего фактора эволюции (т. е. отбора).

Нигде дарвинизм не нашел столь широкое всенародное признание, как в нашей стране. Заслуга Дарвина состоит, прежде всего, в том, что он о б ъ я с н и л человечеству причины, самый процесс и последствия эволюции растений и животных.

Новый этап биологии — советский творческий дарвинизм. Борьба между материализмом и идеализмом продолжалась в нашей стране до самого последнего времени. Идеалистическое направление было представлено и всячески поддерживалось особой дисциплиной — формальной генетикой. По самой сути своей, формальная генетика, как наука о наследственности и изменчивости, созданная трудами буржуазных учёных, построена на метафизической теории преформизма. Согласно этой теории, формообразование растений и животных предопределено внутренними свойствами, заложенными в особых зародышевых клетках, независимых от остальных живых частей тела и от обмена веществ, независимых также от воздействия внешних условий.

В ядрах зародышевых (половых) клеток содержатся хромозомы, являющиеся будто бы единственными носительницами наследственных свойств в организме. Один из основоположников преформизма, Вейсман, утверждал, что «есть две большие категории живого вещества: наследственное вещество, или идиоплазма, и питательное вещество, или трофоплазма». Идиоплазма — это хромозомы, трофоплазма — все остальные, несоизмеримо большие по объёму, части живого тела; последняя играет роль как бы пищевого

---

[1] Акад. Т. Д. Л ы с е н к о, О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. В. И. Ленина, стр. 9, 1948.

резерва для хромозом. Таким образом, Вейсман метафизически разделил любой из организмов на две части, из которых одна является совершенно независимым миром. Эта независимая часть — хромозомы — переходит из одного поколения в другое через половые клетки. Они никогда заново не возникают, не порождаются каждый раз организмом, а существуют изначально, со дня появления на земле данного вида растения или животного. Индивидуальное развитие организма из зародыша есть, следовательно, простое разворачивание предшествующих зародышей. Лысенко образно объяснил несуразную сущность учения Вейсмана: «Мифическое наследственное вещество наделяется свойством непрерывного существования, не знающего развития и в то же время управляющего развитием тленного тела»[1].

Это наследственное вещество, кроме того, не реагирует на окружающие условия. Метафизическая сущность подобных концепций очевидна. «...ни одно явление в природе не может быть понято, если взять его в изолированном виде, вне связи с окружающими явлениями, ибо любое явление в любой области природы может быть превращено в бессмыслицу, если его рассматривать вне связи с окружающими условиями, в отрыве от них, и, наоборот, любое явление может быть понято и обосновано, если оно рассматривается в его неразрывной связи с окружающими явлениями, в его обусловленности от окружающих его явлений»[2].

Хромозомная теория наследственности, основанная на метафизике, а не на диалектике, не могла, конечно, стать действенным орудием для растениеводства и животноводства. Она, действительно, оказалась бесплодной. Она вела к отрицанию дарвинизма, т. е. вырывала из рук крупное достижение биологии. Естественно, поэтому, что в СССР, где диалектический метод познания природы является единственным, хромозомная теория наследственности оказалась несостоятельной. Удар хромозомной теории наследственности был нанесён основоположниками новой биологии Мичуриным и Лысенко. Они показали, что наследственностью обладает любая часть живого тела, любая живая часть клетки, в том числе и хромозомы; но хромозомы отнюдь не являются единственными носителями наследственных свойств организма. Мичурин и Лысенко являются основоположниками советского творческого дарвинизма. Их учение исходит из диалектического материализма, из закона развития в природе. Их теоретические положения неразрывно связаны с практикой социалистического сельского хозяйства, с насущными нуждами народа. Они оправдали на деле то, о чём говорил несколько десятков лет тому назад русский философ-революционер Чернышевский: «Во всех отраслях человеческой деятельности только те направления достигают блестящего развития, которые находятся в живой связи с потребностями общества».

Выше указывалось, что своими классическими исследованиями Дарвин объяснил эволюционный процесс в растительном и животном мире. Это остаётся и сейчас одним из крупнейших завоеваний биологии. «Но сама по себе теория Дарвина совершенно недостаточна для решения практических задач социалистического земледелия. Поэтому в основании современной советской агробиологии лежит дарвинизм, преобразованный в свете учения Мичурина — Вильямса и тем самым превращённый в советский творческий дарвинизм... Из науки, преимущественно о б ъ я с н я ю щ е й прошлую историю органического мира, дарвинизм становится творческим, д е й с т в е н н ы м средством по плановому овладению, под углом зрения практики, живой природой»[3].

Учение Мичурина и Лысенко основано на едином законе развития в природе. Признавая дарвиновскую изменчивость организмов, они расширили поня-

[1] Акад. Т. Д. Лысенко, О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. Ленина, стр. 12, 1948.
[2] И. Сталин, Вопросы ленинизма, 11-е изд., стр. 536.
[3] Акад. Т. Д. Лысенко, Там же, стр. 38.

мание этой изменчивости, выдвинув положение о разнокачественности живых клеток в одноимённых тканях. Изменчивость организма и его отдельных клеток обусловливается внешними факторами и обменом веществ внутри организма. Отсюда понятно, что изменчивостью можно управлять. Направлять же её в желательную сторону можно прежде всего путём в о с п и т а н и я организма. Возникшие изменения можно наследственно закреплять, ибо воспитание потому и эффективно, потому и практически необходимо, что связано с наследованием признаков, приобретённых в процессе развития. «Управляя условиями внешней среды, условиями жизни растительных организмов, можно направленно изменять, создавать сорта с нужной нам наследственностью»[1]. Известно, что в течение своей шестидесятилетней творческой деятельности Мичурин получил множество разнообразных половых и вегетативных гибридов. Изучая их, он убедился, что особенно легко поддаются воспитанию гибридные сеянцы, так как наследственность у них ещё не установилась и, совмещая качества разнородных родителей, они имеют бóльший диапазон изменчивости, бóльшую пластичность. Мичуриным и Лысенко разработана новая глава биологии — учение о вегетативных гибридах, опровергающее прежде всего хромозомную теорию наследственности. Учение Лысенко о стадийном развитии растений (см. стр. 182) является выдающимся достижением мировой физиологии растений. Помимо его общебиологического (с теоретической стороны) значения, оно явилось исключительно действенным в практике социалистического сельского хозяйства.

Практические же достижения последователей вейсманизма оказались ничтожными. Опираясь в своих теориях и в практической работе лишь на случайные изменения, на «кладоискательство» (по выражению Мичурина), отрицая самую возможность направленных изменений, отрицая наследственность приобретённых признаков, представители этой школы не смогли помочь сельскому хозяйству СССР выведением необходимых сортов растений и пород животных.

Растения и животные. С давних времён существует разделение живых существ на растения и животных. Повседневный опыт человечества не заключает в себе никаких затруднений для такого разделения. Это объясняется тем, что на практике люди имеют дело почти исключительно с так называемыми «высшими» растениями и животными, имеющими специализированную организацию; никому и в голову не придёт принять птицу за растение или дерево за животное. Безошибочному определению в большинстве случаев научил людей массовый опыт.

Основным отличием растения от животного является то, что растения (все зелёные и многие незелёные) способны строить своё тело и свою пищу из неорганических материалов (из углекислоты, воды и неорганических соединений почвы) при содействии солнечной энергии, в то время как животные (а также и обширные группы незелёных растений) не обладают этим свойством и развиваются лишь при наличии готовых органических пищевых материалов. Таким образом, в основе различия лежит принцип питания. Многие незелёные растения из числа бактерий и грибов способны к брожению, которое заменяет им процесс дыхания. Животные к брожению не способны. Почти все растения образуют споры, которые являются у них органами размножения, — животные же крайне редко. Другие признаки, которые резко отграничивали бы растительный организм от животного, указать довольно трудно, особенно у низших растений и низших животных. Чем исторически ближе организмы к истокам возникновения жизни на земле, тем труднее бывает отличать растения от животных.

На каком-то этапе эволюции организмов стало обозначаться это физиологическое разделение, а затем уже, в поступательном ходе эволюции, и внешняя

[1] Акад. Т. Д. Лысенко. Там же, стр. 33.

организация растений всё более и более отдалялась от внешней организации животных.

Движение, однако, не составляет исключительной особенности животного. Известны обширные группы животных, всю жизнь проводящих на одном месте, будучи к нему прикреплёнными; сюда относятся морские губки, морские лилии и анемоны, полипы, асцидии, усоногие раки, трубчатые черви и др. С другой стороны, многочисленные группы растений в некоторых фазах жизненного цикла способны передвигаться с места на место; таковы, например, зооспоры водорослей («блуждающие споры»), бактерии, сперматозоиды мхов, папоротникообразных, плазмодии слизевиков. Даже в тканях зелёного листа хлоропласты способны самостоятельно передвигаться внутри клетки. Наконец, множество растений хотя и прикреплено к одному месту, но обладает способностью ориентировки в пространстве (так называемые тропизмы растений) или даже прямой чувствительностью. Растения наклоняются или тянутся к источнику света, располагают листья перпендикулярно к лучам солнца, а к ночи опускают их, с тем, однако, чтобы на заре ориентировать их на восток; некоторые растения развивают «хватательные» органы — разные усики, похожие на щупальцы у животных; эти усики очень медленно совершают вращательные движения в пространстве, пока не наткнутся на препятствие, на опору, за которую они цепляются, вокруг которой часто обвиваются. Такие цепляющиеся, вьющиеся растения всем хорошо известны — виноград, вьюнок, почти все тыквенные растения, горох и др.

Чувствительность растений, способность к немедленной и резкой реакции на внешнее раздражение, проявляют некоторые мимозы, различные насекомоядные растения, как мухоловка (Dionaea muscipula), росянка (Drosera rotundifolia), непентес (Nepenthes rajah и другие виды), пузырчатка (Utricularia vulgaris), и другие виды.

Достаточно прикоснуться к листу «стыдливой мимозы», чтобы листья её, обычно направленные кверху, мгновенно поникли, отдельные листочки сложились попарно и всё растение приняло «парализованный», омертвелый вид. Раздражение передают особые волоски, покрывающие листья, и реакция охватывает быстро, но последовательно, по ярусам, все листья. Через некоторое время растение снова принимает нормальный вид. Ещё разительнее проявляют чувствительность насекомоядные растения. Американская мухоловка, маленькое растение, имеет розетку прикорневых листьев. Окончание каждого листа представляет собой раскрытую «двустворчатую» пластинку, на каждой половине которой находится по три щетинки. Эти пластинки заканчиваются зубцами. Пластинки представляют собой чувствительные ловчие аппараты насекомоядной мухоловки. Лишь только насекомое сядет на них и коснётся щетинок, как половинки пластинки быстро складываются, зубцы заходят один за другой и плотно сжимают пойманное насекомое. В то же время на поверхности пластинок выделяется особая жидкость, переваривающая животное, и только после всасывания обработанных веществ пластинка снова раскрывается.

Индусский физиолог Боз, работающий в Калькутте, доказал точными физическими опытами, применяя самопишущие электрические резонаторы, что не только мимоза, но и все растения чувствительны[1] к внешним раздражениям и только интенсивность реакции различная. Пропуская электрический ток через мышцы животных и ткани растений, он установил степень реакции и состояние утомления для тех и других. Боз показал, что растения даже чувствительнее таких органов человека, как язык, глаз. Эта чувствительность не всегда проявляется внешними движениями, как и у животных. Передача раз-

[1] «Чувствительность» надо понимать условно, как раздражимость растения, а не как функцию нервной системы, которая у растений отсутствует, хотя Д. Боз и признаёт её.

дражения у растений производится живой протоплазмой из клетки в клетку, причём у мимозы эта быстрота составляет в тканях 20 *мм* в секунду.

Помимо движения у растений, как реакции на раздражение, Боз открыл у них автоматическую пульсацию, сходную, например, с пульсацией артерий у животных. Так, например, он наблюдал за поведением растения Desmodium gyrans, у которого боковые листочки на сложных листьях находятся в постоянном движении, причём пульсация этих движений, записанная прибором в течение четырёх часов, дала совершенно однородную кривую, напоминающую кривую биения сердца.

На примере насекомоядных растений мы убеждаемся не только в чувствительности растений, но и в том, что им свойствен способ питания, обычный для животных. Последние, как известно, питаясь растениями или другими животными, воспринимают пищу в виде готовых органических соединений, готовых белков, жирных масел и углеводов, в то время как зелёные растения синтезируют пищу из минеральных соединений. Однако и в этом отношении не всегда можно провести резкую границу между животными и растением. Огромная группа растений — грибы — питаются готовыми органическими соединениями, паразитируя на зелёных растениях, вырабатывающих углеводы, белки и масла, или, поселяясь на гниющих корнях и стволах, а также на мёртвых органических остатках, используют их готовые органические вещества.

Насекомоядные цветковые растения частично питаются насекомыми, переваривая их белки и другие органические вещества и выделяя для этого специальный белковый фермент — пепсин, сходный с пепсинами желудочного сока животных.

Очевидно, что и способ питания не всегда составляет принципиальное различие между растением и животным, и тогда единство животных и растений обнаруживается в отношении обмена веществ на ряде существенных признаков. Хлоропласты растений во многом сходны с эритроцитами (красными кровяными шариками крови животных). Хлорофилл — зелёное красящее вещество растений — химически близок к гемоглобину, красному красящему веществу крови животных. В последнее время установлена способность растений синтезировать гемоглобин в клубеньках корня под влиянием сожительствующих с ними азотусвояющих бактерий. Крахмал — растительный углевод — очень близок к гликогену, животному углеводу, однако некоторые низшие растения, как грибы и бактерии, также вырабатывают не крахмал, а гликоген.

Наличие у растительных клеток твёрдой клеточной оболочки тоже не может считаться признаком, присущим только растениям. Среди растений известны клетки и целые организмы, лишённые твёрдой клеточной оболочки; таковы зооспоры водорослей, слизевики на некоторых стадиях их жизненного цикла, таковы половые клетки растений. С другой стороны, у животных (насекомых и др.) обнаружены скелетные спирали и кольца, облекающие мужские половые клетки (у муравьёв и др.). В клеточной оболочке грибов присутствует вещество, близкое к хитину животных клеточных скелетов, а в оболочке животных — асцидий, оболочников — обнаружена настоящая клетчатка, свойственная клеточным стенкам растений.

Большинство видимых нами повседневно растений по своей форме резко отличается от животных. Дерево развивает крупную крону и множество листьев, как приспособление, позволяющее получить побольше солнечных лучей и углекислоты. Корневая система такого дерева сильно разветвлена, и это позволяет ей использовать большой объём почвы. Такая расчленённая форма растения обусловлена способом питания. Животное, напротив, должно находить пищу, разыскивать её; поэтому ему необходимы быстрые передвижения; соответственно этому характеру питания создалась малорасчленённая форма животного.

Но в отношении формы нередко можно наблюдать сходные объекты, при сопоставлении которых трудно бывает определить их растительную или животную природу. Некоторые гидрополипы почти не отличаются по форме от водорослей или мхов. Колонии кораллов напоминают заросли кустарников. Выше мы уже упоминали о морских лилиях и морских анемонах, являющихся животными (вдобавок они ещё проводят жизнь на одном месте). Недаром прежние натуралисты выделяли подобные существа в особую группу «зоофитов», что значит «животно-растения». Многие гусеницы, черви поразительно напоминают части растений.

И животные и растения используют при обмене веществ, в основном, энергию углеводов, белков и жирных масел. Сложная физиологическая деятельность тех и других, т. е. обмен веществ, регулируется ферментами, гормонами и витаминами.

Образование и поведение половых клеток у растений и животных в общем сходны. И растения и животные имеют клеточное строение; физико-химическое строение клеток у них также сходное.

Единство происхождения растительного и животного миров доказано множеством неопровержимых фактов.

Ботаника и её разделы. Широкое развитие естествознания началось в эпоху промышленного капитализма. В XVIII веке ботаника не только определилась как самостоятельная отрасль естественно-исторических наук, но и дифференцировалась уже на ряд отдельных дисциплин. Этому способствовали рост технического оборудования лабораторий и требования со стороны капитализма к углублённой эксплоатации сельского хозяйства и к более разносторонним данным науки о растениях, т. е. ботаники. Развитие полеводства, огородничества, садоводства, специальных технических культур сопровождалось, наряду с потреблением, переработкой растительного сырья на различных фабрично-заводских капиталистических предприятиях. Промышленность текстильная, сахарная, спиртовая, бумажная, резиновая, бродильная, а также военная и пр., требовала развития биологических и физико-химических знаний.

В первом периоде развития ботаники особенных успехов достигла систематика растений. В этот период она сводилась преимущественно к инвентаризации цветковых растений. Основатель номенклатурной систематики растений Линней, живший в XVIII веке, описал около 10 000 видов растений, однако растения, отнесённые им к тайнобрачным (ввиду неизвестности в те времена у них полового размножения), были знакомы ему очень мало и описаны в небольшом числе.

Развитие микроскопической техники позволило быстро двинуть вперёд изучение низших растений, а также анатомию цветковых растений. Еще в XVIII веке из общей ботаники выделились такие дисциплины, как морфология растений, анатомия и физиология растений. Обособилась также география растений.

В настоящее время под ботаникой мы понимаем учение о внешнем и внутреннем строении растений, о закономерностях роста и развития их, жизненных отправлениях, о классификации и эволюции их, о распространении их, сообществах, а также об использовании растений. Как видно из этого понимания ботаники, изучаемые ею объекты (растения) могут рассматриваться с различных сторон, поэтому от ботаники, как общей науки, стали постепенно отделяться самостоятельные отрасли.

Морфология растений изучает формы растений и разнообразие этих форм, выясняя закономерности их образования; ближайшим предметом морфологии является изучение внешнего строения органов растений и их различных видоизменений (метаморфозов). Морфология растений является могущественной дисциплиной, позволяющей и в настоящее

время лучше других отраслей ботаники изучать историю растительного мира.

Эмбриология растений изучает закономерности образования органов бесполого и полового размножения, процессы оплодотворения и развития зародыша и всего семени.

Систематика растений тесно связана с морфологией и основывается пока более всего на данных морфологии. Задачей систематики растений является классификация их на основе эволюции, установление системы растительного мира в его целом и в отдельных частях. Систематика устанавливает совокупности таких особей, которые можно выделить в отдельные систематические группы на основании сходственных признаков и на основании общности их происхождения; поэтому она облегчает ориентировку в многообразии организмов и в их использовании для нужд человека. Наконец, систематика позволяет восстанавливать пути развития мира растений.

Анатомия растений изучает внутреннее строение тела растений. Она представляет собой учение о растительных тканях и закономерностях их происхождения, их развития. В настоящее время из анатомии выделилась отдельная молодая дисциплина — цитология, или учение о клетке.

В ботанике учение о клетке обычно сохраняется как вступительный раздел анатомии.

Физиология растений изучает процессы жизнедеятельности растений и закономерности превращения веществ в них. Сюда относятся вопросы питания растений, обмена веществ и газообмена, роста и развития и т. п.

Подобно тому как систематика связана с морфологией, физиология связана с анатомией. Обоюдная зависимость между строением органа и отправлением его выразилась в последнее время в возникновении физиологической анатомии растений.

Экология растений изучает закономерности приспособления растений к окружающей среде.

Учение о растительных сообществах изучает растительность, её составные элементы, закономерности образования её и жизнедеятельность.

География растений изучает распространение и распределение растений на земном шаре как в современном виде, так и в историческом аспекте, с учётом закономерностей расселения отдельных видов и обширных групп растений (так называемых флор).

Глава первая

РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

Клетка. Внутреннее строение органов изучают, пользуясь микроскопом, который позволяет увеличивать изображения предметов в несколько сотен и тысяч раз. Пользование микроскопом основано на природе света. Если изучаемые объекты близки по размерам к длине световой волны, они в оптическом микроскопе неразличимы. В 1938 г. изобретён «сверхмикроскоп», дающий увеличение объектов в несколько сотен тысяч раз. Он основан на управлении потоком электронов.

При рассматривании в микроскоп любая часть растения оказывается состоящей из многочисленных камер, или ячей, которые в структурном отношении обычно сравнивают с пчелиными сотами. Эти камеры были названы клетками. Клеточное строение свойственно всем растениям и объединяет их с миром животных, тело которых также составлено из клеток.

Жизнь растения осуществляется соединённой деятельностью его клеток, создающих единое целое. При многоклеточности частей растения существует физиологическое разграничение их функций, специализация различных клеток в зависимости от местоположения их в теле растения.

Клетки бывают также одиночные, свободно живущие, и в этом случае являются самостоятельными организмами. Среди водорослей таких одиночных организмов известно много. К ним относится, например, хламидомонада (Chlamydomonas), состоящая из одной клетки, снабженной особыми жгутиками, пользуясь которыми она передвигается в воде.

Растительная клетка отличается от животной тем, что имеет плотную оболочку, покрывающую внутреннее содержимое со всех сторон. Половые клетки растений лишены видимой оболочки. Клетки некоторых низших организмов — слизевиков — также лишены видимой оболочки на некоторых стадиях их жизни.

Клетка не является плоской, она похожа скорей всего на очень маленький пузырёк или мешочек, наполненный слизистым содержимым. Такие мешочки, тесно примыкая друг к другу в огромных количествах, составляют живую растительную ткань, находящуюся в стеблях, листьях, корне и других частях высшего растения.

Принято считать клетку мельчайшей биологической единицей. Однако отдельно живущая клетка является высокоразвитым одноклеточным организмом, со сложными физиологическими и биохимическими функциями; точно также клетка, как элемент многоклеточного организма, сохраняет свои сложные функции.

Растительная клетка состоит из живого вещества, так называемого протопласта, заключённого в оболочку, являющуюся продуктом его жизнедеятельности. Протопласт клетки состоит из различных органоидов, именно — из цитоплазмы, ядра, пластид, хондриозом и различных включений (рис. 1). Форма клеток разнообразна и зависит от многих причин. Свободные клетки обычно принимают сферическую, овальную, яйцевидную, спиральную форму, в тканях же форма клетки зависит от место-

положения, от давления на неё массы других клеток, а также от функции клетки. В проекции клетки бывают округлые, эллипсоидальные, прямоугольные, многоугольные, разветвлённые и иных форм. Очень распространёнными в органах растения являются два типа клеток: а) паренхимные, с округлёнными или тупыми концами, у которых длина и ширина приблизительно одинаковы или различаются мало, и б) прозенхимные, вытянутые по длине нередко настолько, что длина во много раз превышает ширину. Разница между этими типами тканевых клеток резко видна только на продольных срезах, на поперечных же они неотличимы.

Размеры клеток растений колеблются в больших пределах, начиная от величины ультрамикроскопической и до размеров в несколько сантиметров, а иногда и более. Размеры клеток различных микробов определяются тысячными долями миллиметра, так называемыми микронами (μ).

Клетки высших семенных растений — сравнительно крупные. Занимающая наибольший объём в теле растения паренхимная основная ткань имеет клетки размером в поперечнике от 0,015 до 0,066 *мм*. Большего размера достигают паренхимные клетки в тканях для отложения запасных питательных веществ, как, например, в клубнях растений или в сочных плодах, где поперечники клеток бывают до 1 *мм* и значительно более (у лимона). У прозенхимных клеток длина очень значительна. Так, обычная длина лубяных клеток 1—2 *мм*, у льна и конопли она достигает 20—40 *мм*, у крапивы — 80 *мм*, а у рами — свыше 200 *мм*. Волоски на семенах хлопчатника, являющиеся одноклеточными образованиями, достигают 65 *мм*. Нечленистые млечные трубки у растений с млечным соком представляют собой ветвистые клетки, достигающие в длину нескольких метров и даже нескольких десятков метров.

Цитоплазма. Цитоплазма (протоплазма) в молодой клетке занимает бо́льшую часть её полости или даже всю полость. По мере роста и развития клетки в массе цитоплазмы появляются скопления жидкости, так называемые вакуоли, число которых в результате более быстрого роста оболочки, нежели массы цитоплазмы, а также в результате происходящего в клетке обмена веществ, постепенно увеличивается. Отдельные вакуоли сливаются, что в конечном счёте приводит к образованию одной (или нескольких) крупной вакуоли, заполняющей наибольшую часть объёма клетки и содержащей водный раствор различных веществ, называемый клеточным соком. Цитоплазма (с ядром и пластидами) занимает тогда либо только постенный слой, а вся остальная часть клетки заполнена клеточным соком, либо, при наличии нескольких крупных вакуолей, цитоплазма расположена и постенно и в виде плазменных тяжей, пересекающих полость клетки.

Живыми активными органоидами протопласта, помимо цитоплазмы, являются ядро, пластиды, хондриозомы, а вакуоли и различные включения, как крахмальные зёрна, кристаллы и пр., представляют собой продукты обмена веществ в клетке, образующиеся в результате жизнедеятельности протопласта.

Всем видам клеток цитоплазма свойственна, как их живое вещество.

Цитоплазма растительной клетки представляется наблюдателю в виде сравнительно вязкой жидкости, несколько слизистого эластичного характера, полупрозрачной, бесцветной. Она сильно преломляет свет и поэтому хорошо видна под микроскопом. Вязкость цитоплазмы различна в клетках разных тканей и у разных видов растений. Слизистая масса цитоплазмы кажется мелкозернистой. Многие исследователи различают в ней основное прозрачное однородное вещество, гиалоплазму, и взвешенные в этой массе мелкозернистые частицы (гранулы). Гиалоплазму легче наблюдать в поверхностном слое цитоплазмы. Здесь она свободна от зернистости и более плотна. Такой уплотнённый незернистый слой образуется всегда в сфере соприкосновения цитоплазмы с окружающей средой; поэтому его можно найти не только на наружной поверхности плазмы, со стороны оболочки клетки, но и совнутри,

вокруг водянистых вакуолей. В связи с этим в цитоплазме различают три слоя: плазмалемму, тончайшую внешнюю плёнку (мембрану), прилегающую к клеточной оболочке, мезоплазму, составляющую основную массу цитоплазмы, и, наконец, тонопласт, внутреннюю тончайшую плёнку, пограничную с вакуолей. Иными словами, цитоплазма развивает на своих поверхностях соприкосновения с другой средой очень тонкие мембраны.

По своему физическому состоянию цитоплазма является сложной системой коллоидов. Вещества, способные кристаллизоваться и легко растворимые в воде, назывались прежде кристаллоидами. Они образуют с водой настоящие растворы, в которых вещество распалось на отдельные молекулы. Размеры молекул настолько малы, что не превышают миллионных долей миллиметра, а вес их составляет стомиллионные доли грамма. С другой стороны, если вещества не способны кристаллизоваться и частицы его нерастворимы в воде, но остаются во взвешенном состоянии, получаются коллоиды (от слова «колла» — клей). Кристаллическое строение свойственно всем веществам, но кристаллы бывают настолько малы, что принимались за особые коллоидные аморфные частицы. Теперь не противопоставляют эти вещества, как особые, а признают лишь особые состояния вещества — кристаллоидное и коллоидное.

Коллоиды представляют собой дисперсные системы. Понять это можно из следующего. Если твёрдое вещество, нерастворимое в какой-либо жидкости, раздробить на мельчайшие частицы и взболтать с этой жидкостью, получится не настоящий раствор, а дисперсная смесь. Если частицы относительно крупны и тяжелы, они вскоре будут оседать. Сильно размельчённые частицы могут не оседать. Если развести в воде глину или капель жирного масла, получится мелкодисперсная система. Мельчайшие частицы глины или угля будут распределены по всей жидкости, будут плавать в ней, находясь во взвешенном состоянии, не оседая в течение долгого времени. Чем крупнее частицы, тем скорее они будут оседать, тем менее эта система будет приближаться к коллоидному состоянию. Наоборот, чем мельче частицы, тем явственнее коллоидность. В типичных коллоидах размеры частиц колеблются в пределах от 0,1 до 0,001 микрона (микрон — 0,001 *мм*). Примерами коллоидов являются сильно разбавленные в воде крахмал, куриный белок, клей, желатина и др.

Размельчённые частицы в коллоидных растворах заряжены электричеством и находятся в состоянии движения. Чем меньше частицы, тем интенсивнее движение. Коллоидные частицы, встречаясь друг с другом, могли бы слипаться в крупные дисперсные части, постепенно оседающие; тем самым прекращалось бы коллоидное состояние; но так как частицы заряжены электричеством одного знака, то они отталкиваются, а не сближаются.

Коллоидный характер цитоплазмы имеет то значение, что совокупность множества частиц в основном веществе цитоплазмы создаёт огромную общую поверхность соприкосновения со средой и, следовательно, огромное поле для различных физических и химических процессов.

Так, если разделить кубик с ребром в 1 *см* (и, следовательно, с поверхностью в 6 *см*²) на тысячу кубиков с ребром в 1 *мм*, то общий объём от этого не изменится, но зато общая поверхность всех кубиков будет равняться уже 60 *см*². Если же разделить кубик с ребром в 1 *см* на кубики с длиной ребра в одну миллионную долю сантиметра, то получится общая поверхность в 6 млн. *см*².

Небольшой комочек цитоплазмы в клетке фактически обладает значительной поверхностью для протекания различных процессов. Прежде всего здесь возникают силы поверхностного натяжения, или адсорбции, т. е. концентрации одного вещества на поверхности другого.

Главнейшими веществами, из которых состоит цитоплазма, являются коллоидные сложные органические соединения — белки и липоиды (жироподобные вещества). Частицы этих коллоидов отличаются тем, что легко перезаряжаются с электричества одного знака на другой. Обычно цитоплазма имеет щёлочную реакцию и частицы её при этом заряжены отрицательно; при подкислении же цитоплазмы частицы её меняют знак заряда на положительный. Это способствует устойчивости коллоидов цитоплазмы и раздвигает рамки биохимических процессов в клетке. Коллоиды цитоплазмы обладают сродством к воде. Частицы коллоидов цитоплазмы нередко называются мицеллами. Каждая мицелла состоит из частицы какого-либо белково-липоидного вещества и двойной оболочки из ионов. Мицеллы цитоплазмы имеют продолговатую форму. Они отличаются резко выраженным сродством к воде и, притягивая дополнительные порции воды, могут сильно набухать.

Значение воды в организации деятельности живой материи огромно. Она является средой для растворения или пропитывания поступающих в клетку веществ, она обеспечивает сложные биохимические реакции в клетке. Набухание коллоидов цитоплазмы вызывает развитие сильного термодинамического давления. Так, например, семена гороха, заключенные в склянке и набухающие там в процессе прорастания, могут легко разорвать её. Этим же объясняется способность проростков приподнимать лежащий над ними слой почвы или способность корней развиваться даже в трещинах скал.

Цитоплазма, будучи вязкой, легко разжижается и легко затвердевает. Все эти состояния обратимы. В семенах цитоплазма затвердевает, а при прорастании их набухает и разжижается.

Клеточные коллоиды, очевидно, создают физическую основу для биологических процессов, т. е. для жизни. Гибель клетки часто обусловливается так называемой необратимой коагуляцией плазмы — потерей электрического заряда, отнятием воды, слипанием частиц, оседанием их, т. е. прекращением коллоидного состояния.

Химической основой цитоплазмы и ядра служат белковые вещества. Белки содержат в своей молекуле углерод, кислород, водород, азот, серу и часто фосфор. Элементарный анализ белков показал, что углерода в них 50,7—55%, водорода 6,7—7,3%, азота 15,4—19,3%, кислорода 19,1—23,7%, серы 0,4—1,5%, фосфора 0,0—0,5%. Гарнек давал для белковой молекулы сложную эмпирическую формулу $C_{284}H_{322}O_{82}N_{66}S_2$. Справедливо было бы назвать белковую молекулу «сверхмолекулой».

Белки отличаются неисчерпаемой способностью связывать в разнообразных сочетаниях различные элементы и атомные группы. Белковые частицы имеют огромную цифру возможных перестановок и соединений: эта цифра выражается почти $2^1/_2$ триллионами. Отсюда вытекает возможность бесконечной множественности растительных и животных физиологических систем, несмотря на сравнительное однообразие клеток. При этом следует иметь ещё в виду существование изомеров среди органических соединений, когда они имеют одинаковый качественный и количественный состав, одинаковую формулу, но обладают совершенно различными свойствами.

Белки составляют химическую основу жизни. Энгельс указывал: «Жизнь — это форма существования белковых тел, существенным моментом которой является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой и которая прекращается вместе с прекращением этого обмена веществ, ведя за собою разложение белка» («Диалектика природы», Партиздат, 1933, стр. 29).

Масса цитоплазмы (и ядра) представляет собой систему более или менее вязких коллоидов очень сложного химического состава, в которой основную биологическую роль играют конституционные сложные белки в сочетании со сложными липоидами, углеводами, солями неорганических соединений и водой.

Липоиды цитоплазмы являются высокомолекулярными жироподобными веществами, содержащими фосфор. Они тесно и химически прочно связаны с белками, поэтому часто употребляют выражение: «липо-протеиновый комплекс цитоплазмы» (протеины — это белки).

Вязкость цитоплазмы позволяет ей принимать различные формы. Свободные клетки, как уже было упомянуто, принимают обычно округлую форму. Вязкость позволяет голым клеткам перемещаться путём особых движений частей клетки (выростов, жгутиков). Это легко наблюдать у слизевиков, у зооспор водорослей, у одноклеточных животных — амёб.

Строение цитоплазмы остаётся неразгаданным. Долгое время пользовались успехом гипотезы фибриллярного (волокнистого) строения цитоплазмы (Флемминга, Бовери, Гейденгайна), гипотеза пенистого строения (Бючли) и, наконец, гранулярного строения (Альтмана).

Все эти теории появились в результате изучения убитой цитоплазмы и в значительной мере объясняются методикой фиксирования плазмы и окраски. Ныне существуют новые гипотезы строения цитоплазмы. По Лепёшкину, живое вещество цитоплазмы представляет собой грубо-дисперсную систему, основная масса которой является жидким мицеллярным сложным веществом, не смешивающимся с водой. Это вещество названо витаидом[1]. В этой среде во взвешенном состоянии присутствуют крупные гранулы размером более 0,1 микрона, так что они видимы под микроскопом. Эти гранулы имеют белково-липоидный характер, и многие из них являются хондриозомным материалом. Сама дисперсирующая среда (витаид) является, в свою очередь, коллоидной, состоящей из мель-

[1] От латинского слова *vita* — жизнь.

чайших гидрофильных мицелл и межмицеллярной среды. Мицеллы имеют разнообразную форму и некоторые из них представляют собой спутанные клубки белковых молекул. Эти нитевидные частицы обусловливают способность цитоплазмы к растяжению.

По Фрей-Висслингу, мицеллы цитоплазмы представляют собой нитевидные частицы, определённым образом ориентированные по отношению друг к другу и способные к сцеплению в сложномолекулярную сеть, образуя как бы решетчатое строение дисперсной фазы, в петлях которой находятся катализаторы.

Химический состав цитоплазмы. В сухом веществе цитоплазмы листьев капусты найдено 63,1% белков, 20,75% липоидов, жирных масел и других растворимых в эфире веществ, 6,45% золы и 9,50% различных других веществ. Цифры эти, весьма условные, показывают, во всяком случае, преобладание белково-липоидного комплекса веществ. Белки цитоплазмы (как и живых органоидов клетки) представляют собой органические азотистые вещества, трудно изолируемые из клетки в неизменённом виде. В основном, они являются альбуминами и глобулинами. Они составляются из так называемых аминокислот в разнообразных пропорциях.

Находясь во взаимодействии с ядром, пластидами и другими органоидами клетки, цитоплазма пропускает через себя различные химические соединения и вместе с тем сама вырабатывает одни вещества, поглощает другие, откладывает третьи и, кроме того, выделяет отбросы. Ей свойственны, как живой материи, все основные физиологические функции: питание, дыхание, рост, раздражимость, движение, размножение. Более того, она регулирует обмен веществ клетки.

Движение цитоплазмы является постоянным, но иногда трудно наблюдаемым. Легче его наблюдать в результате «возбуждения» клеток при срезах и вообще ранениях органов. Ускоренное и потому заметное движение существует в листьях элодеи, в пыльцевых трубках (образующихся при прорастании цветочной пыльцы), в молодых волосках, покрывающих листья некоторых растений, например, у брионии (Bryonia) и др. Различают вращательное и струйчатое движения.

Вращательное, или круговое, движение лучше всего наблюдать на очень тонких листьях элодеи или валлиснерии (эти растения являются обычными в аквариумах). Под микроскопом отчетливо видно, как плазма, расположенная постенным слоем, обтекая клетку внутри вдоль оболочки, увлекает в своём движении ядро, хлоропласты и разные форменные элементы, перемещение которых является в этом случае пассивным. Струйчатое движение состоит в том, что в плазме имеется несколько как бы самостоятельных потоков, иногда параллельных, иногда противоположных, обладающих различной скоростью. Удобными объектами являются жгучие волоски крапивы, волоски тычиночных нитей традесканции, корневые волоски. Движение наблюдается только в мезоплазме, плёнчатый же слой остаётся в состоянии покоя.

Многим водорослям движение цитоплазмы помогает удерживаться на воде во взвешенном состоянии и даже передвигаться. Движение способствует транспортировке пищевых веществ, аэрации клетки, росту её, заживлению ран и пр.

Жизненность цитоплазмы зависит от многочисленных внешних условий. Будучи белковым веществом, она, как и все белки, способна к коагуляции, к свёртыванию при высоких температурах, при действии различных ядов (сулема и пр.). Необратимая коагуляция вызывает умерщвление плазмы.

Плазму можно заморозить и вновь оживить. Зависимость цитоплазмы от внешних условий умеряется наличием клеточных стенок. Обыкновенно при температурах 50—70° Ц многие организмы погибают, но известны так называемые термофильные организмы, которые живут в горячих источниках при температуре до 90° Ц. Многие споры выдерживают нагревание при температурах выше 100° Ц или охлаждение ниже —200°. Отдельные опыты обнаружили, что в жидком гелии с температурой ниже —260°, т. е. близкой

к абсолютному нулю, некоторые низшие организмы не погибали и при медленном нагревании оживали.

Цитоплазма не замкнута, не изолирована в одной клетке многоклеточного организма, а связана тончайшими плазматическими нитями, так называемыми плазмодесмами, с другими живыми клетками организма, как это мы увидим дальше.

Ядро. Существенной частью протопласта, наряду с цитоплазмой, является ядро. Оно относительно прозрачно, имеет преимущественно шарообразную или эллипсоидальную форму, однако формы его в клетках разных растений могут сильно варьировать, принимая иногда неправильные очертания в виде сильно вытянутых, или извилистых, или разветвлённых ядер.

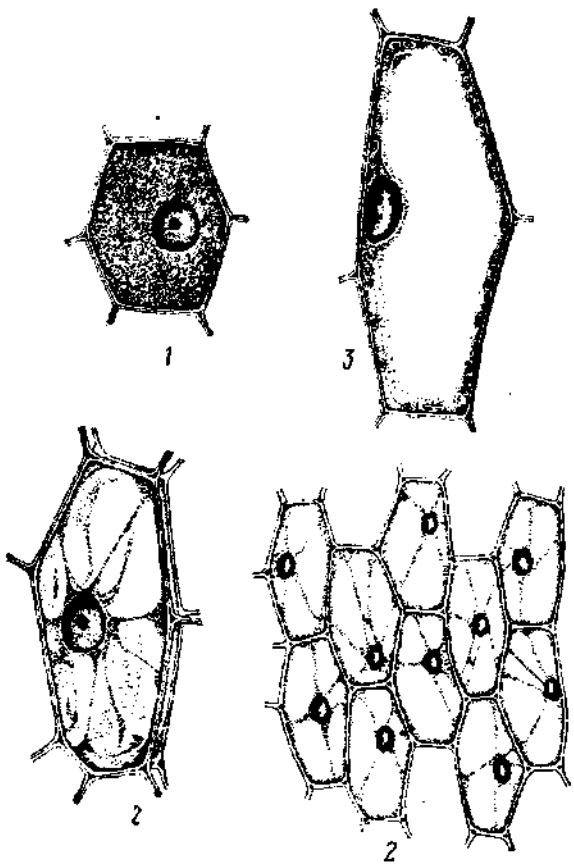


Рис. 1. Растительная клетка: последовательные фазы ее роста.

Обычно в клетке одно ядро. Известны, однако, клетки двухъядерные и многоядерные.

Величина ядер разнообразна. Исключительно крупны ядра у растений из семейства цикадовых, от 1,5 *мм* и выше. Очень мелкие ядра, в 1—2—$2^1/_2$ микрона, известны у плесневых грибов.

Положение ядра в клетке непостоянно. В эмбриональных клетках ядро занимает более или менее центральное положение. По мере роста клетки и усиления в ней процессов обмена веществ, вызывающих образование нескольких или одной крупной вакуоли, ядро оттесняется к стенке клетки. Во всяком случае, ядро всегда погружено в массу цитоплазмы, как самостоятельный органоид клетки, находящийся, конечно, в самом тесном взаимодействии с другими частями клетки. Ядро в некоторых случаях обладает способностью активного движения. Кроме того, оно может изменяться вследствие роста и деления.

Подмечено, что в процессе утолщения клеточной оболочки ядро передвигается к периферии, прилегает к этой стенке, как бы участвуя в развитии оболочки. Передвижение ядра совершается также в направлении разрыва клеточной стенки, что позволяет думать о его участии в заживлении раны.

Как и цитоплазма, ядро имеет коллоидную природу, но по консистенции обычно имеет большую вязкость. В покоящемся ядре различают следующие его части: 1) ядерную оболочку (что доказано с помощью особого прибора для оперирования с клетками, так называемого микроманипулятора, иглой которого можно сделать вмятину на оболочке или же проколоть последнюю); 2) кариоплазму, имеющую гомогенный характер,

состоящую из двух фракций: дисперсной среды, содержащей высокомолекулярные белки, и хроматина (тимонуклеиновой кислоты), диспергированного в этой основной среде; 3) я д р ы ш к о (одно, или несколько, или много) — маленькое тельце разнообразной формы.

Ядро играет весьма существенную роль в жизни клетки. Безъядерных клеток, повидимому, не существует. Даже для бактерий и сине-зелёных водорослей — наиболее примитивных типов низших растений — доказано либо прямое наличие ядра, либо присутствие ядерных частиц. Герасимов изучал у водоросли спирогиры роль ядра в клетке. Применяя сильные охлаждения и различные анестезирующие средства, он добивался нарушения нормального хода деления клетки и получал безъядерные и двухъядерные дочерние клетки. Оказалось, что клетка, из которой удалили ядро, не выделяет более оболочку, перестаёт расти и синтезировать вещества, в ней усиливаются процессы распада и разрушения, вследствие чего она вскоре погибает. Образование крахмала у некоторых безъядерных клеток хотя и наблюдалось, но всё же клетки скоро отмирали. Двухъядерные клетки, наоборот, отличались ускоренным ростом и крупными размерами.

Образование нового ядра из цитоплазмы не происходит. Новые ядра образуются только делением или дроблением старого.

В химическом отношении ядро несколько отличается от цитоплазмы наличием особых н у к л е и н о в ы х к и с л о т. Из группы нуклеиновых (от слова «нуклеус» — ядро) кислот наиболее важное значение имеют тимонуклеиновая и дрожжевая кислоты. Они являются важнейшими конституционными частями протопласта. Химическая структура их и физиологическая роль различны. Тимонуклеиновая кислота свойственна только ядру и играет существенную роль в процессе деления ядра, т. е. размножения клеток. Дрожжевая кислота присуща цитоплазме.

Представляет интерес гипотеза Кизеля о п р о и с х о ж д е н и и я д р а (химическая). В процессе эволюции клетки образовались цитоплазматическая и ядерная нуклеиновые кислоты. У бактерий, не имеющих морфологически различимого ядра, в цитоплазме имеется смесь этих двух кислот в такой химической модификации, что ядро, потенциально присутствуя в цитоплазме в виде ядерной нуклеиновой кислоты, ещё не отслаивается в типичном виде. На некотором этапе эволюции в цитоплазме возникла тимонуклеиновая кислота, обладавшая высоким молекулярным весом, незначительной растворимостью в плазме и отслаивавшаяся поэтому в виде более вязкого «желеобразного» ядра. Эта теория построена на допущении генетической связи цитоплазмы и ядра.

Цитоплазма и ядро являются главными органоидами клетки. Они осуществляют, в основном, жизнедеятельность клетки.

Ферменты. Протопласт клетки вырабатывает особые органические вещества, значение которых в жизнедеятельности растительного организма очень велико, так как при помощи их совершается сложный и многообразный обмен веществ в клетке. Эти вещества называются ф е р м е н т а м и, или э н з и м а м и. Химические превращения в клетке, обусловливающие такие важные жизненные процессы, как дыхание, ассимиляция, синтез и распад белков, жиров, углеводов и пр., совершаются под влиянием особых, специализированных ферментов. Они принадлежат к числу так называемых к а т а л и з а т о р о в, которые отличаются свойством возбуждать и значительно ускорять химические реакции. Ферменты растений служат в большинстве случаев внутриклеточными катализаторами. Они являются гидрофильными коллоидами; коллоидные частицы их заряжены определённым знаком электричества и в большинстве своём они имеют белковое строение. Их следует рассматривать, как определённые продукты клеток, связанные с цитоплазмой лишь своим происхождением, но потерявшие с ней непосредственную связь; они не являются уже составными частями цитоплазмы; это доказывается тем, что при разрушении клеток ферменты остаются вполне активными. Действуя своим присутствием в ничтожных количествах, они производят значительные химические

превращения. Активность их сильно зависит от температуры среды, от присутствия в среде различных инактиваторов. Ферменты бывают различными по своему воздействию. Так, например, дыхание клетки совершается при помощи окислительных ферментов цитоплазмы (пероксидазы, каталазы). Передвижение крахмала из клетки в клетку само по себе происходить не может, так как крахмал — коллоидное высокомолекулярное и притом твёрдое вещество; для использования заключённой в нём энергии необходимо превращение его в другую углеводную форму, и притом в жидкую; это совершается лишь при помощи ферментов. Многие формы запасного питательного вещества в органах растения (крахмал в семенах, корнях, клубнях, стволах, или масло в тех же органах, или белки) остаются мёртвым капиталом в растении, если они не подвергнутся воздействию ферментов.

И растения и животные дышат, питаются, растут, размножаются, причём во всех этих проявлениях жизнедеятельности организмов принимают участие ферменты. Помимо исключительной силы возбуждения реакций, ферменты характеризуются своей избирательной направленностью, специализированностью. Определённый фермент способен вызывать лишь определённые превращения; так, фермент диастаз превращает крахмал в сахар (мальтозу), но не может действовать на белки или жиры. Фермент инвертаза разлагает тростниковый сахар, но не может воздействовать на крахмал.

Этой превращающей способностью обладают не только ферменты как биологические катализаторы, но и некоторые мёртвые неорганические вещества. Однако в то время как неорганический водородный ион разлагает тростниковый сахар очень медленно, фермент инвертаза разлагает его в 10 миллионов раз энергичнее. Названия всех ферментов имеют окончание «аза». Так, например, действующие на белки, называются протеазами, на жиры — липазами, и т. д.

В настоящее время все известные ферменты разделяются на две основные группы: гидролитические и десмолитические. В первую группу входят ферменты, вызывающие гидролиз, заключающийся в том, что вещества, входящие во взаимодействие с ферментом, присоединяют воду и распадаются по месту связи атомов углерода и кислорода или по месту связи углерода и азота. В этих случаях связь между углеродными атомами остаётся ненарушенной, и поэтому гидролиз не сопровождается значительным освобождением тепловой энергии. В эту группу войдут гидролиз сахаров, глюкозидов, жиров и пр. Десмолитические ферменты, действуя в субстратах, разрывают в них связь между атомами углерода, вызывая этим освобождение больших запасов тепловой энергии. Эта группа ферментов в обмене веществ клетки играет более значительную роль и обусловливает такие процессы, как дыхание, различные брожения (окислительно-восстановительные реакции) и многие другие.

Ряд важных промышленных производств основан на использовании действия растительных ферментов, например, хлебопечение, виноделие, получение сахара, чая, какао, пива, табака и др.

Витамины [1]. К числу существенных для жизни веществ цитоплазмы относятся витамины. Все известные в настоящее время витамины (их около 20) не только выделены в чистом виде, но и синтезированы первоначально в лабораториях, а теперь в многотонных количествах производятся на заводах, для применения их в пище. Отдельные виды витаминов обозначают прописными латинскими буквами: A, B, C, D, E и т. д. Их делят на две группы: витамины, растворимые в жирах (A, B, E) и растворимые в воде (C, D). Витамины являются веществами растительного и лишь единично — животного происхождения. В продуктах животноводства, молочных и мясных, они содержатся, как результат переноса их в тело животных из растительных кормов.

Наибольшее содержание витаминов отмечено в листьях, созревающих плодах, а также в корнях. Некоторые витамины (E) содержатся в зародышах семян, а другие (D) появляются

[1] Витамин — «белок жизни».

лишь в прорастающих, а не в покоящихся семенах. Витамины близки к ферментам и к гормонам. Минимальные дозы их существенно необходимы для нормальной жизнедеятельности растений, в частности для поддержания роста, регулирования дыхания, обмена веществ и пр. Значительно полнее изучено значение витаминов для человека.

Благотворное действие витаминов проявляется на всём организме человека, хотя каждый из них порознь имеет специфическое влияние. Так, например, отсутствие витамина B_1 (тиамина) вызывает глубокое поражение всей нервной системы; симптомы этого заболевания выражаются в отёках конечностей, головных болях, расстройстве двигательных нервов и др. Витамины группы В (B_1, B_2, B_3 и др.) в большом количестве содержатся в кожуре и зародышах семян, в дрожжах (особенно пивных). Наибольшее их количество установлено в проростках пшеницы, ячменя, ржи, в сухих пивных дрожжах и в рисовых отрубях. Выпечка хлеба не разрушает витамина В. Интересно отметить, что очень белый хлеб, который выпекается из муки, получаемой на вальцовых мельницах и лишённой отрубей, не содержит витамина B_1 (тиамина); поэтому хлеб из муки простого помола является гораздо более полезным для здоровья. Точно также рис плохой обдирки намного полезнее, чем чисто белый, полированный рис. Весьма важными для здоровья являются витамины B_2 (рибофлавин) и B_6.

Выяснилось также огромное влияние витамина B_1 на развитие корневой системы у растений.

Витамин С предохраняет от заболевания цынгой (скорбутом) и кровоточивостью. Впервые был получен из капустной вытяжки. В настоящее время установлено, что витамин С — кристаллическое вещество, образующееся в результате окислительных превращений молекулы сахара, растворимое в воде, названное аскорбиновой кислотой. В растительных тканях аскорбиновая кислота обусловливает окислительную активность ферментов и поэтому регулирует процесс дыхания. Наибольшим содержанием витамина С выделяются шиповник (плоды Rosa), гладиолус (листья), первоцвет обыкновенный (листья Primula officinalis), некоторые сорта смородины (ягоды сорта Лия), капуста (особенно кольраби), хрен, хвоя ели и сосны, лимон и др. Очень мало его в моркови, огурцах; он почти отсутствует в винограде. В настоящее время приготовляется в огромных количествах заводским путём, не говоря уже о получении натуральных концентрированных препаратов из шиповника, хвои и пр., в виде экстрактов или ингредиентов в конфетах, чае и пр. Витамин С легко разрушается в щелочах, даже в воде, и хорошо сохраняется при подкислении, чем и объясняется его сохранность в лимонах и апельсинах, в кислой капусте, в герметически закупоренных фруктовых соках. На воздухе он скоро разрушается. Витамин С особенно ценится в арктических экспедициях и зимовках, в длительных морских путешествиях и т. п., когда нет свежих плодов, овощей, зелени.

Витамин А возникает в печени животных (в том числе рыб) из провитамина А, который является пигментом жёлтого цвета, содержится в пластидах и в жирах и называется к а р о т и н о м. Особенно много этого провитамина обнаружено в плодах даурского шиповника (Rosa dahurica) и рябины, в листьях крапивы, клевера, шпината и салата; несколько меньше — в плодах томата, горошка, ежевики, черники, малины, смородины, вишни, абрикоса, персика; почти не содержат его плоды яблони, груши, сливы, винограда; много — в корнях моркови и желтомясых клубнях картофеля.

Жёлтый цвет проростков растений, зёрен кукурузы объясняется также наличием провитамина А. Жёлтая окраска сливочного масла (не подкрашенного искусственно), цвет красной икры также объясняется присутствием провитамина А (каротина). В растениях каротин играет большую роль (см. раздел о пластидах). Благотворное действие витамина А на человеческий организм разнообразно. Водители транспорта — пилоты, моряки, шофёры, а также снайперы, охотники, нуждающиеся в сохранении острого зрения, должны обеспечиваться повышенной нормой этого витамина. С успехом применяется он при сухости глаз, заживлении ран, при ожогах, пролежнях и пр.

Провитамин D (эргостерин) содержится в пекарских дрожжах, во многих растительных маслах и даже в таких растительных отходах, как древесные опилки. Под влиянием ультрафиолетовых лучей он превращается в витамин D. В животных жирах его много.

Витамин D используется при лечении рахита у детей. Он регулирует обмен кальция и фосфора, и соотношение их в крови и костном веществе. Кальцификация костей и зубов зависит от наличия витамина D.

Витамин Е оказывает влияние на половую сферу. Постоянный недостаток его в принимаемой пище вызывает дегенерацию половых желёз у мужчин и женщин. Эта болезнь излечивается (если в основе её лежит дефицит витамина Е) соответствующей пищей или специальными препаратами. Много витамина Е в цитрусовых плодах, в томатах. Витамин РР (никотиновая кислота) содержится в значительном количестве в томатном соке. Он предохраняет человека от заболевания пеллагрой, вызывающей болезненные изменения кожи, пищеварительного тракта и нервной системы. Витамин К (метилнафтохинон) обусловливает у человека и животных быстрое свёртывание крови и поэтому ныне широко применяется как кровеостанавливающее средство. Его называют антигеморрагическим витамином. Этим витамином богаты листья крапивы; это растение — вообще многовитаминное (содержит А, С, К, РР и др.).

Фитогормоны. Протопласт растительной клетки вырабатывает также особую группу веществ, обладающих свойством диффундировать через клеточные стенки и усиливать какой-либо физиологический процесс. Такие вещества называются, в приложении к растениям, фитогормонами.

Установлены фитогормоны, усиливающие рост, клеточное деление, половые функции. Гормоны роста, так называемые ауксины, предсказаны были ещё Дарвином, но впервые детально изучены русским учёным Холодным. Ауксины и подобные им вещества усиливают доступ кислорода, приток питательных веществ к эмбриональным тканям и при соответствующей концентрации их создают условия для ростовых процессов.

Химический состав ауксинов изучен. Ростовый фитогормон добыт был сперва в натуральном виде, а затем искусственно синтезирован и назван был гетероауксином. Гетероауксин — это не подлинный ауксин, а искусственное ростовое вещество, ныне применяемое в практике, наряду с другими ростовыми веществами, для укоренения черенков, для борьбы с опадением бутонов и плодов (падалицей), для повышения семенной продуктивности, для получения бессемянных плодов и т. д. Помимо гетероауксина, химики синтезировали много других ростовых веществ. От степени концентрации ростовых веществ результат может быть прямым или обратным. Так, например, в сильных концентрациях эти вещества используются даже для полного уничтожения сорной растительности. Связь фитогормонов с витаминами, а также с ферментами — самая тесная. Некоторые фитогормоны суть синонимы витаминов. Так, например, витамины группы В являются фитогормонами. Они впервые были открыты в клетках дрожжей. Витамин B_1 (тиамин) при колоссальном разведении (1 : 1 000 000) вызывает неограниченный рост корневой системы; в отсутствие тиамина корень не развивается.

Пластиды и хондриозомы. Характерная особенность растительной клетки зелёных растений — присутствие пластид, или хроматофоров («носителей окраски»). Незелёные растения — грибы, бактерии, слизевики, а также сине-зелёные водоросли и некоторые паразитные семенные растения — пластид не имеют. Существование пластид тесно связано со способом питания растений. Пластиды встречаются только в цитоплазме, как самостоятельные органоиды, и представляют собой специфические мелкие белково-липоидные тельца, несколько более плотной консистенции, чем окружающая их плазма, вследствие чего они даже в бесцветном состоянии хорошо различимы под микроскопом.

Количество и форма их разнообразны. В клетке листа семенных растений количество их колеблется от 20 до 50. Общее количество пластид во взрослом дереве исчисляется десятками и сотнями миллиардов. Существуют низшие одноклеточные растительные организмы с одиночными пластидами. Пластиды свойственны только растительным клеткам. В ходе эволюции организмов растения обособились, как носители пластид. Исследования показывают, что наличие пластид в простейших животных организмах объясняется симбиозом (сожительством) водоросли с животной клеткой.

Форма пластид по преимуществу дискообразная. Зелёные и бесцветные пластиды у высших растений более однообразны по форме. У водорослей встречаются палочкообразная, лопастная, сердцевидная, чашеобразная и другие формы пластид; при этом они часто кажутся решётчатыми. Величина их у высших семенных растений колеблется от 3 до 10 микронов, в среднем же равна 5 микронам. Объём зелёной пластиды равен 40—45 куб. микронам.

Различают три типа пластид: 1) хлоропласты (зелёные пластиды, хлорофилловые зёрна), 2) хромопласты (жёлтые, коричневые, красные пластиды) и 3) лейкопласты (бесцветные пластиды). Господствующий зелёный цвет растительности земного шара обусловлен хлоропластами. Зелёный цвет хлоропластов объясняется присутствием в них пигментированного сложного органического вещества хлорофилла, отчего они часто и называются хлорофилловыми зёрнами.

Хлоропласты резко реагируют на освещение, и хлорофилл образуется в них на свету. Хлоропласты встречаются и в семенах (лимона, фисташки),

в древесине растений. Даже в зимнее время зелёные хлоропласты можно в изобилии находить в коре, в сердцевинных лучах и на окраине сердцевины древесных старых веток. Повидимому, свет проникает через особые отверстия в пробке ветвей (так называемые чечевички). Лейкопласты, специализированные для запасания крахмала, наоборот, приурочены больше к тканям, изолированным от света (см. дальше). Хромопласты встречаются одинаково и в подземных и надземных органах.

У высших растений дискообразная форма хлоропластов является универсальной. У водорослей пластиды ещё не дифференцированы на три типа и носят общее название хроматофоров.

Хромопласты встречаются в вегетативных органах, цветках и плодах. Они являются изменёнными хлоропластами и обычно имеют округлую форму, но иногда кажутся под микроскопом многогранными, кристаллическими, игловидными, так как содержащийся в них пигмент кристаллизуется. Они содержат жёлтые, красные и бурые пигменты менее сложного, чем хлорофилл, строения — каротин, ксантофилл и различные другие цветные пигменты, составляющие группу каротиноидов. Кристаллы их хорошо оформлены и кажутся свободно лежащими в цитоплазме, уже лишёнными оболочки пластиды. Кристаллы каротина легко наблюдать в плодах красного перца, рябины, шиповника, мандарина, в корне моркови, в лепестках цветков настурции, календулы, жёлтой лилии. Напомним, что каротин является провитамином А. Каротиноиды легко обнаруживаются у водорослей, в так называемых «красных глазках» зелёных водорослей, в хроматофорах бурых и красных водорослей (откуда и название этих водорослей), в пыльце, плодах и пр. Каротиноидам принадлежит существенная роль в жизни растения (они определяют ритм полового процесса). Каротиноиды часто бывают внепластидные, растворённые в жирном масле.

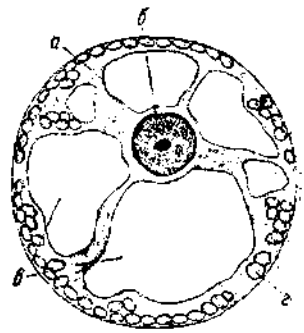


Рис. 2. Поперечный разрез цилиндрической клетки

а — цитоплазма; *б* — ядро; *в* — вакуоли; *г* — хлоропласты.

Величина хромопластов различна (у лилии 4—10 микронов, жёлтой азалии 10—12 микронов).

Лейкопласты относятся к наиболее мелким пластидам. Они имеются в кожице многих однодольных растений (традесканции, орхидей, колхикума, в корневищах ириса, канны и др). Их можно обнаруживать во всех бесцветных частях органов высших растений, во всех эмбриональных тканях (так называемых меристемах), в цитоплазме женских половых клеток, спор, в бесцветных зародышах семян, в молодых волосках и пр. Форма их обыкновенно шарообразная или веретенообразная, а число их в клетке очень велико. Подсчёт их, вследствие мелкости, затруднителен.

Лейкопласты способны, оставаясь бесцветными, сильно растягиваться в тех случаях, когда, в силу своего положения в специальных тканях, они становятся запасающими пластидами (амилопластами), откладывающими внутри себя вторичный крахмал (в клубнях, корневищах, корневых утолщениях и пр.).

Происхождение пластид в растительной клетке недостаточно изучено. Повидимому, они не могут возникать ни из цитоплазмы, ни из ядра. Все типы пластид генетически связаны между собой и могут переходить один в другой, т. е. из бесцветных лейкопластов возникают зелёные хлоропласты, последние могут видоизменяться в хромопласты и т. д. Это легко наблюдать в природе. Зелёные листья с наступлением осени желтеют, что объясняется разрушением хлорофилла, вследствие чего ярко выступает ксантофилл. Переход хлоропластов в хромопласты хорошо наблюдается при созревании многих плодов. Зелёные плоды томатов, рябины, шиповника, созревая, желтеют или краснеют по той же причине. Наоборот,

оранжевые корнеплоды моркови, головки которых выставляются на поле из почвы, начинают зеленеть вследствие маскирования каротина хлорофиллом. Клубни картофеля, богатые лейкопластами, также зеленеют на свету. Следовательно, все три типа пластид генетически однородны и разнятся между собой лишь в отношении пигментов и физиологических функций — в зависимости от внешних условий, от положения пластид в тканях органов.

Все типы пластид размножаются делением, путём образования перетяжки в средней части тела пластиды.

Было доказано, что пластиды образуются из х о н д р и о з о м, особых телец, во множестве рассеянных в массе цитоплазмы. Они имеют вид бесцветных мельчайших зёрнышек, палочек, нитей, состоящих из белковых веществ, насыщенных липоидами. Они играют существенную роль в обмене веществ и в дыхании клеток. Длинные нитевидные хондриозомы называются х о н д р и о к о н т а м и. Пластиды отличаются от давших им начало хондриоконтов своим химическим составом, — так, они сохраняются в тех фиксирующих жидкостях, которые разрушают хондриозомы. Мелкие зернистые (гранулярные) хондриозомы превращаются в хондриоконты.

Весь этот процесс хорошо наблюдается в развивающихся листьях на верхушке стебля (так называемых п р и м о р д и а л ь н ы х л и с т ь я х — например, у элодеи, ячменя и др.).

В корнях, клубнях, корневищах (т. е. в подземных органах) хондриоконты накопляют крахмал, не изменяясь сами или несколько утолщаясь, т. е. играют роль а м и л о п л а с т о в.

Левитский доказал, что, подобно пластидам, хондриозомы размножаются делением. Некоторые учёные считают, что хондриозомы образуются из плазмы. В половых клетках наличие хондриозом также установлено. Хондриозомы отсутствуют у бактерий, у сине-зелёных водорослей.

Среди растений нередко можно видеть такие, листья и стебли которых окрашены не в зелёный, а в красный, сизый и другие цвета. Примерами могут служить краснолистная свёкла, красный клён, некоторые амаранты, красная перилла, ахирантес, целозии, колеусы. Все эти растения вовсе не лишены зелёного пигмента, хлоропласты у них имеются, и они нормально функционируют, но замаскированы пигментами клеточного сока (антоцианом и др.).

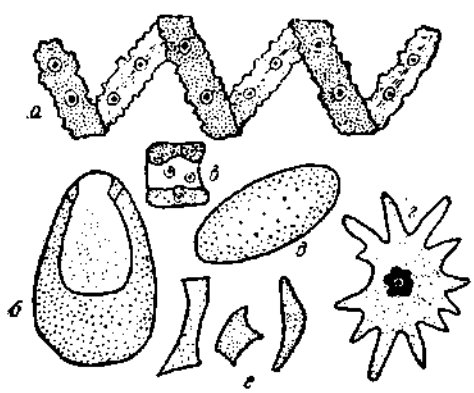


Рис. 3. Различные формы пластид у растений; хлоропласты зеленых водорослей

а — спирогиры (Spirogyra); *б* — хламидомонады (Chlamydomonas); *в* — улотрикс (Ulothrix); *г* — зигнемы (Zygnema); *д* — хлоропласт цветкового растения; *е* — хромопласты.

Тело хлоропласта называется с т р о м о й, имеющей, повидимому, тончайшую плёнку от соприкосновения с цитоплазмой. Строма состоит из мельчайших бесцветных б е л к о в ы х г р а н о в (или так называемых пластидуль). Граны имеют форму дисков, определённо ориентированных.. Величина гранов от 0,034 микрона и более (доходит до 2 микронов). Граны адсорбируют на своей поверхности хлорофилл. Строма хлоропласта содержит соединения железа, что очень важно для её функции.

Функции хлоропластов в растительной клетке резко специализированы. Одни только хлоропласты содержат хлорофилл. Хлоропласты проявляют способность к движениям. Необходимо отличать самостоятельное передвижение пластид от пассивного; последнее совершается в токе цитоплазмы, увлекающей в своём движении зелёные пластиды, что хорошо заметно под микроскопом. Самостоятельное движение хлоропластов обусловлено способностью их переползать. Яркий солнечный свет заставляет хлоропласты поворачиваться

к лучам узкой стороной, т. е. ребром, и переползать на боковые стенки клеток. Рассеянный свет переводит их на внешние стенки клеток.

Хлорофилл — это сложный эфир. Он представляет собой соединение органической кислоты с двумя спиртами — метиловым и высокомолекулярным фитолом. Зелёная окраска его происходит от двух зелёных пигментов, которые русский учёный Цвет назвал хлорофиллинами. Принято называть их хлорофилл «а» и хлорофилл «b».

Формула их имеет следующий вид:

Хлорофилл «а» : $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$

Хлорофилл «b» : $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$

Хлорофилл «b» имеет на два атома водорода меньше и на один атом кислорода больше. В строме пластиды хлорофилл «а» преобладает над своим партнёром.

Хлорофилл можно извлечь из листьев погружением их в 80% раствор этилового спирта или ацетона (листья перед этим лучше слегка растереть в фарфоровой ступке).

Благодаря хлоропластам, в зелёных растениях совершается процесс органического синтеза при непосредственном воздействии лучистой энергии солнца, поглощаемой хлорофиллом. В этот процесс вовлекаются углекислый газ, проникающий вместе с атмосферным воздухом в зелёные ткани растения (главным образом в листья), и вода с растворёнными в ней минеральными веществами, подаваемая в листья из почвы через корневую систему. Этот весьма сложный процесс носит название фотосинтеза или ассимиляции (усвоения) углерода. Углекислый газ (CO_2) проникает в лист (по закону диффузии) через устьица листа и по межклеточникам достигает клеток, содержащих хлоропласты. Диффундируя через клеточные оболочки и растворяясь в воде оболочек и цитоплазмы, он приходит в соприкосновение с хлоропластами и содержащимся в них хлорофиллом.

Схематически весь ход ассимиляции упрощённо изображают такой формулой:

$$\underset{\text{6 молекул углекислого газа}}{6CO_2} + \underset{\text{6 молекул воды}}{6H_2O} + 673{,}8 \text{ б. калорий} \longrightarrow \underset{\text{1 молекула глюкозы}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{6 молекул кислорода}}{6O_2}$$

Правильнее изложить схему фотосинтеза следующим образом: 6 молей CO_2 + 6 молей H_2O + 673,8 б. калорий → 1 моль $C_6H_{12}O_6$ + 6 молей кислорода. Моль — грамм-молекула, т. е. количество вещества в граммах, равное молекулярному весу этого вещества. Число молекул, образующих один моль, постоянно.

6 × 44 *г* углекислого газа + 6 × 18 *г* воды + 673,8 б. калорий → 180 *г* (1 моль) глюкозы + 16 *г* кислорода, т. е. 264 *г* CO_2 + 108 *г* H_2O + 673,8 б. калорий → 180 *г* $C_6H_{12}O_6$ + + 192 *г* O_2.

Реакции, которые происходят в действительности, гораздо более сложны и совершаются последовательными этапами [1].

Ещё в 1870 г. Байер предложил гипотезу, согласно которой первичным продуктом фотосинтеза является формальдегид.

Однако многочисленные исследования никогда не обнаруживали формальдегид в качестве первичного продукта фотосинтеза. До настоящего времени первичные продукты остаются неизвестными. Установлено, что фотосинтез совершается последовательными этапами, и только первые фазы его световые (фотохимические), остальные не требуют участия света и являются темновыми реакциями. Вильштеттер показал, что свет действует не на углекислоту, а на соединение хлорофилла с углекислотой. В последнее время установлено участие хлорофилла в образовании энергетически богатых фосфорных соединений (исходные соединения фосфора попадают из почвы с водой). В данном случае хлорофилл ведёт себя, как высоко специализированный фермент, превращающий лучистую энергию в химическую энергию фосфорилированных соединений. Несомненна также роль хлорофилла в передаче атомов водорода промежуточным продуктам фотосинтеза.

[1] Объяснение процесса в целом даётся в курсах физиологии растений.

Фотосинтетический кислород, которым зелёные растения непрерывно снабжают атмосферу, представляет кислород воды; кислород же углекислого газа, как и углерод, вовлекается во внутриклеточные физиологические процессы.

Первыми установленными продуктами фотосинтеза являются глюкоза и фруктоза, простые, легко растворимые моносахариды, т. е. подвижные формы органических соединений, относящиеся к углеводам. Углеводами называются вещества, содержащие углерод, водород и кислород, причём последние два в таком же соотношении, в каком они встречаются в воде.

Основным легко обнаруживаемым продуктом фотосинтеза является крахмал. Однако крахмал появляется в хлоропластах уже в результате некоторых превращений первичных моносахаридов. Существуют растения, которые вовсе не образуют ассимиляционного крахмала, а образуют только глюкозу, например, многие представители семейства лилейных, как наш обыкновенный репчатый лук, тюльпан, пролеска, птицемлечник и др., а также виды амариллисовых (нарцисс) и орхидных. Очень мало крахмала образуют лобелия, горечавка, ирисы. Сравнительно мало крахмала в листьях пшеницы. Зато в изобилии возникает крахмал в листьях томата, картофеля, табака и других паслёновых, в листьях тутового дерева, бобовых растений.

Параллельно накоплению крахмала в листьях идёт процесс освобождения листа от крахмала (после превращения его в глюкозу), транспортирование продуктов ассимиляции из ассимилирующих клеток по всему растению, особенно же в растущие части организма. В ночное время, когда фотосинтез прекращается, освобождение листа от крахмала бывает почти полным. Крахмал без света, в темноте, не образуется, но из сахара крахмал может возникать и в темноте.

Крахмал, в противоположность глюкозе, принадлежит к твёрдым веществам клетки, поэтому для передвижения его из клетки в клетку необходимо перевести его в растворимое состояние.

И крахмал и глюкоза являются строительным, запасным и дыхательным материалом для растения. Притекая к точкам роста, глюкоза потребляется здесь и обусловливает рост органов растения. Чем теплее воздух и меньше испарение, чем больше света и влаги (в известных пределах), тем интенсивнее происходит процесс ассимиляции. Понятно, какое значение для продуктивности фотосинтеза имеет разветвлённая крона с огромным количеством листьев. В воздухе углекислого газа мало, всего только 0,03%. Разветвлённость и обилие листьев увеличивают площадь ассимиляции, а это означает и большее накопление крахмала.

Открытие фотосинтеза связывают с именем Пристли, который установил, что воздух портится от горения и дыхания. В 1771 г. он показал простым опытом, что зелёное растение улучшает воздух, испорченный дыханием: мышь, задыхавшаяся после продолжительного пребывания под стеклянным колпаком, стала оживать, когда под колпак была внесена зелёная ветка мяты. Пристли ещё не доказал необходимость участия света в этом процессе. Сделал это врач Ингенгауз в 1779 г. Однако лишь химик Сенебье первым осуществил точный эксперимент разложения зелёным растением углекислого газа, которое усваивает при этом углерод и выделяет в воздух свободный кислород. Другой швейцарский химик, Соссюр, доказал, что в результате газообмена получается прирост сухого вещества, т. е. установил воздушное питание зелёного растения. В дальнейшем русский физиолог Фаминцын показал, что фотосинтез имеет место не только при солнечном, но и при любом другом источнике света (Фаминцын применял керосиновую лампу). Так были заложены химические основы фотосинтеза растений. К этому нужно добавить, что русский учёный Цвет в 1906 г. открыл метод разделения двух фракций хлорофилла — «а» и «b», основанный на избирательной адсорбции их. В настоящее время известны ещё новые категории хлорофилла: это бактериохлорофилл, который химически отличается от обычного хлорофилла, затем хлорофилл «с», свойственный особому классу первичных растений (жгутиковым), и хлорофилл «d», присущий красным водорослям. Оба последние заменяют у указанных организмов хлорофилл «b». Следует также отметить, что органическая химия сейчас стоит на пороге синтеза хлорофилла.

Энергетическая сторона фотосинтеза была предсказана ещё Лавуазье, который созидательную силу на земле признавал лишь за растениями. В середине XIX века два учёных, Майер и Гельмгольц, высказали идею, что растительный мир, задерживая солнечную энергию, создаёт «склад» этой энергии на земле, заключённый в органическом веществе. Когда начал свои замечательные исследования в области фотосинтеза великий русский учёный Тимирязев, уже известны были законы сохранения материи и энергии, впервые открытые гениальным Ломоносовым [1].

Общая солнечная энергетика на земной поверхности представляется, по Лундегорду, в следующем виде:

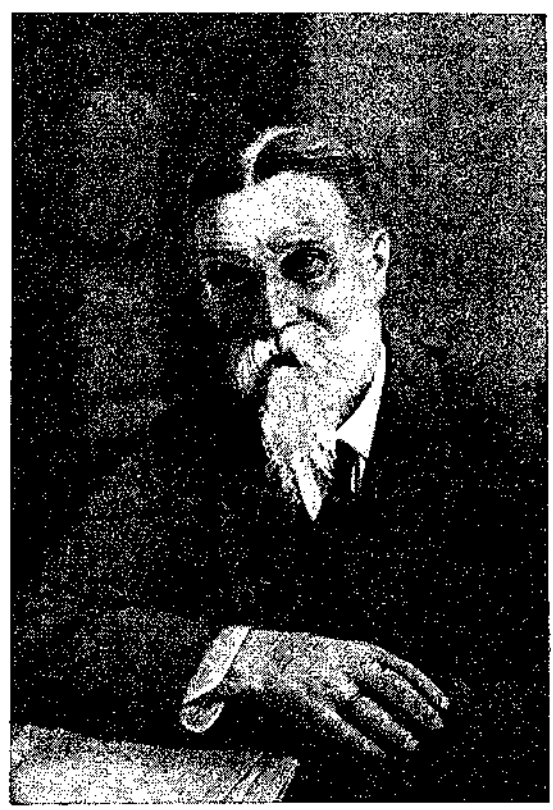
Вся энергия, излучаемая солнцем	3 000 000 000 000 000 000 000 000 000 (т. е. три октоллиона) калорий в год
Лучистая энергия, проникающая в атмосферу земли	1 340 000 000 000 000 000 (т. е. один квинтиллион триста сорок квадриллионов) калорий в год
Из этого количества используется:	
На испарение воды	340 000 000 000 000 000 (т. е. триста сорок квадриллионов) калорий в год
На усвоение углерода зелёными растениями	162 000 000 000 000 (т. е. сто шестьдесят два триллиона) калорий в год

Таким образом, зелёные растения используют ничтожный процент лучистой энергии солнца, проникающей в атмосферу земли. Недостаток углекислоты в атмосфере заметно отражается на продукции сухого вещества (а следовательно, и на урожайности).

Опыты показали, что при искусственном добавлении углекислоты кривая фотосинтеза (и урожая) значительно повышается.

Тимирязев первым дал исчерпывающее изложение усвоения углекислоты зелёным растением и ему принадлежит честь заложения основ энергетики фотосинтеза. Он был профессором физиологии и анатомии растений. Как учёный, он определился, не пробуя свои силы то в одной, то в другой области естественных наук, а сразу сделавшись ботаником-физиологом. Вместе с тем, он не замкнулся в этой области. Идеи, которыми он руководился в физиологии растений, потребовали основательного изучения физики, химии и других дисциплин.

Изучив физику, астрофизику, фотохимию, занявшись спектральным анализом, Тимирязев посвятил значительную часть своей научной работы хлорофиллу. Хлорофилл изучался им



К. А. Тимирязев

[1] Произведя тщательные наблюдения над весом металла при прокаливании, Ломоносов еще в 1748 г., в своей диссертации «Рассуждения о твердости и жидкости тел» высказал, что «все перемены, в Натуре случающиеся, такого суть состояния, что сколько чего у одного тела отнимается, столько присовокупится к другому»...«Сей всеобщий естественный закон простирается и в самые правила движения: ибо тело, движущее своею силою другое, столько же оныя у себя теряет, сколько сообщает другому, которое от него движение получает».

не только со стороны точного химического анализа, но и в отношении спектральной характеристики.

Тимирязев первый получил точные спектры хлорофилла, первый определил роль хлорофилла как химического и оптического сенсибилизатора. Он приложил закон сохранения энергии к зелёному растению. Тимирязев подвёл науку вплотную к разработке таких вопросов, как изучение молекулы хлорофилла, изучение продуктов фотосинтеза и т. д. Он доказал, что хлорофилл возник как эволюционное явление и сыграл совершенно исключительную роль в органической жизни на земле. «...На землю упал луч солнца, но он упал не на бесплодную почву, он упал на зелёную былинку пшеничного ростка или, лучше сказать, на хлорофилловое зерно. Ударяясь о него, он потух, перестал быть светом, но не исчез. Он только затратился на внутреннюю работу, он рассек, разорвал связь между частицами углерода и кислорода, соединёнными в углекислоте. Освобождённый углерод, соединяясь с водой, образовал крахмал. Этот крахмал, превратясь в растворимый сахар, после долгих странствий по растению отложился, наконец, в зерне в виде крахмала же или в виде клейковины. В той или другой форме он вошёл в состав хлеба, который послужил нам пищей. Он преобразился в наши мускулы, в наши нервы. И вот теперь атомы углерода стремятся в наших организмах вновь соединиться с кислородом, который кровь разносит во все концы нашего тела. При этом луч солнца, таившийся в них в виде химического напряжения, вновь принимает форму явной силы. Этот луч солнца согревает нас. Он приводит нас в движение...» — так образно писал Тимирязев. С юных лет он поставил себе такую научную цель: «Изучить химические и физические условия фотосинтеза, определить составные части солнечного луча... проследить их участь в растении, т. е. до их превращения во внутреннюю работу».

Наибольшее значение получили в науке работы Тимирязева по выяснению зависимости фотосинтеза от спектрального состава солнечного света. Он доказал, что хлорофилл, будучи поглотителем солнечной энергии, обладает при этом избирательной поглотительной способностью. Солнечный луч, как известно, состоит из следующих лучей спектра: инфракрасные, красные, оранжевые, жёлтые, зелёные, голубые, синие, фиолетовые, ультрафиолетовые. Крайние лучи — инфракрасные и ультрафиолетовые — невидимы для нашего глаза. Все эти лучи, за исключением крайних красных, поглощаются хлорофиллом (как выяснилось уже после Тимирязева), но в различной степени; наиболее полно идёт поглощение красно-оранжевых и синих лучей (рис. 4). До Тимирязева считали, что наибольшее разложение углекислоты происходит в жёлтой части спектра, так как жёлтые лучи являются наиболее яркими. Точные опыты Тимирязева установили, что для растения важны не наиболее яркие, а наиболее активные, наиболее энергоспособные лучи спектра, именно красные лучи. Им был сконструирован, наряду со многими другими, прибор микроспектроскоп, который позволил ему проследить поведение микроскопически малых частиц хлорофилла в разных лучах миниатюрного спектра, получаемого в поле зрения микроскопа. В красных лучах этого микроскопического спектра хлорофилловые зёрна оказывались совершенно чёрными, что указывало на полное поглощение этих лучей.

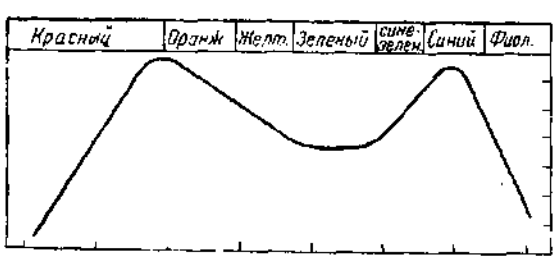


Рис. 4. Кривая поглощения лучей солнечного спектра в хлоропластах.

Когда Тимирязев производил свои опыты, в физике была принята волновая теория света. В 1900 г. Планк открыл кванты, а затем Эйнштейн показал, что всякий свет излучается не непрерывным потоком, а сгустками энергии, световыми квантами, или фотонами; кроме того, он показал, что энергия фотонов уменьшается с возрастанием длины волны, поэтому фотоны красных лучей, как наиболее длинноволновых, обладают меньшей энергией, чем фотоны фиолетовых. Данные Тимирязева получили подтверждение, так как на область красной части спектра падает максимум концентрации квантов света, т. е. число квантов, падающих в единицу времени на единицу освещённой поверхности зелёного листа; поэтому и с позиций современной квантовой теории красная часть спектра фотохимически наиболее эффективна.

Поглощённая хлорофиллом лучистая энергия направляется им на разрыв молекул воды и углекислоты и на ряд других реакций. В этом заключается другое важное свойство хлорофилла, открытое Тимирязевым, — свойство оптического сенсибилизатора [1]. Сам по себе солнечный свет не разлагает углекислоту и воду. Хлорофилл передаёт световое действие молекулам углекислоты и воды, делая их чувствительными к лучам, к которым они сами по себе нечувствительны.

Известными нам первичными продуктами фотосинтеза являются углеводы — моносахариды (глюкоза, фруктоза), дисахарид сахароза и полисахарид крахмал. Последний называют первичным, или ассимиляционным. Не все первичные продукты фотосинтеза используются зелёным растением тотчас же в качестве строительного материала. Избытки углеводов могут откладываться растением в запас, в особых запасающих клетках. И крахмал и жидкие сахара могут, следовательно, быть вторичными или запасными. Запасный крахмал образуется в лейкопластах (амилопластах) при действии фермента амилосинтеазы. Запасный крахмал откладывается растением в клубнях (картофель), в корневых утолщениях (батат), в корневищах (ирис), в семенах (злаки, бобовые и пр.), в стволах деревьев и т. п. Эти отложенные запасы затем используются в клубнях и семенах для прорастания; ветви деревьев весной распускают почки, используя запасённый в стволе крахмал и т. д. Запасные вещества откладываются и в другой форме углеводов, например, в виде полисахарида инулина (у сложноцветных), растворимого тростникового сахара (в корнеплоде сахарной свёклы) или в виде полуклетчатки на клеточных стенках (в семенах финика и кофе, в покоящихся почках деревьев, в семенах люпина, настурции, в чешуях зимующих почек и пр.).

Выше мы указывали, что в строме хлоропласта присутствует железо, которое он получает из почвы. Железо выполняет роль катализатора при образовании хлорофилла. Отсутствие железа в почве вызывает пожелтение листьев, а в дальнейшем и побеление их (такой лист не ассимилирует). Это явление называется хлорозом. Садоводы, особенно цветоводы, хорошо знакомы с ним, хотя нередко путают его с паразитными болезнями. Прибавление к почве крупнозернистого железного купороса в небольших дозах и последующая поливка обычно восстанавливают, хотя и медленно, зелёную окраску. Помимо хлороза, существует ещё пёстролистность растений. Листья пёстролистных растений не сплошь зелёные, а лишь частично, значительные же участки листа покрыты белыми или желтоватыми пятнами, либо зелёные в центральной части листья окаймлены белыми полосами. Объясняется это тем, что эти бледные участки ткани содержат не нормально зелёные хлоропласты, а более или менее бледные, с ничтожным количеством или отсутствием хлорофилла. Часто на границе между зелёными и бледными участками находятся клетки с бледно-зелёными хлоропластами.

Садоводы очень дорожат свойством пёстролистности у древесных и травянистых растений и культивируют их в качестве декоративных сортов. Естественно, что растения, выросшие в темноте, лишены хлорофилла и являются бесцветными или желтоватыми. Такие растения называют этиолированными. Выставленные на свет, они быстро зеленеют.

[1] Сенсибилизатор — вещество, непосредственно поглощающее свет и передающее энергию тем молекулам, которые сами по себе не могут поглощать свет.

Пигментами пластид, как уже указывалось, являются, помимо хлорофилла, каротин, ксантофилл и другие различные каротиноиды. Формула каротина $C_{40}H_{56}$, а ксантофилла — $C_{40}H_{56}O_2$. Созревающие фрукты обязаны переходом окраски от зелёной к жёлтой иногда только исчезновению хлорофилла, который перекрывает цвет каротиноидов. Обнаружить ксантофилл в зелёном растении легко, для этого достаточно спиртовую вытяжку хлорофилла взболтать в пробирке с небольшой порцией бензина и затем оставить на некоторое время (реакция Крауса). Более лёгкий по удельному весу бензин всплывает на поверхность раствора вместе с хлорофиллом и каротином; вверху образуется зелёный слой жидкости, а нижний, спиртовый, слой окрасится в жёлтый цвет, так как в нём растворён ксантофилл. Сходным с каротином пигментом (изомером его) является ликопин, обусловливающий красный цвет зрелых томатов, арбуза, японской хурмы и др.

Каротиноиды также обладают фотосинтетической активностью, принимая участие в фотохимической стадии фотосинтеза. Они также являются сенсибилизаторами.

Крахмал, белки и жиры в виде запасных веществ клетки. Запасный крахмал является, в отличие от ассимиляционного, вторичным образованием в клетке.

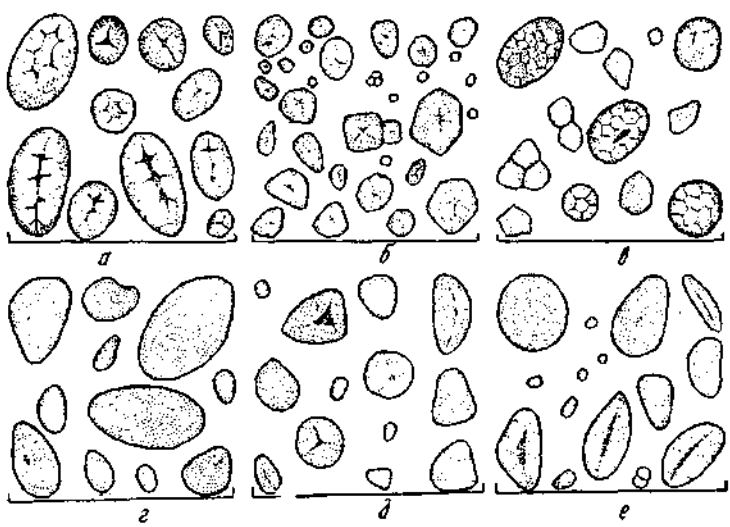


Рис. 5. Зёрна вторичного (запасного) крахмала в клетках семян
а — фасоли, *б* — кукурузы, *в* — овса, *г* — риса, *д* — пшеницы, *е* — в клубне картофеля.

Появление вторичного крахмала наблюдается сперва у хондриозом, но особенно способны к накоплению крахмала особые бесцветные пластиды, называемые амилопластами (лейкопластами).

Крахмальные зёрна по своему строению являются сферокристаллами, построенными из тончайших радиально расположенных игл. Эти сферокристаллы постепенно наращиваются снаружи. Под микроскопом зёрна имеют слоистое строение. Слоистость зерна возникает от неравномерного притока исходного вещества в течение дня и ночи. Типы слоистости разнообразны: расположение слоёв может быть концентрическим (фасоль) или эксцентрическим (картофель). Характер эксцентрического расположения у разных растений своеобразный, только данному роду свойственный. Нередко в крахмальном зерне имеется не один центр, а два или несколько, причём два центра могут иметь общие слои, или каждый центр имеет свои концентрические слои. В последнем случае крахмальные зёрна называются сложными, в отличие

от п р о с т ы х. Сложные зёрна обыкновенно более крупны. Они получаются из двух или нескольких простых, которые сращиваются в одно зерно. Встречаются ещё полусложные зёрна, когда вокруг зёрен возникают общие слои. Простые зёрна — у пшеницы, ячменя, ржи, кукурузы; сложные — у овса, гречихи. Крахмальные зёрна пшеницы, ржи и ячменя иногда возникают, как сложные, но потом они заплывают общими слоями крахмала, и сложная структура внутренней части крахмального зерна маскируется. Простые и сложные зёрна едины в своём происхождении. У овса крахмальные зёрна с момента своего возникновения являются сложными, состоящими из хорошо очерченных долек. Самый центр зерна (образовательное ядро) может иметь точечную форму. Величина крахмальных зёрен различна.

В клубнях картофеля она равна 70—100 микронам, в семенах фасоли 60, пшеницы 30—45, ржи 35—52, ячменя 20—35, кукурузы 15—35, риса 3—10, в корневищах канны 50—70 микронам. Очень крупные зёрна у Петрова креста (Lathraea) — до 275 микронов.

Величина крахмальных зёрен имеет большое значение в разных отраслях промышленности — мукомольном деле, кондитерском, косметическом и пр. Хорошие сорта пудры требуют мельчайших крахмальных зёрен, как у риса, лебеды, рогоза. По форме зёрна бывают шаровидными, чечевицеобразными, эллиптическими, почковидными, многогранными, палочкообразными или в виде берцовой кости (в млечном соке молочая и др.). Форма и строение зёрен специфичны для видов растений.

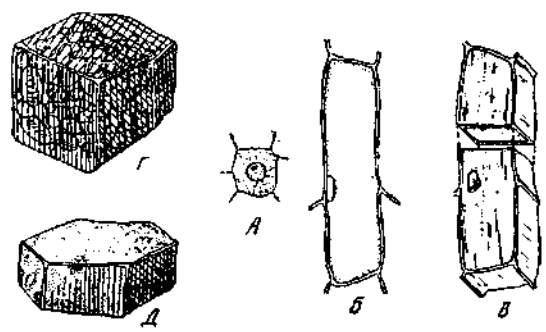


Рис. 6. *А* — молодая клетка; *Б* — взрослая клетка с постенным слоем цитоплазмы и хлоропластами; *В* — объёмное изображение клетки с зёрнами вторичного крахмала; *Г* — объёмное изображение клетки с крахмальными зёрнами.

В воде крахмал не растворим, в горячей воде разбухает и образует клейстер. При нагревании крахмала с кислотами и щелочами происходит гидролиз: распад молекулы крахмала и образование глюкозы (крахмал осахаривается).

Иод окрашивает крахмал в синий цвет, медный купорос и едкое кали — в фиолетовый цвет. Формула крахмала $(C_6H_{10}O_5)_n$. В этой частице крахмала на каждые 6 атомов углерода приходится 10 атомов водорода и 5 атомов кислорода. Множитель *n* является неопределённым, так как в точности неизвестно число глюкозных остатков в молекуле крахмала.

У безхлорофилльных растений — бактерий, грибов — вместо крахмала образуется, в качестве запасного полисахарида, гликоген, имеющий такую же элементарную формулу. Однако он находится не в твёрдом состоянии, а в виде жидкого коллоида, смешанного с цитоплазмой.

Наряду с крахмалом в клетках откладываются, в качестве необходимого материала, запасные белки и жирные масла, как мёртвые, нерастворимые вещества, являющиеся вторичными продуктами ассимиляции. З а п а с н ы е белки следует отличать от к о н с т и т у ц и о н н ы х, живых белков, составляющих основу протопласта. Запасные белки отлагаются в двух формах — простой и сложной (форма глобоидов и кристаллоидов). Они являются мёртвыми белками, устойчивыми и инертными в химическом отношении: разбухают в воде, в слабых кислотах и щелочах, но не растворяются в них. Откладываются они в цитоплазме, ядре, пластидах, в вакуолях (при высыхании последних). Особенно распространены п р о т е и н о в ы е з ё р н а с кристалликами белка в масляных семенах (клещевины, грецкого ореха и др.). От иода они красятся

в темножёлтый цвет. Очень много протеиновых зёрен откладывается в живых периферических клетках запасающей ткани семян пшеницы, ржи и других злаков.

Наиболее экономную форму запасного питательного вещества представляют собой жирные м а с л а. Экономичность масла выражается в том, что при равном с другими веществами весе оно значительно превышает их по своей теплотворной способности. Особенно распространено образование масла в семенах и спорах, являющихся зачатками будущих растений.

Количество масла в семенах сильно варьирует в зависимости, прежде всего, от вида растения, а также от внешних условий. В зерне пшеницы масла только 2%, в то время как у кукурузы и овса 4—6%, у арахиса в семенах свыше 50%, у тунгового дерева в семенах до 60%, а у орехоплодных растений доходит до 75%. Масло откладывается в большом количестве в клетках коры зимующих растений, например деревьев. В холодное время года запасный крахмал в тканях стеблей деревьев частично переходит в масло, а к весне снова из масла образуется крахмал.

У водных высших растений масла в семенах мало; так, у водяного ореха, или чилима (Trapa natans), только 0,75%, у белой кувшинки — 3,5%. Эти растения накопляют крахмал и белки, в которых много кислорода, необходимого в водной среде, масло же бедно кислородом.

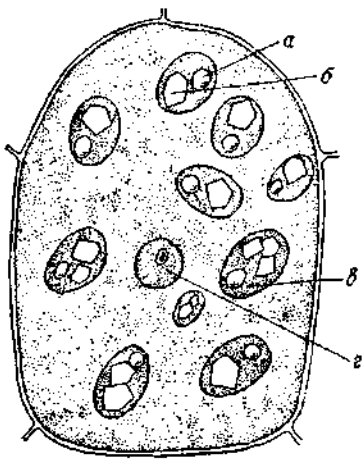


Рис. 7. Клетка эндосперма семени клещевины (Ricinus communis) с протеиновыми зёрнами

а — глобоид; *б* — кристаллоид; *в* — протеиновое зерно; *г* — ядро клетки.

Жирные масла находятся в клетке в виде капелек различной величины, сильно преломляющих свет. В воде жирные масла не растворимы, трудно растворяются в спирте и легко в эфире, хлороформе, сероуглероде, бензине и др. По химическому составу они состоят из углерода, водорода и кислорода и являются так называемыми сложными эфирами — соединениями жирных кислот с глицерином.

Вакуоли, клеточный сок и его вещества. Обмен веществ в растительной клетке приводит к появлению в ней в а к у о л е й, представляющих собой жидкую смесь веществ, раствор различных продуктов жизнедеятельности протопласта. Этот раствор носит название к л е т о ч н о г о с о к а. В молодых клетках клеточного сока мало, и вакуоли имеют вид очень мелких капелек, рассеянных в массе цитоплазмы. В этой стадии капельки имеют вязкий, коллоидный характер, но по мере роста клетки и развития её физиологических отправлений вакуоли разжижаются, делаются водянистыми, увеличиваются, сливаются при соприкосновении, так что, в конце концов, в клетке образуется одна крупная вакуоля, а цитоплазма облекает её узким слоем вдоль стенок клетки. Ядро при этом также оттиснуто к одной из стенок клетки. Таким образом, к л е т о ч н ы й с о к представляет собой жидкие продукты деятельности цитоплазмы, ядра и пластид.

Как известно, при соприкосновении с внешней средой в цитоплазме возникает незернистый уплотнённый поверхностный слой. Такой слой вокруг вакуоли носит название тонопласта. Он оказывается плотным, эластичным и клейким. Многим исследователям удавалось изолировать тонопласты с вакуолями и сохранять на время некоторые их свойства.

Вакуоли имеют различную форму: шарообразную, нитевидную, палочкообразную и т. п. Форма и размеры их определяются деятельностью цитоплазмы.

Х и м и ч е с к и й с о с т а в к л е т о ч н о г о с о к а сильно варьирует в зависимости от вида растения. Огромное разнообразие химических продуктов клетки в преобладающей части представлено веществами клеточного сока,

поэтому в нашей промышленности клеточный сок должен оцениваться, как богатейшее комплексное «сырье». В зависимости от рода и вида растения здесь можно найти те или иные группы веществ.

Клеточный сок имеет чаще кислую реакцию. Щелочная реакция известна у тыквы, огурца, дыни, крапивы и др. Он содержит различные сахара, которые относятся к растворимым и нерастворимым углеводам. Из растворимых углеводов в клеточном соке широко представлены простые сахара (моно- и дисахариды). К ним относятся глюкоза, фруктоза, сахароза. Глюкоза распространена в живых тканях растений. Она служит исходным для обмена веществ и важнейшим питательным материалом. В связанном виде она находится также в таких веществах клеточного сока, как глюкозиды, дубильные вещества и др. Изомер глюкозы, фруктоза, очень сладкий моносахарид, в большом количестве образуется в зрелых ягодах винограда, груши и др., но находится в смеси с глюкозой, мало сладким продуктом. Сахароза (тростниковый сахар) является дисахаридом и состоит из одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы (с потерей одной молекулы воды); она легко растворима в воде; особенно много её в клеточном соке корня сахарной свёклы, стебля сахарного тростника, в плодах дыни, арбуза и др. Если сладость глюкозы определить 100 единицами, то сахароза имеет 145 единиц, а фруктоза — 220. При созревании многих сочных плодов глюкоза переходит во фруктозу; уже от этого, независимо от возрастания абсолютного количества сахаров, плоды при созревании становятся более сладкими.

Сложные сахара — полисахариды — образуются в клетке из простых, с отщеплением молекул воды. При шести молекулах глюкозы получается крахмал. Изомер крахмала — инулин — растворим в воде, но нерастворим в спирте; он образуется в клеточном соке видов семейства сложноцветных, у которых он заменяет крахмал.

Глюкозиды клеточного сока представляют собой растворы соединений некоторых сахаров, чаще всего глюкозы, со спиртами, альдегидами, фенолами и другими органическими веществами; многие из глюкозидов полезны для человека, а многие ядовиты. При соприкосновении с воздухом они под влиянием энзимов быстро распадаются и при этом нередко выделяют приятный запах (этим объясняются запахи чая, кофе, какао, табака, сена, горчицы, ванили и пр.). К глюкозидам относятся такие вещества, как амигдалин в семенах миндаля, абрикоса и др.; как сапонины, широко используемые в технике в качестве моющих средств; как кумарин в листьях донника; как гесперидин в плодах цитрусовых и пр.

Из сахаров, особенно из фруктозы, образуются также дубильные вещества, сложные органические безазотистые соединения, вяжущего вкуса. Они довольно обычны в клеточном соке. Соли железа окрашивают их в тёмносиний цвет. Настой чая имеет коричневый цвет от дубильных веществ; несколько капель хлористого железа окрашивают настой в тёмносиний цвет. Дубильные вещества широко распространены в растительном мире, особенно у высших растений. В коре наших дубов содержание их колеблется от 10 до 20%, в листьях чая 15—20%, листьях бадана до 20%, коре ивы 9—13%, коре эвкалипта до 50%. Особенно много дубильных веществ образуется в патологических разрастаниях участков листа, так называемых галлах, возникающих от укусов насекомого; галлы дуба, фисташки содержат до 75% дубильных веществ. В СССР лучшие дубильные растения — ива, дуб, лиственница, бадан, скумпия, чухра и др. Вяжущий вкус дубильных веществ хорошо ощущается в плодах японской хурмы, тёрна, в кожуре плода граната и пр.

Значение дубильных веществ в жизни самого растения выяснено недостаточно. Они скопляются часто в особых мешковидных клетках основной ткани или заполняют межклеточные полости, словно отбросы обмена веществ; но они могут иногда использоваться как запасные вещества.

Техническое значение дубильных веществ заключается в их способности образовывать с белками нерастворимые осадки и превращать шкуры животных в пригодную для различных изделий кожу («дубление кожи»). Кожи становятся мягкими и неослизняющимися, не пропускают воду, после чего идут на изготовление обуви, кожаных пальто и мн. др.

Клеточный сок богат органическими кислотами, среди которых особенно часто встречаются щавелевая, яблочная, лимонная, винная и др. Физиологические функции этих кислот в растениях разнообразны. В физиологии питания человека и животных такие органические кислоты, как лимонная, молочная, яблочная, винная, обычные в сочных плодах, в овощах, в силосных кормах, играют существенную роль. Натриевая соль лимонной кислоты используется как консервант человеческой крови (в целях последующего переливания крови нуждающимся больным). В клеточном соке имеются также компоненты белков — аминокислоты (аспарагин, тирозин, лейцин и др.). Широко распространены в клеточном соке вещества, родственные углеводам,— водорастворимые пектины. Количество их может достигать нескольких процентов от сухого веса органа (в клубне редиса — до 20%). Много их в клеточном соке сочных плодов, особенно цитрусовых. При известных условиях они легко желатинируются и поэтому широко используются в кондитерской промышленности [1].

К растворимым органическим азотистым соединениям клеточного сока относятся алкалоиды. Физиологическое значение их в жизни растения далеко не выяснено. Они являются, повидимому, конечным продуктом обмена веществ в клетке, подобно моче животных. Есть указания, что некоторые низшие растения могут потреблять алкалоиды непосредственно в качестве пищи в том случае, если они находятся в условиях слабых концентраций. При прорастании семян алкалоиды не потребляются.

Но если алкалоиды не имеют для высших растений физиологического значения, то этого нельзя сказать об их защитной роли. Нередко они предохраняют растения от нападения насекомых или поедания птицами и травоядными животными, хотя ряд животных и невосприимчив к ядовитым свойствам многих алкалоидов.

Алкалоиды образуются во всех частях растения: в корнях белладонны, гидрастиса, в клубнях картофеля; в листьях белладонны, табака, конопли, чая, кокаинового кустарника; в плодах белладонны, мака, физалиса, кофе; в семенах дурмана, белены, кофе, люпина, какао; в коре хинного дерева и др.

Алкалоиды значительно распространены в растительном мире. У низших растений они встречаются очень редко; у голосеменных известны только у тисса и эфедры. У однодольных они встречаются чаще, например, в семействе лилейных. Главными источниками алкалоидов являются двудольные растения, где они приурочены к определённым семействам. Семейства кутровые, паслёновые, бобовые, маковые, лютиковые, мареновые и др. наиболее богаты алкалоидами. В других семействах, как розанные (куда входит большинство наших плодовых пород), алкалоиды вовсе не встречаются; у семейства губоцветных они очень редки. Реакцией на растительные алкалоиды служит раствор азотнокислого висмута в иодистом калии, вызывающий окраску.

Алкалоиды имеют широкое применение, преимущественно в медицине. Вследствие их действия в слабых дозах возбуждающе на нервные центры, а в более сильных дозах парализующе (временно), значение их в медицине огромно. Хинин является специфическим средством против малярии, стрихнин в минимальных дозах стимулирует мышечную деятельность, кокаин — болеутоляющее средство и применяется в хирургии, морфин — болеутоляющее и снотворное, кофеин принадлежит к важным сердечным средствам, папаверин успокаивает больной кишечник и т. д. Никотин в чистом виде используется в сельском хозяйстве для борьбы с насекомыми. Сотни различных алкалоидов растительного происхождения находят всё более и более широкое применение.

Алкалоиды обладают наркотическими свойствами, и многие народы пользуются наркотическими растениями для курения или жевания. Распространение курительного табака и махорки всем хорошо известно. В странах Востока распространено курение опиума. Послед-

[1] Пектин — от слова (греч.) *пектис*, т. е. студень.

ний представляет собой застывший млечный сок из недозрелых плодов снотворного мака и содержит алкалоиды: морфин, кодеин, папаверин и др. В Аравии распространено жевание листьев каты (Catha edulis), в Перу и Боливии — жевание листьев коканового куста, в Индии и Океании — жевание бетеля (Areca catechu, Piper bettle). Эти растения содержат особые алкалоиды. В виде вкусовых напитков пользование наркотическими веществами ещё более распространено. Не менее миллиарда человек на земном шаре употребляют чай, кофе и какао. В Африке пьют настой из орехов колы (Cola acuminata). В Южной Америке пьют настой из листьев матэ (Ilex paraguariensis). В центральной части Южной Америки, в бассейне р. Амазонки, индейские племена употребляют гуарану (Paullinia cupana), содержащую в три раза больше кофеина, нежели кофе. В листьях чая кофеин содержится в количестве от 2 до 4%. Некоторые семейства, как паслёновые, давая человеку ряд съедобных растений, как картофель, томат, баклажан, перец, физалис и др., в то же время имеют много представителей, содержащих ряд ядовитых алкалоидов. Даже картофель содержит в кожуре клубней, в проростках и молодых стеблях ядовитый алкалоид соланин, разрушающийся в воде при кипячении.

Широко распространённый гриб мухомор содержит ядовитые алкалоиды мускарин и аманитотоксин.

Наряду с органическими соединениями, в клеточном соке немало и н е о р г а н и ч е с к и х (минеральных) в виде различных фосфорных, хлористых, кальциевых, магниевых и других солей. У многих водорослей существуют иод-содержащие и бром-содержащие вакуоли. Также содержатся в клеточном соке разнообразные п и г м е н т ы разных окрасок (жёлтые, красные, синие, фиолетовые), дающие ценные растительные краски.

Среди пигментов наиболее распространён в растительном мире а н т о ц и а н. Он принадлежит к безазотистым соединениям, близким к глюкозидам, и в растворённом состоянии (редко в кристаллическом) входит в состав клеточного сока. В состав антоциана входят глюкоза и различные антоцианидины, с присоединением то щелочного вещества (тогда антоциан синий), то кислого (тогда антоциан краснеет). В зависимости от реакций, какие он претерпевает в клеточном соке с солями, кислотами, дубильными веществами, он даёт различную окраску клеточному соку.

Необычайное разнообразие окраски цветков у растений, а также и листьев, обязано чаще всего антоциану. Красные маки, покрывающие весенние степи Средней Азии, тёмнолиловые гентианы на субальпийских лугах Кавказа, красные головки клевера, красные, голубые и синие гиацинты, синие васильки, красные розы — все это богатство расцветок создаётся антоцианом. Красные кочаны капусты, различные краснолистные растения тоже зависят в своей окраске от антоциана. Окраска красных и лиловых плодов вишни, черешни, сливы, яблони, винограда, ежевики и пр. также объясняется наличием антоциана. Если фиолетовый антоциан находится в клетках мякоти и в клетках кожицы, то плод кажется чёрным (у винограда, паслёна, бирючины и др.). Чёрные семена фасоли, гороха содержат фиолетовый антоциан в клетках под кожицей.

Не следует смешивать антоциан — пигмент к л е т о ч н о г о с о к а — с хлорофиллом, каротином, ксантофиллом и другими пигментами пластид.

Антоциан встречается во всех органах растения — проростках, стеблях и листьях, цветках, пыльниках, пыльце, плодах, семенах.

Некоторые исследователи приписывают антоциану защитное действие от низких температур и от вредных коротких световых волн. Оказывается, что температура антоциановых листьев выше, нежели зелёных.

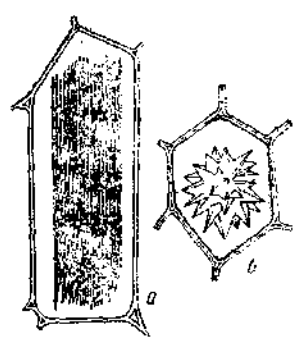


Рис. 8. Кристаллы в клетке

а — рафиды (у традесканции); *б* — друза (у щавеля).

Из жёлтых пигментов в клеточном соке довольно обычен антохлор; встречается в цветках, например, лядвенца, жёлтого мака, георгины, коровяка, льнянки, а также в плодах некоторых цитрусовых, реже — в вегетативных органах (георгина, львиный зев).

В клеточном соке имеется ещё ряд других пигментов.

Кристаллы в клетках бывают разнообразные; очень распространены кристаллы щавелевокислой извести. Эти образования выкристаллизовываются в клеточном соке и лежат в вакуолях клеток многих растений. Они легко растворяются в соляной кислоте. Роль их в клетках неизвестна.

Помимо одиночных кристаллов названной выше формы, встречаются рафиды, пучки игловидных кристаллов (у многих однодольных растений, например, в листьях гиацинта, американской агавы, в паренхиме чемерицы и пр.), друзы, имеющие вид хрустальных сростков кристаллов, встречающиеся в клетках паренхимной ткани листьев и стеблей многочисленных растений. Под микроскопом друза ярко блестит. Иногда друзы блокируют ядро клетки, и клетка становится безъядерной (у рододендрона) (Александров).

Антибиотики. Живые клетки растений продуцируют вещества, жидкие и нередко летучие, имеющие для них профилактическое значение. Действие этих веществ заключается в том, что они задерживают рост или убивают микробов и других паразитов. Эти вещества обладают избирательным действием — они губительны для одних и безвредны для других микробов. Они получили название антибиотиков.

Многие биологи считают, что способность растительных клеток продуцировать такие вещества выработалась в процессе эволюции как способ борьбы за существование. Было обнаружено вскоре, что многие грибы, многие почвенные бактерии выделяют только им свойственные, специфические антибиотики. Последние хорошо изучены в химическом отношении, получили специальные названия (например, пенициллин, грамицидин и др.) и ныне широко применяются в медицине (особенно в хирургии) как могущественные средства в борьбе с тяжёлыми инфекционными болезнями.

У высших цветковых растений эта способность выделять антибиотические вещества была обнаружена русским биологом Токиным. Вместе с сотрудниками он показал, что клетки черёмухи, томата, пеона, серебристого тополя, берёзы, хрена, редьки, красного перца, горчицы, особенно чеснока и лука (в луковицах) выделяют губительные для микроорганизмов вещества. Токин назвал их фитонцидами.

Большинство антибиотиков у высших растений имеют летучие фракции, поэтому они действуют на расстоянии. Летучее вещество антибиотика, выделяемое луковицей чеснока, оказалось аллицином. Многие летучие антибиотики относятся к горчичным веществам, к эфирным маслам. Не все органы растения и не все живые ткани продуцируют антибиотики одинаковой силы, при этом в разные периоды вегетации действенность их различна.

К этому же разряду надо отнести явление аллелопатии, при котором наблюдается замедление роста всходов растений от действия этилена, выделяемого в значительном количестве зрелыми яблоками. Такая же задержка роста всходов бобовых культур наблюдалась под влиянием летучих эфирных масел, выделяемых в окружающую среду растениями лаванды, мяты, полыни и др.

Понятие о дыхании. Жизнедеятельность большинства организмов и каждой живой клетки протекает при наличии дыхания (или заменяющего его у многих низших растений — брожения). У высших растений и у большинства низших каждая живая клетка в процессе дыхания поглощает кислород и выделяет углекислоту, воду и тепловую энергию. Дыхание — процесс, обратный ассимиляции, сопровождающийся окислительным распадом органических соединений, прежде всего углеводов, и названный, наряду с другими распадами в клетке, диссимиляцией. В грубом представлении дыхание заключается в окислении углеводов клетки, в результате чего выделяются углекислый газ и вода, т. е. этот процесс обратен процессу фотосинтеза и может поэтому быть представлен следующей схемой:

$$\underset{\text{(глюкоза)}}{C_6H_{12}O_6} + \underset{\text{(кислород)}}{6O_2} \longrightarrow \underset{\text{(углекислый газ)}}{6CO_2} + \underset{\text{(вода)}}{6H_2O} + \underset{\text{(673,2 б. калорий на 1 грамм-молекулу глюкозы)}}{\text{тепловая энергия}}$$

Формула эта имеет такое же условное значение, как и формула фотосинтеза, так как основным сахаром, связанным с дыханием, является не глюкоза, а сахароза.

Дыхание напоминает процесс горения, который состоит в соединении молекул органического вещества с молекулами кислорода и образовании более сложных молекул с выделением тепла. Если при фотосинтезе имеет место созидание сложных органических соединений из минеральных, то при дыхании имеет место распад части образованных растением органических веществ до минеральных. Вещества, подвергающиеся окислению (и распаду), должны содержать запасы энергии, освобождение которой может способствовать совершению работы внутри растения (или внутри отдельной живой клетки). Такими веществами в первую очередь являются соединения углерода, прежде возникшие в процессе фотосинтеза. Тепловая энергия, которая выделяется при распаде, есть энергия солнца, превращённая в хлорофиллоносной клетке в химическую энергию органических соединений. Закон сохранения энергии проявляется при окислительном распаде (при дыхании). Необходимо заметить, что дыхание есть процесс п о с т е п е н н о г о (а не скоротечного) извлечения энергии из органических соединений клетки. Постепенный, ступенчатый распад органических веществ (углеводов, белков, жиров, органических кислот) лучше обеспечивает энергией различные процессы в организме.

Это приложимо и к человеку, у которого равномерное дыхание означает равномерный распад органических веществ в теле человека и равномерное выделение теплоты. Когда человек заболевает, дыхание усиливается, распад веществ становится интенсивным, при этом выделяется больше энергии, необходимой для борьбы с инфекцией, и температура тела повышается. Но растения не тратят, подобно животным, энергию на работу мышечной и нервной систем, поэтому температура зелёного растения невысока, и распад веществ при дыхании имеет медленный ритм. Однако дыхание есть не только источник энергии, но и источник промежуточных химических материалов, возникающих при ступенчатом распаде и подхватываемых для разного рода биохимических реакций. Иными словами, дыхание — весьма важный механизм для сложных биохимических превращений в организме.

Процесс окисления (дыхание) всегда должен сопровождаться одновременным восстановлением эквивалентного количества другого вещества, получающего электроны, отдаваемые окисляющимся материалом. Таким образом, правильнее говорить не об окислительном, а об окислительно-восстановительном процессе. Именно на реакции восстановления потребляется бо́льшая часть энергии, освобождающейся при ступенчатом окислении пищевых веществ клетки (например, на перенос фосфора, водорода и пр.). На процессы роста, деления клеток, движения растений и т. п. расходуется меньше энергии.

Клеточная оболочка. Вегетативные клетки высших и большинства низших растений имеют твёрдую оболочку (поэтому клеточное строение растительных тканей так хорошо заметно под микроскопом). Половые клетки всех растений голы, но как только мужская или женская половые клетки сольются в одно целое, т. е. лишь только произойдёт оплодотворение, тотчас же у оплодотворённой клетки начинает быстро развиваться твёрдая оболочка. Новые клетки в организме появляются путём деления материнских. Во время деления, в одной из фаз этого процесса, по экваториальной плоскости цитоплазмы делящейся материнской клетки возникает тончайшая перегородка; она разделяет материнскую клетку на две дочерние и соединяется с остальными стенками последних, так что получаются две клетки с твёрдыми оболочками. Первоначальная перегородка, разобщающая две дочерние клетки, называется с р е д и н н о й п л а с т и н к о й.

Она состоит фактически из трёх слоёв; средний из них называется межклеточным веществом, а другие два слоя, по одну и по другую стороны от него, принадлежат каждый соответственно двум дочерним клеткам, составляя их собственные первичные оболочки, склеенные прослойкой из межклеточного вещества. Первичная оболочка имеет кристаллическое строение. Межклеточное вещество, наоборот, кажется аморфным коллоидным веществом и выполняет роль буферной прослойки между клетками, не препятствующей их росту, но ослабляющей их взаимное давление. Она состоит из так называемых пектиновых веществ. Различают п р о т о п е к т и н, составляющий межклеточное вещество, склеивающее оболочки, и п е к т и н, обычно растворённый в клеточном соку. Процесс разъединения клеток (распад тканей) путём разрушения межклеточного вещества называется м а ц е р а ц и е й. Естественная мацерация при переходе протопектина в пектин происходит в мякоти зрелых пло-

дов груши, дыни, абрикосов, персика и др. Протопектины обладают высокой склеивающей способностью, поэтому они обычно образуются на поверхности клеточных стенок. Если обработать растительную ткань так называемой смесью Шульце (азотная кислота с бертолетовой солью) или хромовой кислотой, клетки можно искусственно высвободить из ткани, отмацерировать их, так как связывающее их межклеточное вещество растворяется.

Первичная оболочка состоит уже из так называемой клетчатки, или целлюлозы, выделяемой дочерними протопластами как надстройка к межклеточному веществу. Впрочем, в целлюлозной первичной оболочке есть примесь и пектинового материала. Эта оболочка может нарастать, увеличиваться и изменяться в толщине.

Целлюлоза (клетчатка) составляет главный остов клеточной стенки. Она принадлежит к углеводам и имеет такую же элементарную формулу, как и крахмал, т. е. $(C_6H_{10}O_5)n$; однако молекулярное строение целлюлозы значительно сложнее, чем у крахмала, а множитель n является бо́льшим. В горячей воде крахмал хотя и не растворяется, но значительно изменяется, превращаясь в клейстер, в то время как клетчатка (целлюлоза) даже при длительном кипячении в воде не подвергается изменениям. Растворяется она в так называемом швейцеровом реактиве (раствор окиси меди в аммиаке) без изменения химического состава, а в концентрированных растворах соляной кислоты (42%) и серной кислоты (71%) она осахаривается. Иод, окрашивающий крахмал в синий цвет, не окрашивает клетчатку. Реактивом на присутствие клетчатки может служить хлор-цинк-иод, дающий в присутствии целлюлозы сине-фиолетовое окрашивание. Крахмал является главным питательным материалом для растений, клетчатка же не используется растением для питания (и не переваривается человеком). Травоядные животные обладают частичной способностью усваивать клетчатку при содействии особых бактерий, живущих в их пищеварительных органах.

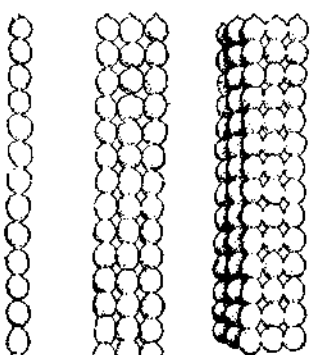


Рис. 9. Схема одномерного, двухмерного и трехмерного измерений. Многомерное расположение мицелл свойственно молекуле целлюлозы.

Молекула целлюлозы (клетчатки) по своей структуре имеет вид длинной трёхмерной цепочки, связанной кислородом из глюкозных остатков. Разница между трёхмерными, двухмерными и одномерными измерениями показана на рисунке.

Широкое использование клетчатки в современной промышленности заставило изучать её не только ботаников, но и химиков, физиков, в результате чего молекулярная организация веществ, из которых построены стенки клетки, теперь установлена. Стенка клетки, по Нэгели, состоит из субмикроскопических частиц — мицелл, расположенных определёнными слоями. Каждая мицелла окружена адсорбированной водной оболочкой, отделяющей её от соседних и обусловливающей набухание стенки. Мицеллы имеют удлинённо-сферическую форму, а не шарообразную или кубическую, поэтому количество адсорбированной воды вдоль длинной оси мицеллы больше, чем вдоль короткой. По этой причине, а также по причине различия в размерах мицелл, клеточная оболочка в поперечном сечении ясно обнаруживает слоистый характер (так как слои мицелл с большим количеством адсорбированной воды перемежаются слоями с меньшим количеством).

Действительно, оболочка не сплошь однородна, она имеет слоистое строение. Эти слои, как оказалось, обладают различными показателями преломления, разным отношением к растворителю и окрашиванию. Такое явление справедливо объяснялось рядом исследователей наличием химически различных веществ в составе клеточной стенки. Поэтому межмицеллярным веществом стали считать не водные иёнки, а коллоидные вещества, обладающие гидрофильными свойствами. Набухание клеточной стенки, положенной в воду, вызывается набуханием этих коллоидов.

В настоящее время мицеллярная теория основательно разработана. По этой теории целлюлозная молекула состоит из длинной цепи остатков глюкозы (глюкоза минус одна молекула воды — $C_6H_{10}O_5$). Длину этой цепи разные исследователи определяют различно:

от 50—80 остатков глюкозы и даже до тысячи. В клеточной стенке молекулы целлюлозы, имеющей вид цепи, сгруппированы в пучки (мицеллы), в которых они расположены параллельными рядами, несколько наклонными к продольной оси клетки, отчего получаются, при сгруппировании мицелл, спиральные фибриллы. Мицелла является мельчайшей морфологической единицей клеточной стенки. Связывание цепи в мицеллах объясняется силами молекулярного сцепления. Длина мицеллы у разных видов растений и в различных органах, разных тканях сильно различается. Она измеряется миллимикронами (тысячными долями микрона или миллионными долями миллиметра). Длина мицеллы волокна конопли равна, например, 11,7 миллимикрона (мμ), а диаметр её — 6,6 мμ. Мицеллы соединены между собой, образуя связную сеть балок или тяжей. Мицеллярные пространства представляют собой систему соединённых друг с другом ходов, пронизывающих всю толщу оболочки и заполненную, возможно, веществом цитоплазмы.

Строение и расположение мицелл позволяют понимать техническую прочность лубяных волокон разных растений (лён, рами, конопля и др.), состоящих из клетчатки. Рентгеновский анализ показал, что молекулы целлюлозы в растительном волокне образуют пространственную решётку, имеющую необычайную крепость. Не имея костного скелета, растения тем не менее обладают исключительной прочностью некоторых тканей благодаря клеточным стенкам.

Следует заметить, что оболочка резко отличается от цитоплазмы не только химически, но и своими физическими свойствами. Цитоплазма принадлежит к изотропным телам, у которых физические свойства (например, скорость роста, сцепление, теплопроводность, набухание, оптические свойства и пр.) одинаковы по всем направлениям. У целлюлозной оболочки эти свойства анизотропны, т. е. различны по разным направлениям.

Целлюлоза не может служить запасным питательным веществом для растения, но некоторое видоизменение её в форме так называемой гемицеллюлозы (полуклетчатки), обладающей также большой прочностью, является довольно распространённым запасным углеводом. Гемицеллюлоза отличается от клетчатки тем, что при кипячении её со слабыми растворами соляной и серной кислот она расщепляется, образуя глюкозу. Гемицеллюлоза откладывается как запасный питательный материал на клеточных стенках, образуя иногда мощные слои, как, например, в семенах кофе, финиковой пальмы, многих видов люпина (особенно Lupinus pilosus).

Как целлюлоза, так и гемицеллюлоза внутри растения, при действии особых ферментов могут превращаться в другие формы углеводов, причём они, как и крахмал, могут превращаться в сахара.

Первичная оболочка клеточной стенки, как выше было изложено, есть часть срединной пластинки. Напомним, что последняя состоит из двух внешних первичных оболочек, принадлежащих двум смежным молодым клеткам, с прослойкой межклеточного вещества. Первичная оболочка состоит из кристаллической целлюлозы с примесью пектинов.

Клеточная оболочка обладает способностью роста и утолщения. Процесс этот совершается двумя способами: путём наложения новых слоёв на старые (что называется аппозицией) или путём образования и внедрения между старыми новых частиц вещества оболочки, выделяемого цитоплазмой, и перераспределения их со старыми (интуссусцепция). Последнее тесно связано с растягиванием оболочки, расхождением частиц, в промежутки между которыми и поступают новые частицы. Первичной фазой роста оболочки, повидимому, надо считать интуссусцепцию. Одиночные растительные клетки, как, например, пыльцевые зёрна цветковых растений и некоторые другие клетки, соприкасающиеся непосредственно с атмосферой, характеризуются ростом путём аппозиции — к наружи от первичной оболочки. Во внутренних клетках рост происходит внутрь клетки, т. е. полость клетки должна уменьшаться.

Оба явления роста оболочки — аппозиция и интуссусцепция — имеют место в растительных тканях. Рост оболочки в толщину происходит путём наложения и ведёт к уменьшению полости, растяжение же клетки происходит путём интуссусцепции. От характера роста, конечно, зависит и форма клеток

в тканях. Так как рост клеток в тканях не может быть строго синхронным [1] и согласованным, получается различный характер угловатости их.

Утолщение оболочки даёт картину концентрической слоистости клеточной стенки. Слои, как ясно из предыдущего, идут последовательно от первичной оболочки внутрь полости клетки, так что самый молодой слой является и самым внутренним. Эти слои образуют массу вторичной оболочки, которая нарастает на первичной. В старой клетке главную массу стенки составляет вторичная оболочка. Но она не имеет сплошной поверхности и в многочисленных местах продырявлена через всю толщу, до первичной оболочки, так называемыми поровыми каналами. Те места первичной оболочки, на которых не отложились вещества вторичной оболочки и в которые упираются поровые каналы, называются порами. Поры сохраняются как тонкие плёнки. Образование вторичной оболочки происходит как во время роста клетки, так и после прекращения её роста, но при наличии ещё живого протопласта. Последнее обязательно потому, что как образование, так и рост и утолщение оболочки, есть функция протопласта. Иногда различают ещё самую внутреннюю третичную оболочку в виде тонкого слоя на вторичной, покрывающего её и поровые каналы [2]. Она обладает другим лучепреломлением и включает особые вещества. При соприкосновении клеток поры их расположены друг против друга, благодаря чему, несмотря на утолщённые оболочки, сохраняется физиологическая связь между клетками — обмен водой, газами, растворами веществ. Кроме того, между живыми протопластами существует соединение в виде тончайших плазматических канальцев, связывающих в единое целое комплекс живых клеток в организме. Эти канальцы, или нити, идущие от протопласта к протопласту через отверстия в замыкающих плёнках пор (плазмодесмы), проходят местами и через утолщённые места клеточных стенок. Они осуществляют единство организма, его реакций на внешние и внутренние условия и раздражения. Плазмодесмы не всегда видимы под микроскопом, но существует много объектов (например, семена) для ясного наблюдения их. Они хорошо видны в толстостенных живых клетках. Наблюдать их удобно в плазмолизированных клетках, так как сокращающаяся протоплазма растягивает плазмодесмы. При окрашивании иодом становятся видимыми. Они многочисленны в живых деятельных тканях растения, какими являются образовательные ткани, питающие (флоэма) и др.; отчётливо заметны в запасающих клетках семян, например, финиковой пальмы, японской веерной пальмы (Tra-

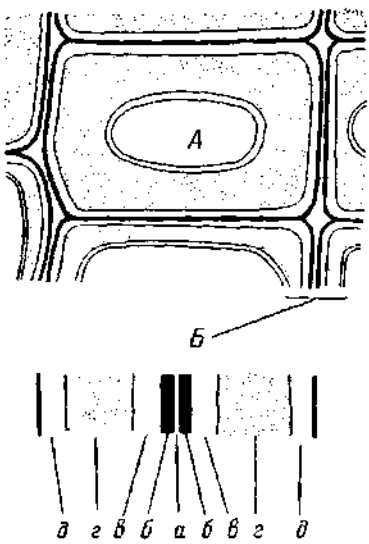


Рис. 10. Схема строения оболочек одревеснев ших клеток

А — полость клетки; *Б* — срединная пластинка; *а* — межклеточное вещество; *б* — первичная оболочка; *в, г, д* — внутренний, средний и наружный слои оболочки.

[1] Одновременным.

[2] По другим данным, установлены следующие понятия: 1) срединная пластинка — аморфный изотропный межклеточный материал, состоящий из пектиновых веществ, первоначально отложенных плазмой (и без первичных оболочек); 2) первичная стенка — первый анизотропный слой из клетчатки и пектиновых веществ, обладает способностью роста; 3) вторичная стенка — дополнительные слои, образованные внутри на первичных стенках. Клетки, обладающие вторичной стенкой, теряют способность к росту и расширению.

chycarpus excelsa), японской хурмы, спаржи, а также в клетках толстостенной коры (например, крушины и др.).

Слоистость стенки и поры особенно удобны для наблюдения в клетках с мощными утолщениями клеточных стенок, например, в к а м е н и с т ы х клетках, где внутренние полости почти исчезают, поровые каналы длинны, и слоистость, как и каналы, резко выделяются.

Клеточные оболочки обычно рассматриваются, как неживые структуры, являющиеся продуктом протопласта. В истории изучения клетки был период (начальный), когда оболочке придавалось первенствующее значение.

Видоизменения клеточной оболочки. В зависимости от местоположения тканей в органах растения, оболочки клеток претерпевают различные химические изменения. Наиболее распространённой формой изменений является о д р е в е с н е н и е клеточной оболочки. Целлюлоза прочно связывается с особым веществом — л и г н и н о м, природа которого ещё мало известна. Можно сказать, что он принадлежит к соединениям ароматического ряда; богаче углеродом и беднее кислородом, нежели клетчатка. Лигнин появляется в оболочке как инкрустат, заполняющий межмицеллярные промежутки, что придаёт тканям бо́льшую прочность, защиту от микроорганизмов. Ясно, что повышение прочности клеточных стенок особенно необходимо деревьям, где стволам приходится выдерживать груз из веток, листьев и плодов, поэтому внутренность таких стволов почти сплошь состоит из древесины. Лигнин отсутствует у низших растений (кроме бурых ламинарий). Одревеснение оболочки легко устанавливается раствором флороглюцина (с соляной кислотой), капля которого окрашивает древесину в красный цвет, а фенол — в синий. Первые признаки лигнификации появляются в срединной пластинке, где происходит интенсивное одревеснение пектиновых соединений. Наибольшее количество лигнина приходится именно на срединную пластинку. Лигнин имеется и во вторичной оболочке; многие считают, что это не лигнин, а какое-то другое вещество. Лигнин не вызывает изменений самой клетчатки и образует с ней только физическую связь.

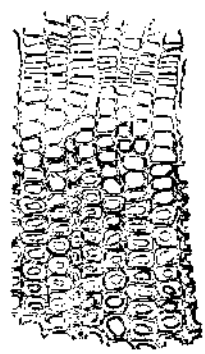


Рис. 11. Схема утолщения (с одревеснением) клеточной оболочки.

Примерами видоизменения оболочки служат также о п р о б к о в е н и е и к у т и н и з а ц и я. Эти явления также связаны со специализацией тканей и составляющих их клеток. Наружные клетки стебля, корня, листьев в процессе роста и развития подвергаются опробковению или кутинизации. Последняя присуща клеткам эпидермиса листьев и стебля. При опробковении в стенках клеток появляется особое жироподобное вещество — с у б е р и н, которое настолько сильно пропитывает клеточные стенки, что они становятся непроницаемыми для воды и для газов. Опробковевшие клетки видоизменяются; протопласт в них отмирает, и они превращаются просто в защитный слой. Кутинизация состоит в выделении кутина на внешнюю стенку клетки. Кутинизированные и притом утолщённые стенки клеток на поверхности листьев многих растений делают их кожистыми, мало проницаемыми для воды, микробов и т. д. Различают к у т и н и з а ц и ю, как покрытие оболочки кутином, и о п р о б к о в е н и е, как пропитывание и замещение клетчатки суберином.

Существуют деревья, у которых развиваются на поверхности ветвей мощные слои пробки, как, например, пробковый дуб, отчасти амурское бархатное дерево (Phellodendron amurense), пробковый берест и др.

М и н е р а л и з а ц и я клеточных стенок происходит вследствие инкрустирования их солями кремния, кальция и др. Такие пропитанные солями кремнекислоты клетки свойственны стеблям и листьям осок, некоторых зла-

ков, а также хвощей. Трёхгранные стебли осок и их листья настолько жёстки, да ещё остры по краям благодаря кремнезёму, что легко наносят порезы, словно бритва.

О с л и з н е н и е клеточных стенок является важным физиологическим процессом, в основе которого лежит закономерное, а иногда патологическое превращение клетчатки или крахмала в такие углеводы, как слизи. Нередко слизи в твёрдом состоянии отлагаются на поверхности клеточных стенок, но при действии воды они разбухают и становятся вязкими, тягучими (как обычно говорят: «ослизняются»).

Если положить семена льна или айвы в тёплую воду, они с поверхности ослизняются. Слизи в редких случаях являются запасными веществами. Ослизнение весьма распространено у низших растений, где оно обеспечивает высвобождение спор и половых гамет из материнской клетки. В сосудах, проводящих воду, в млечниках, в ситовидных трубках ослизнение целлюлозы играет большую роль (см. ткани). Добывание белой камеди (гумми-драганта) из некоторых видов астрагала основано на ослизнении целых тканей в стеблях.

Образование жёлтых камедей (г у м м о з) также происходит благодаря видоизменению клеточной оболочки; получаются сильно разбухающие в воде клейкие массы, как, например, просачивающийся через древесную корку клей плодовых деревьев (черешни, вишни, цитрусовых, маслины), а также травянистых (кунжут). Гуммоз представляет собой патологическое явление и вызывается ферментативными процессами.

Клеточная оболочка иногда образует особые бугристые выросты (цистолиты), состоящие из целлюлозной основы, пропитанной углекислой известью; эти образования вдаются внутрь клетки. Они появляются иногда в клетках кожицы растения.

Поступление веществ в растительную клетку. Обмен веществ в каждом живом организме, в том числе и в отдельной растительной клетке, проявляется, прежде всего, в питании и дыхании. Источниками питания растения служат минеральные и органические соединения. Питательные вещества могут восприниматься клеткой лишь в растворённом виде, так как она имеет твёрдую оболочку, выстланную совнутри ещё плазмалеммой.

Поступление веществ в клетку основано в общем на физических явлениях диффузии и осмоса. Однако в приложении к живой материи (цитоплазме) недостаточно этих простых физических законов, основанных на свойстве соприкасающихся неоднородных систем (в данном случае клетки и окружающей её среды) стать однородными за счёт движения молекул этих систем. Основное значение при поступлении веществ в клетки имеют, повидимому, явления адсорбции и десорбции. Им сопутствуют электроосмотические процессы. Осмотическое давление в клетке зависит не от коллоидов протопласта, а от растворов различных солей, сахаров, аминокислот и т. п. в клеточном соке. Для проникновения извне каких-либо растворённых солей в клетку необходимо, чтобы осмотическое давление клеточного сока было более высокое, нежели в окружающем клетку солевом растворе. Соли (электролиты) поступают в клетку не в виде молекул, а отдельными ионами, которые адсорбируются на поверхности клеточной оболочки. Оболочка клетки и поверхностные слои цитоплазмы, занимающие межмицеллярные промежутки в клеточной стенке, представляют собой единое целое. Самый поверхностный слой цитоплазмы, известная уже нам из предыдущего изложения п л а з м а л е м м а, представляет собой тончайшую плёнку, обладающую п о л я р н о с т ь ю, т. е. различными физическими свойствами на разных сторонах её. Помимо этого, она является п о л у п р о н и ц а е м о й осмотической мембраной, т. е. она легко пропускает через себя одни вещества (например, воду, спирт, некоторые электролиты) и не пропускает другие (например, белок). Иными словами, плазмалемма обнаруживает и з б и р а т е л ь н у ю п р о н и ц а е м о с т ь. Являясь преградой для сво-

бодной диффузии электролитов, она обеспечивает постоянную разность их концентраций между клеточным соком и окружающим клетку раствором. Адсорбированные ионы накапливаются в оболочке и на внешней стороне плазмалеммы, затем десорбируются на внутреннюю стенку плазмалеммы и передаются в мезоплазму. Сорбционные процессы имеют, конечно, обменный характер. Интенсивность этих явлений зависит от дыхания клетки. Энергия, освобождающаяся при ступенчатом распаде веществ в процессе дыхания, используется в значительной мере на сорбционные функции клетки.

Тургор и плазмолиз. Если живую клетку положить в сильно разбавленный водный раствор селитры, тотчас же начинается осмотическое взаимодействие между клеточным соком внутри клетки и раствором, омывающим её. Клеточный сок, представляя собой раствор разных веществ в значительной концентрации, в данном примере будет иметь более высокое осмотическое давление, нежели внешний раствор, и будет притягивать воду из последнего. Следуя разности осмотического давления, вода начнёт проникать через оболочку и цитоплазму в вакуолю. Клеточный сок, увеличившись в объёме, будет давить изнутри на цитоплазму, а последняя в свою очередь давить на клеточную оболочку, растягивая её во всех направлениях. Обладая упругостью, оболочка окажет сопротивление давлению клеточного сока. Так как оболочка имеет ограниченную растяжимость, то упругое сопротивление будет увеличиваться по мере возрастания давления от прибывающей воды; в известный момент эта сила сопротивления уравновесит осмотическое давление, хотя концентрация обоих растворов ещё не будет однородной.

Состояние напряжения оболочки живой клетки называется т у р г о р о м. Степень тургора зависит от разности осмотических давлений внутри и вне клетки и от упругости оболочки. Соединённый тургор массы клеток в органах растения создаёт напряжение, упругость всего растения, помогает стеблям сохранять прямое положение, поддерживать массу листьев, проявлять способность к ориентировке в пространстве, противостоять ветру, бурям, ливням, помогает черешкам листьев поддерживать тяжёлые пластинки и ориентировать их по отношению к свету и т. д. Словом, тургор обусловливает нормальное физическое состояние растения.

Следует напомнить здесь некоторые закономерности осмоса. При диффузии воды через перепонку из раствора меньшей концентрации в раствор большей концентрации имеет значение общая (суммарная) концентрация веществ, хотя бы их было много и хотя бы содержание порознь каждого из них было незначительным; сами же растворённые вещества переходят через осмотические перепонки из того места, где их больше, туда, где их меньше, независимо от суммарной концентрации; при наличии смеси веществ каждое из них диффундирует независимо одно от другого.

В рассмотренном выше случае с клеткой через оболочку и цитоплазму из внешнего раствора переходило некоторое количество воды, а также селитры, если в клеточном соке последней не было; что касается высокомолекулярных соединений, растворённых в клеточном соке, то цитоплазма их не пропускала наружу, поэтому осмотическое давление клеточного сока могло иметь продолжительное время перевес над таковым раствора селитры.

Обратное тургору явление получится, если клетку положить в крепкий раствор селитры, более концентрированный, нежели клеточный сок. В этом случае начнётся сжатие как оболочки, так и протопласта, но так как оболочка менее эластична, сжатие её скоро приостановится, цитоплазма же, продолжая сокращаться, будет отставать от стенок клетки и примет форму комочка внутри клетки. Вакуоля соответственно сильно уменьшится вследствие отдачи воды через цитоплазму наружу, а клеточный сок станет более насыщенным. Часть наружного раствора, проникая через клеточную оболочку, заполнит пространство между ней и цитоплазмой. Сокращение цитоплазмы и отставание её от оболочки носит название п л а з м о л и з а. Плазмолиз в тканях растения делает их вялыми, органы становятся дряблыми. Из плазмолитического состояния клетку можно возвратить к нормальному, если перенести её в воду (деплазмолиз).

Осмотическое давление в клетках у многих растений достигает значительной величины в абсолютных числах. Наиболее высокое давление существует в клетках растений, обитающих на засолённых почвах. Однако и почвенный раствор солей в этих почвах имеет высокую концентрацию, так что в конечном итоге на клеточные стенки давит разность осмотических давлений в клетке и в почве.

Осмотическое давление (разность давлений) обусловливает сосущую силу клетки и прежде всего всасывание почвенных растворов корнями, а также различные выделения тканей, как, например, выделение нектара, выделение капель воды через водные устьица и пр.

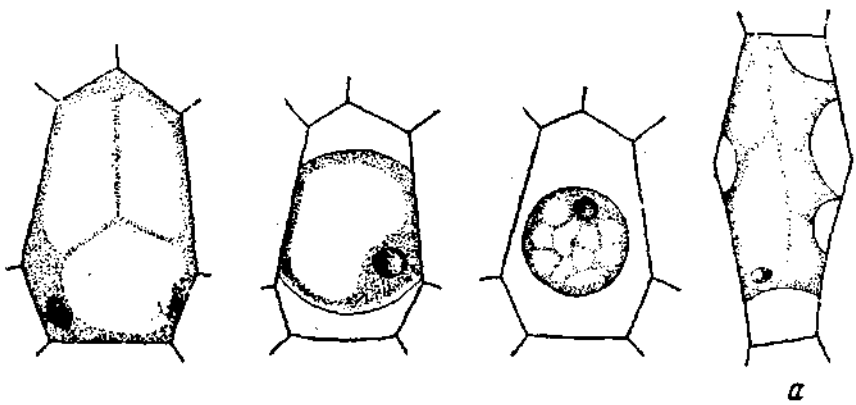


Рис. 12. Плазмолиз клетки (*а* — плазмолиз при большой вязкости цитоплазмы).

Размножение клетки. Рост растений совершается благодаря увеличению количества клеток и растяжению их. Клетки в органах растений размножаются делением. Свободные одноклеточные организмы размножаются также делением.

Так как каждая молодая клетка растёт в течение некоторого периода, то в процессе роста соотношение между растущим объёмом клетки и растущей её поверхностью всё время изменяется. Рост поверхности, конечно, отстает в своём абсолютном выражении от роста объёма, ибо поверхности растут, как квадраты, а объёмы — как кубы. Между тем клетка питается через поверхность, и можно думать, что в известный момент поверхность уже не может «обслужить» объём клетки, и тогда начинается деление. Основные типы деления клетки изучены русскими учёными — Чистяковым, Беляевым и в последнее время Макаровым. Процесс деления клетки сводится, главным образом, к делению ядра. Наиболее характерным для высших и большинства низших растений типом деления ядра является так называемый м и т о з. Этот тип деления происходит в вегетативных клетках органов растения. Ему сопутствует деление пластид и хондриозом; завершается митоз так называемым цитокинезом, при котором происходит разделение всей клетки с массой цитоплазмы на две части путём возникновения по экватору клетки клеточной пластинки, которая разделяет материнскую клетку на две дочерние.

Митоз распадается на несколько фаз, сопровождаясь изменением в поведении и состоянии ядра.

а) П р о ф а з а. В покоящемся состоянии ядро образовательной клетки характеризуется, по Макарову, гомогенным строением (см. стр. 26). Никаких структур в нём незаметно. Прежние представления были следствием нарушений гомогенного состояния, вызванных грубыми фиксаторами. Лучшим фиксатором, сохраняющим нормальное строение покоящегося ядра, является четыреосмиева кислота. По другим данным, покоящееся ядро состоит из хромозом

(см. дальше). Наступление митоза (ранние стадии профазы) выражается в появлении мельчайших зёрнышек красящегося вещества (хроматина) во всей массе ядра. Промежутки между зёрнами богаты тимонуклеиновой кислотой и также красятся основными красителями. Постепенно эти зёрна, увеличиваясь в числе, соединяются в более крупные частицы. Процесс агрегации частиц становится всё более интенсивным, они превращаются в глыбки, а среда, в которой они находятся, освобождается в значительной мере от тимонуклеиновой кислоты. Теперь её можно назвать ядерным соком. Хроматиновые глыбки постепенно образуют сперва чётковидные, а затем гладкоконтурные группы, называемые хромозомами. В них переходит вся тимонуклеиновая кислота. (Хромозомы впервые были открыты московским профессором Чистяковым в 1871 г., именно в процессе деления клетки.)

Далее, каждая из хромозом, по мнению одних, расщепляется в продольном направлении на две половинки, а по мнению других, не расщепляется, а достраивает себе подобную хромозому; в том или в другом случае такие пары хромозом пока остаются вместе. Ядерная оболочка и ядрышко в конце профазы исчезают.

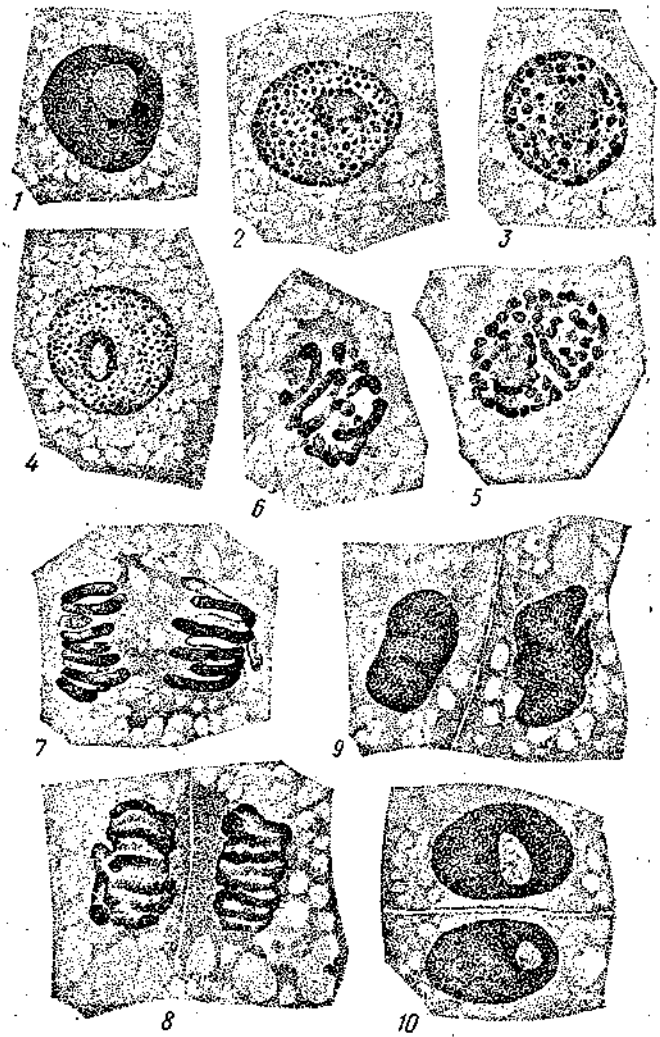


Рис. 13. Митоз (деление клетки) (по Макарову)

1 — покоящееся ядро; *2—6* — последовательные этапы профазы; *7* — анафаза; *8—9* — телофаза; *10* — две дочерние клетки.

б) Метафаза. Хромозомы своими половинками располагаются в экваториальной плоскости, образуя так называемую ядерную пластинку. Возникает, кроме того, «веретено», состоящее из тончайших нитей, несколько разъединённых в экваториальной плоскости, где они прикреплены к продольным половинкам хромозом, и сходящихся у обоих полюсов веретена. Эти полюсные части веретена называются полярными колпачками. Таким образом, в метафазе уже ясно видно удвоение числа хромозом, благодаря тому, что каждая хромозома расщепилась вдоль или достроила подобную себе хромозому; образовавшиеся пары хромозом расходятся и располагаются в экваториальной плоскости веретена.

в) Анафаза. Начинается расхождение половинок хромозом к полюсам от экватора. Создаётся впечатление, что нити веретена сокращаются и тянут за собой хромозомы.

г) Телофаза. Хромозомы подвергаются, по Макарову, распаду сразу на мельчайшие зёрнышки; крупных глыбок не наблюдается; в промежутках между зёрнами появляется тимонуклеиновая кислота, количество которой нарастает пропорционально распаду хромозом. Зернистость постепенно уменьшается, наконец исчезает, и дочерние ядра приобретают гомогенный характер. Каждое из них покрывается осмотической ядерной оболочкой; возникают ядрышки; веретено исчезает. По другим данным, хромозомы утончаются и спутываются в клубок.

Таким образом, как показал Макаров, хромозомы не переходят от родителей к потомкам через половые клетки, а всякий раз возникают заново при каждом делении клетки. Ещё до завершения процесса на экваториальной плоскости веретена в цитоплазме образуются утолщения в виде узелков на его нитях. Получается чётковидная экваториальная полоска. Так закладывается клеточная пластинка, проходящая через всю полость клетки. Формирование её идёт от центра в стороны (у низших растений — обратно, диафрагматически), до соединения с боковыми стенками клетки. Разделение цитоплазмы между двумя дочерними клетками путём образования клеточной пластинки называется цитокинезом. Связь между клетками, однако, не прервалась; она осуществляется через плазмодесмы — соединительные плазматические нити, пронизывающие новую клеточную перегородку.

Распределение пластид по дочерним клеткам также имеет место, но для высших растений никем не установлена какая-либо закономерность в количественном распределении пластид. Известно, однако, что новые пластиды возникают делением. Установлено, что лейкопласты при цитокинезе собираются с обеих сторон клеточной пластинки и распределяются по дочерним клеткам.

Форма хромозом в делящихся ядрах чрезвычайно разнообразна, как и число их. Хромозомы имеют вид палочек, коротких шпилек, петель, комочков и т. п. Число их также различно. Во всяком случае, форма и количество хромозом являются специфическим признаком для каждого вида растения, хотя нередко можно наблюдать в организме разнохромозомные клетки.

Амитоз. Митоз является сложным делением ядра. Многие авторы указывали, что существует ещё очень простой тип деления клетки, который заключается в простом разделении клетки (в том числе и ядра) на две части путём образования перетяжки. Такой способ получил название амитоза, или прямого деления. Он приписывался некоторым случаям деления клеток у водорослей (например, харовых) и даже высших растений. Однако точные исследования показали, что амитоз у растений является трудно наблюдаемым митозом.

Свободное образование клеток. В процессе митоза весь протопласт материнской клетки идёт на образование дочерних клеток. Но в растительном мире значительное распространение имеет свободное образование клеток, при котором на создание новых клеток употребляется не вся цитоплазма, а часть её. Так, например, у сумчатых грибов в так называемой сумке (вытянутой спорообразующей клетке) после троекратного деления ядра образуется восемь ядер, после чего каждое из них окружается частью материнской цитоплазмы; получившиеся одноядерные клетки обособляются, покрываются оболочками, но до выхода из сумки наружу они свободно лежат в оставшейся массе материнской плазмы. У цветковых растений свободное образование клеток имеет место, как правило, в зародышевом мешке, сперва до оплодотворения, а особенно — после него, при образовании эндосперма (см. стр. 300).

Другие случаи образования новых клеток. Новые клетки образуются не только указанными способами. При половом размножении имеет место не деление материнской клетки, а, напротив, слияние двух половых клеток (гамет) в одну клетку (зиготу), которая уже в дальнейшем делится.

Далее, среди водорослей известно так называемое обновление клетки, при котором весь протопласт старой клетки идёт на образование новой клетки, например, образование одной свободно движущейся клетки (зооспоры) из клетки, входящей в состав тела водоросли.

Такая движущаяся клетка сформировалась из протопласта клетки многоклеточного организма, покрылась ещё внутри материнской клетки оболочкой, образовала жгутики и, выйдя через отверстие в материнской оболочке, ведёт себя некоторое время, как самостоятельный организм.

История изучения клетки. Клетка была открыта Робертом Гуком, который в 1665 г. выпустил в свет книгу под названием «Микрография, или некоторые физиологические описания мелких тел, сделанные при помощи увеличительных стёкол, с последующими наблюдениями и исследованиями». Р. Гук сам сконструировал микроскоп, в котором рассматривал многочисленные предметы. Рассматривая однажды тонкий срез обыкновенной пробки, он заметил, что она состоит из многочисленных полостей, которые он назвал «порами или клетками». Он даже высчитал, что на 1 куб. дюйм пробки приходится свыше миллиарда таких клеток. Так как пробка — растительного происхождения, то именно на этом объекте впервые было показано клеточное строение растения. Но пробка представляет собой мёртвую ткань, пустые клетки которой состоят из одной только оболочки. Долгое время считали, что главной частью клетки является оболочка. В 1671 г. Грю и Мальпиги одновременно подтвердили клеточное строение растений. Труд Мальпиги носит название «Обзор анатомии растений», а труд Грю назван: «Начала анатомии растений». Клетки описывались ими как «мешочки» или «пузырьки», наполненные слизистым содержимым.

Таким образом, в XVII веке клеточное строение было уже известно, но значение клетки, как основной структурной единицы органического мира, ещё не понято. В течение почти 150 лет господствовало представление о том, что оболочка, образующая остов клетки, является наиболее существенной её частью.

В XVIII веке, наряду с развитием работ по систематике растений и животных, появляются умозрительные высказывания об единстве органической природы. Развитие микроскопической техники выразилось в создании сперва вертикального штатива с подвижным тубусом и применении к нему осветительного зеркала, затем в изобретении в 1735 г. ахроматической линзы.

Протоплазма, как содержимое клетки, была хорошо известна в XVIII веке, но термина «протоплазма» еще не существовало и её называли просто слизистой массой, оставляя за оболочкой клетки первенствующее значение. Самый термин «протоплазма» предложен был в 1839 г. чешским учёным Яном Пуркыня. В 1831 г. Роберт Броун обнаружил в живых растительных клетках особое плотное образование, которое он назвал ядром и описал его, как постоянную часть клетки. Перед тем ядро видел Левенгук, не выдвигая его значения и не выделяя его в качестве самостоятельного органоида клетки. Шлейден (1838 г.) и Шванн считали ядро самой важной частью клетки. Хромопласты впервые описаны Левенгуком, который открыл мир микроскопических существ.

В 1676 г. Левенгук дал первое описание зелёной ленты хроматофора у водоросли спиротиры, приведя описание и «зелёных шариков», т. е., повидимому, зёрнышек хлорофилла. Только через 115 лет хлоропласты были переоткрыты в 1791 г. Компаретти.

В XIX веке изучение анатомии сильно подвинулось вперёд. Мольденхауэр, а также Дютрошэ, впервые произвели мацерацию растительной ткани, изолировав клетки. Дютрошэ, Ян Пуркыня (Пуркинье) уже склонны были признать клетку основной структурной единицей животного и растительного организмов, но над ними тяготела ещё переоценка значения клеточной оболочки, свойственной растительным и несвойственной животным клеткам.

Русский натуралист Горянинов (см. стр. 11) в 1834 г. отчётливо высказал, что главным признаком живых организмов, отличающих их от неживой природы, является клеточное строение. На несколько лет раньше официальной даты установления клеточной теории он декларировал, что всё живое состоит из клеток и возникает из клетки. С 1838 г. появляются работы Шлейдена: «Очерки фитогенеза», «Основы научной ботаники», «Ботаника как индуктивная наука». Шлейден произвёл большую работу по изучению растительной клетки. Он писал: «Первичным продуктом формообразующего процесса в минеральном царстве является кристалл, а в растительном — клетка. Она — элементарный орган любого растения, простейшее растение состоит из одной единственной клетки, а все остальные растения почти целиком сложены из отдельных клеток и их модификаций». Протоплазму, как основную субстанцию клетки, Шлейден ещё не осознал, но наблюдал её и называл «зернистой слизью». Ошибкой Шлейдена явилась его гипотеза возникновения новых клеток из бесструктурного жидкого вещества, нарождающегося внутри материнской клетки и названного им цитобластемой. Шлейдена надо считать одним из основателей учения о клетке наряду со Шванном. В 1839 г. появился трактат Шванна под названием «Микроскопические исследования над сходством в строении и росте животных и растений». В нём убедительно доказывается, что клеточное строение является общим структурным признаком тела всех животных, объединяя их в этом отношении с миром растений, тело которых также состоит из многочисленных клеток. Как животные, так и растительные ткани составлены из гомологических клеток. Клеточное строение является почти общим признаком живых организмов. Слабым местом в работе Шванна является воспринятая им от Шлейдена метафизическая теория свободного образования клеток из цитобластемы. Шванну неизвестно было не только деление клеток, но он не знал ещё основных органоидов клетки. Ботаник и эмбриолог Желез-

нов в 1840 г. изучил и отлично изобразил образование новых клеток путём деления у волосков традесканции. Моль опубликовал в 1835 г. работу, в которой он описал и иллюстрировал рисунками деление клеток у водоросли кладофоры. Тот же Моль считал оболочку продуктом жизнедеятельности протоплазмы, а не основной частью клетки, тем более, что было показано, что клетки животных обычно оболочки не имеют. Таким образом, существом клетки теперь признали внутреннее содержимое, а именно протоплазму и ядро. Шультце в 1861 г. уже определял клетку, как «комочек протоплазмы с лежащим внутри него ядром».

Тем временем микроскопическая техника делала крупные успехи. В половине XIX века применили простую иммерсию, а в семидесятых и восьмидесятых годах последовательно создали осветительный аппарат, масляную иммерсию, апохроматические объективы и компенсационные окуляры — сложные линзы, устраняющие появление цветных каёмок на изображениях под микроскопом, мешающих наблюдению. Это позволило быстро двинуть вперёд изучение внутреннего строения клетки.

Деление ядра впервые было открыто в России профессором морфологии и систематики растений Московского университета Иваном Дорофеевичем Чистяковым. В 1871 г. Чистяков, открыв деление ядра, описал этот процесс в работе «Материалы к истории растительной клетки (на примере хвоща и плауна», напечатанной в 1874 г.). Дальнейшее изучение и описание кариокинеза принадлежит Страсбургеру (1875 г.). Что касается редукционного деления ядра (мейозис), то оно впервые было открыто Беляевым. Наука о ядре (кариология) основана Сергеем Гавриловичем Навашиным.

Возвращаясь к клеточной теории, необходимо отметить, что в биологии длительный период держалось представление об организме, как о механическом «государстве клеток». Энгельс в «Диалектике природы» говорит, что «ни механическое сложение костей, крови, хрящей, мускулов, тканей и т. д., ни химическое — элементов — не составляет еще животного» [1]. В другом месте Энгельс, говоря о важности открытия клетки, указывает, что она является той единицей, «... из размножения и дифференцирования которой возникают и вырастают все организмы...» («Людвиг Фейербах», изд. 3-е, Соцэкгиз, М., 1931, стр. 81). Клетки в теле растения неоднородны. Они сочетаются в разные ткани, которые несут различные физиологические функции. Дифференцирование органов на различные клеточные ткани, физиологическое разграничение последних доказывают, что организм не есть просто механическое сложение клеток. Разделение «труда» между клетками, дифференцирование клеточных групп в организме указывают на то, что клетки осуществляют единство организма лишь при взаимном сочетании и при разграничении функций. Топографическое положение клеток в организме отражается на их физиологической роли. Помимо этого, обычная структура клетки не является однородной. В клетках бактерий обычно не находят видимого ядра. Известны многоядерные клетки водорослей, грибов и других организмов. Известны очень крупные водоросли, тело которых, оставаясь как бы одноклеточным, фактически имеет *неклеточное* строение, будучи дифференцированным на «стебель» и листоподобные части (например, водоросль Caulerpa). Такое строение нельзя назвать клеточным. Наконец, известна многочисленная категория существ, которые не являются клетками (вирусы, бактериофаги) и о которых даже нельзя сказать, что они являются организмами, хотя способны к размножению. Изложенное показывает, что клеточная теория не универсальна. Тем не менее она отлично объясняет нам, во-первых, единство органического мира и, во-вторых, историческое развитие организмов.

[1] *Энгельс*. Диалектика природы, стр. 10, Партиздат, 1934.

Глава вторая

ТКАНИ

Ткани представляют собой соединения внешне однородных по структуре, одинаковых по функциям, связанных между собой клеток и имеющих общее происхождение при развитии органа. Это соединение не является поверхностным, а обусловливает тесное взаимодействие клеток между собой. У высших растений ткани образуются вследствие роста и деления клеток. Клетки однородной живой ткани, несмотря на внешнее сходство, являются разнокачественными вследствие закона индивидуальной изменчивости. Эта разнокачественность очень мало ещё изучена, но открывает широкие перспективы в растениеводстве.

Среди низших растений известно много одноклеточных организмов. Способность одиночной клетки к самостоятельному существованию наблюдается у некоторых водорослей, грибов, бактерий.

Отдельные участки живых тканей способны жить долгое время самостоятельно в соответствующих искусственных условиях, а иногда и воспроизводить целый организм. Отдельные листья, отдельные минимальные отрезки стебля с почкой, кусочки корня способны воспроизводить целые растения. Более того, одна единственная клетка (например, спора) способна воспроизводить целое растение. Несмотря на такую широкую автономность клеток, растение необходимо рассматривать, как такое целое, в котором части его, клетки или группы клеток, имеют специфические физиологические и механические функции, подчинённые целостному, единому организму.

Наличие плазмодесм устанавливает связь живых клеток во всём растении. Распускание почек весной на самой верхушке дерева зависит от деятельности клеток корневых волосков в почве, удалённых от почек на большое расстояние, и от деятельности запасающих клеток. Монокарпические (однажды плодоносящие) растения (бамбук и др.) живут долгие годы, не зацветая, но когда, наконец, наступает цветение их, все живые клетки растения мобилизуются на обеспечение этого процесса и вслед за этим погибают.

Человек издавна отлично знаком эмпирически с этим тесным взаимодействием частей растения с целым растением. Обрывая верхушечную почку у прямоствольного дерева, он резко изменяет внешний облик его. Кольцевание ствола яблони или другого дерева временно усиливает его плодоношение. Иногда отдельные части растения проявляют резкую самостоятельность (например, бывает, что на дереве с обычными ветвями одна ветвь является плакучей); давая одной ветви растения укороченный день, помещая её в тёмный чехол, можно вызвать у неё резкую биологическую индивидуальность, — даже в этих случаях взаимодействие клеток доказывается зависимостью от клеток корней, от общего хода испарения и т. п. Подчинение отдельных клеток, в особенности обширных групп клеток (тканей), всему единству организма резко отображается в дифференцировке тканей. Локализация клеток в растении сказывается на их судьбе. Наружные серии клеток специализируются, как покровные клетки, и не могут стать сосудистыми клетками и т. д.

Клетки не только в живом состоянии, но и после отмирания их живого содержимого, когда остаются лишь их клеточные оболочки, продолжают составлять ткань и играть в жизни организма очень существенную роль, например, клетки пробковой ткани.

При образовании тканей клетки первоначально располагаются одна возле другой, без всяких видимых перерывов. При некотором округлении клеток в углах образуются пустые места, межклетники, имеющие обычно на срезах треугольную форму. Впоследствии могут образовываться так называемые межклеточные пространства и ходы, нарушающие сплошное расположение клеток. Межклеточные пространства могут возникать различным образом, благодаря: а) расхождению клеток, не сопровождаясь повреждением самих клеток; б) распадению или растворению отдельных клеток или целых групп их; в) разрыву целых участков тканей, рост которых не соответствует быстроте роста окружающих тканей.

Эти пропуски в сплошном расположении клеток тканей тем не менее обыкновенно представляют собой целесообразную организацию, в одних случаях обеспечивая газообмен и испарение, в других — являясь вместилищами продуктов обмена веществ в растении (смол, дубильных веществ и др.).

Распределяя все ткани, встречающиеся в растении, по их физиологической роли и общему значению в жизни последнего, можно наметить следующие типы ткани: покровные, основные, проводящие, механические и выделительные. Все эти ткани являются постоянными и возникают из образовательных тканей. Внутри этих типов существуют подразделения.

Образовательные ткани (меристемы). Меристемы являются исходными (эмбриональными) тканями, из которых образуются указанные выше постоянные ткани. По происхождению различаются меристемы первичные и вторичные; по положению в растении — меристемы верхушечные, боковые и вставочные. Первичные меристемы обычно являются верхушечными: они расположены на концах стеблей и корней. Они закладываются на верхушечках не только главного стебля, но и боковых, а также на кончиках многочисленных молодых ответвлений корней. К боковым меристемам относятся, например, такие, как перицикл, образующий цилиндр из периодически (а не постоянно) делящихся клеток внутри стебля и корня (см. стр. 108), затем камбий, постоянная меристема, образующая также цилиндр из делящихся клеток внутри стебля и корня, благодаря чему эти органы утолщаются (см. стр. 154). Об этих меристемах в дальнейшем будет подробно сказано (здесь же даются только наименования). Вставочные меристемы бывают в отдельных участках стебля и листа. Из первичных меристем образуются первичные ткани всех типов. В отдельных участках стебля и листьев сохраняются остатки верхушечных меристем, например, в виде полосок пучкового камбия, продолжающих делиться и обусловливающих утолщение стебля. Кроме того, существуют вторичные меристемы. Они возникают из других тканей, уже постоянных, когда-то возникших из первичной меристемы. Такие вторичные меристемы носят разные названия (межпучковый камбий, пробковый камбий и пр.)[1]. Клетки меристемы при благоприятных условиях обладают способностью постоянного клеточного деления в разных плоскостях. Если деление происходит быстро, образующиеся из них клетки остаются относительно короткими и широкими, с тупыми концами, давая начало паренхимным клеткам. Плотно соединённые клетки меристемы характеризуются тонкими стенками из целлюлозы, густой цито-

[1] О типах камбия подробно изложено дальше; здесь приводятся только наименования вторичных и первичных меристем.

плазмой, заполняющей всю полость клетки, крупным ядром и очень мелкими вакуолями.

У клеток меристемы, находящихся в определённых зонах верхушек стеблей и корней, и расположенных отдельными группами среди обычных клеток меристемы, деление поперечными перегородками становится замедленным. Так как они растут и преимущественно при этом делятся продольными перегородками, то в результате образуются вытянутые в длину делящиеся клетки, с густозернистым содержимым, образующие так называемый прокамбий (см. анатомию стебля).

Во время разрастания и развития клеток, образованных меристемой, начинают образовываться межклеточные пространства. С отдалением от верхушек стеблей и кончиков корней происходит уменьшение, а затем и прекращение клеточных делений. Различают вообще три последовательные стадии изменения молодых клеток: стадия деления, вызываемая усиленным приростом живого вещества протопласта; стадия усиленного разрастания клеточных оболочек, за которым не поспевает прирост веществ протопласта, но зато появляется в изобилии клеточный сок, сперва во многих отдельных вакуолях, которые вскоре сливаются в одну большую вакуолю; стадия детерминации, когда клетки становятся специализированными для выполнения определённых функций. В последнем случае мы наблюдаем превращение первичной образовательной ткани в постоянную ткань.

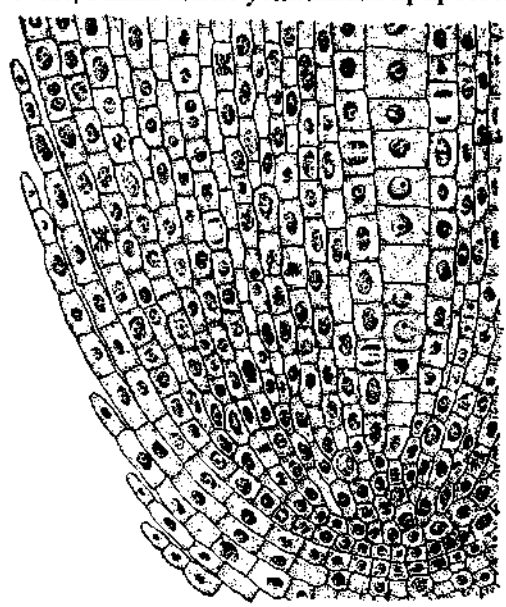


Рис. 14. Образовательная ткань в кончике корня; в отдельных клетках виден митоз.

Основные ткани. Наибольший объём в растении занимают основные ткани, защищённые снаружи покровными тканями и пронизанные проводящими, механическими и другими тканями. Образующие их живые клетки отличаются обычно паренхимным строением; их оболочка большей частью тонкая, состоит из целлюлозы, но нередко утолщается и древеснеет. Очертания клетки различны, чаще всего округло-многоугольные. Основная ткань, в противоположность другим, очень богата межклеточными пространствами. Размеры их бывают очень разнообразны, начиная от узких каналов и кончая крупными полостями, во много раз превышающими размеры самих клеток.

Основные ткани являются для всего растения преимущественно питающими тканями. В этом их назначение. В них существуют функциональные различия, и соответственно этому они подразделяются на следующие три разновидности основной ткани:

а) Поглощающая паренхима, функции которой заключаются в передвижении водных растворов различных минеральных веществ из почвы, которые первоначально всасываются наружными корневыми волосками на окончаниях корней. Поглощающая паренхима направляет эти растворы в центральную часть корня, где они попадают в специальную водопроводящую систему. Отсюда следует, что эта паренхима расположена во всасывающей части корня.

б) Ассимиляционная паренхима, или хлоренхима, характеризующаяся наличием в её клетках значительного количества хлорофилловых зёрен. Главной функцией этой ткани является процесс фотосинтеза, образование его первичных продуктов. Так как образование углеводов зависит не только от наличия хлоропластов, но и от солнечного света, то понятно, что хлоренхима расположена непосредственно под кожицей листьев и зелёных стеблей, внедряясь иногда и глубже. Хлоренхима в листьях нередко не образует одной однородной ткани. У многих цветковых растений она разделяется на два совершенно различных, не связанных между собой переходами, слоя. Один из них, лежащий под кожицей верхней стороны листа и состоящий из вытянутых в длину призматических клеток, расположенных перпендикулярно к поверхности листа, носит название столбчатой, или палисадной, паренхимы. Клетки последней отличаются присутствием значительного количества хлоропластов, чем и объясняется интенсивность процесса фотосинтеза в этой ткани. Другой слой, лежащий с нижней стороны листа, отличается рыхлостью вследствие образования больших межклеточных пространств, почему эта ткань и называется губчатой паренхимой. Последняя хотя и имеет в своих клетках хлорофилловые зёрна, но ассимиляция является её второй функцией, а главными функциями являются газообмен и транспирация (испарение воды) [1].

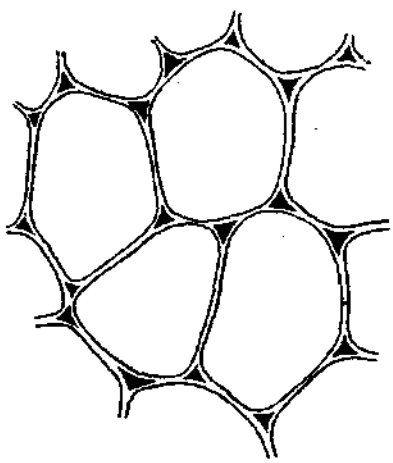


Рис. 15. Клетки основной ткани (с межклеточниками).

в) Запасающая паренхима. Эта форма основной ткани приспособлена к накоплению запасов питательных веществ, как крахмал, инулин, сахар, масло и пр. Она имеется во всех органах цветковых растений. Стенки клеток её нередко бывают утолщены (в древесине, в семенах). Запасающая ткань существует в семенах, например, хлебных злаков, где отлагаются преимущественно крахмал и белки; в семенах бобовых, где откладывается значительное количество белков и крахмала (горох, соя, люпин) или масла (арахис). Эта ткань присуща клубням и утолщённым корням многих растений, а также стволам и веткам деревьев и кустарников, заполняясь чаще всего крахмалом; в «корнеплодах» сахарной свёклы она запасает тростниковый сахар. Даже в листьях многих вечнозелёных растений, как, например, благородный лавр, маслина, падуб, магнолия, паренхимные клетки в известное время года бывают буквально набиты крупными крахмальными зёрнами. В клетках паренхимы откладываются не только запасные питательные вещества, но и различные другие органические соединения, как алкалоиды, глюкозиды, дубильные вещества, каучук в смеси со смолами и др. Паренхима является также тканью для транзита различных растворов внутри растения.

Практическое значение запасающей паренхимы само собой понятно. Она представляет для нас источник разнообразнейшего растительного сырья.

Одно из свойств основной ткани — её способность превращаться при определённых условиях в ткань с делящимися клетками. Это имеет огромное практическое значение при размножении растений различными отрезками, при прививках растений, при повреждениях и т. п.

---

[1] Строение листа см. на стр. 143.

У некоторых растений развивается специальная воздухоносная паренхима (аэренхима), имеющая задачу облегчить дыхание погружённых в воду нижних частей растения. Это особенно наблюдается у болотных и водных растений, корни и часть стеблей которых плотно охвачены илом или грязью, затрудняющими газообмен. Кроме того, содержание O_2 в воде незначительное. Такая ткань является резервуаром воздуха. Она же способствует всплыванию весной на поверхность воды перезимовавших на дне почек водных растений. Аэренхима, таким образом, является специальной тканью проветривания, а не питающей.

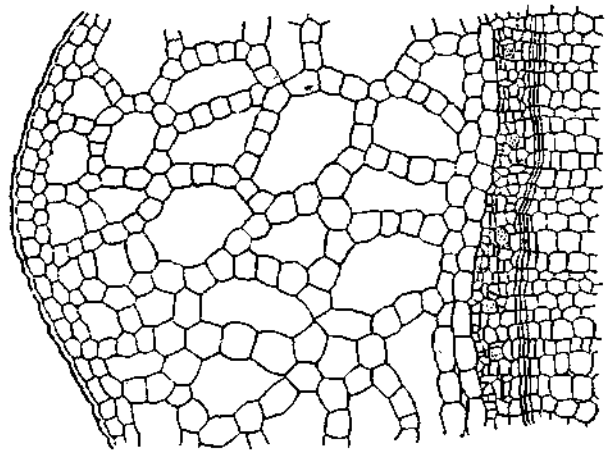


Рис. 16. Аэренхима в стебле аврана лекарственного.

Покровные ткани. Органы высших растений ограждены тканью, образованной одним или несколькими рядами однородных клеток. Различают три типа покровной ткани: эпидермис (кожица), пробка и корка. Эпидермис имеет ещё ряд разнообразных придаточных образований в виде кутикулы, волосков, бугорков, воскового налёта и пр.

Развитие многочисленных придатков эпидермиса есть в значительной мере следствие разнообразных условий существования растений. Растение прежде всего нуждается в сохранении необходимого количества воды внутри своих органов, так как ассимиляция, ферментация, осмос, тургор и т. п. должны быть обеспечены жизненным минимумом воды. Поэтому в местностях с засушливым климатом потере воды через испарение препятствуют отчасти разнообразные придатки эпидермиса.

Эпидермис имеется первоначально на всех частях растений. Он сохраняется в течение всей жизни растения или какого-либо его органа в случае их кратковременного существования, как, например, у однолетних растений или у листьев. У многолетних растений или органов, существующих в течение ряда лет, благодаря претерпеваемым ими изменениям роста в толщину, эпидермис часто уже в первом вегетационном году заменяется вторичным типом покровной ткани (пробкой).

Эпидермис образуется из ряда более или менее однородных живых клеток. Протопласт клетки эпидермиса состоит из незначительного постенного слоя цитоплазмы, ядра, небольшого числа лейкопластов и крупной вакуоли, иногда с окрашенным клеточным соком. Хлоропласты в клетках эпидермиса встречаются нередко, притом у растений из разных семейств. Однако обычно эпидермис содержит хлоропласты только в замыкающих клетках устьиц. Клетки кожицы расположены без перерыва, сплошным слоем, что отвечает функции этой ткани как защитной от испарения, охлаждения, инфекции и т. п. Боковые стенки клеток эпидермиса листьев, особенно на их нижней стороне, часто отличаются извилистостью, причём выступы оболочки одной клетки входят в углубления другой так, что клетки прилаживаются одна к другой, как зубчатки. Подобное сочленение клеток делает кожицу очень прочной и не препятствует растяжению или сжатию стенок. Эта особенность строения резко отличает эпидермис от нижележащих тканей, имеющих межклеточные щели и даже полости.

Сообщение с внешней средой внутренних тканей органов, покрытых эпидермисом, осуществляется при посредстве особых образований, так называемых у с т ь и ц (см. ниже).

Поверхность кожицы часто отличается утолщением внешних стенок, которое может быть настолько велико, что превышает поперечник полости клетки. Утолщение имеет слоистый характер; самые наружные слои этих стенок кутинизированы. Кроме того, весь эпидермис покрыт сверху сплошной, не расчленённой на клетки, кутиновой плёнкой, которая называется к у т и к у л о й. Эта мантия растения представляет собой продукт жизнедеятельности цитоплазмы, которая выделяет через оболочку на её поверхность жидкий кутин, затвердевающий в плёнку. У плодов кутикула достигает значительной толщины и может служить сортовым признаком.

Кутикула бывает гладкой и трещиноватой. Она очень стойка к кислотам и окрашивается краской «судан III» в красный цвет.

У многих растений непроницаемость эпидермиса для воды, газов и пр. возрастает в связи с образованием в о с к о в о г о н а л ё т а, пропитывающего кутикулу и выступающего часто наружу в виде зёрнышек, более или менее густо покрывающих поверхность кутикулы и придающих тогда органам растения голубовато-сизый оттенок. Всем известен такой сизый налёт на стеблях и листьях ржи, многих сортов пшеницы, овса, на стеблях клещевины, листьях гвоздики, эвкалипта, на хвое серебристой ели. Очень резко он выделяется на зрелых плодах сливы, тёрна, винограда. Его легко стереть с поверхности. Иногда зёрнышки, вследствие продолжающегося выделения клетками эпидермиса воска, вырастают в палочки, образующие густой покров на поверхности эпидермиса, как у сахарного тростника или болотного тростника. Другим видом проступания и отложения воска является образование восковой плёнки, покрывающей кутикулу прозрачным сплошным слоем. Эти выделения воска в некоторых случаях могут достигать толщины в несколько миллиметров и служить для использования в технических целях. Подобный растительный воск добывается с листьев бразильской пальмы Copernicia cerifera, со стеблей пальмы Ceroxylon andicola. Восковой налёт — стойкий наследственный признак и может иметь селекционное значение.

Другая особенность внешних стенок клеток эпидермиса — пропитывание их минеральными солями (кальция и кремния). У осок кремний отлагается даже в кутикуле. В некоторых случаях клеточные оболочки приобретают настолько большую прочность, что, например, при отложении кремнезёма в кожице хвощей последние употребляются для полировки.

Уменьшению испарения помогают также в о л о с к и эпидермиса, образующиеся на его поверхности и отличающиеся чрезвычайным разнообразием как в отношении формы, так и густоты и характера самих волосков. Помимо этого, эпидермис часто даёт различного рода выросты — нежные сосочки, придающие бархатистый характер лепесткам цветков многих растений, как примулы, анютины глазки, львиный зев, некоторые сорта георгины и пр. Жёсткие выросты очень часты на стеблях ксерофитных растений. Различные придатки эпидермиса в виде волосков позволяют растениям не только уменьшать испарение, но и предохранять их, благодаря шершавой поверхности листьев и стеблей, от поедания скотом, гусеницами, улитками, а также способствуют распространению плодов многих растений.

Волоски являются выростами внешней стенки некоторых клеток эпидермиса. Они бывают о д н о к л е т о ч н ы е и м н о г о к л е т о ч н ы е, а кроме того — м ё р т в ы е или ж и в ы е. Многоклеточные волоски образуются от повторного деления одноклеточных выростов эпидермиса. Мёртвые волоски лишены протопласта; полости их заполняются воздухом, вследствие чего они кажутся белыми. Белый цвет тканей объясняется присутствием воздуха в межклеточниках и в мёртвых клетках, подобно тому как воздух придаёт белый

цвет снегу, мучнистому содержимому семян, белым лепесткам цветков. Когда растение сплошь покрыто такими мёртвыми волосками, заполненными воздухом, оно имеет седой вид, например, некоторые виды чистеца (Stachys lanata и др.). Такие волоски отражают солнечные лучи и этим уменьшают нагревание и испарение у растения.

Далее, волоски бывают п р о с т ы е или в е т в и с т ы е. Иногда волоски образуются на бугорках, увенчивая их. Густой покров волосков на листьях, особенно из ветвистых, имеет значение ветрозащитных образований. Порывы ветра, усиливающие испарение, значительно умеряются этими покровами. Устьица укрываются как бы под пологом «леса».

Форма волосков очень разнообразна и характерна для того или иного вида растения. Бывают волоски г о л о в ч а т ы е, з в ё з д ч а т ы е, к р ю ч к о в и д н ы е, ч е ш у й ч а т ы е. Последние получаются при разрастании волоска в ширину, а не в высоту. Цепкие волоски в виде крючков особенно развиты у плодов, например, сорных растений — липучки (Echinospermum lappula) и др.

Волоски часто минерализуются, т. е. пропитываются кремнезёмом и кальцием, и становятся от этого жёсткими, режущими; или же оболочки их кутинизируются или даже древеснеют и приобретают жёсткость, как у тыквы.

Среди мёртвых волосков выделяется группа исключительно ценных в практическом отношении придатков кожицы семян хлопчатника. Образуются они вследствие выпячивания клеток эпидермиса на семяпочках и дальнейшего роста этого придатка в длину. Первоначальная длина волоска может увеличиться в 2 000 раз, поперечник же его почти не изменяется. Волосок одноклеточный, трубчатый; стенки его постепенно утолщаются, но остаются целлюлозными, покрытыми кутикулой (чистой целлюлозы 90% и более). После созревания семян протоплазма отмирает, трубка волоска сплющивается. Волосок имеет теперь под микроскопом вид длинной и узенькой ленточки, закрученной по оси.

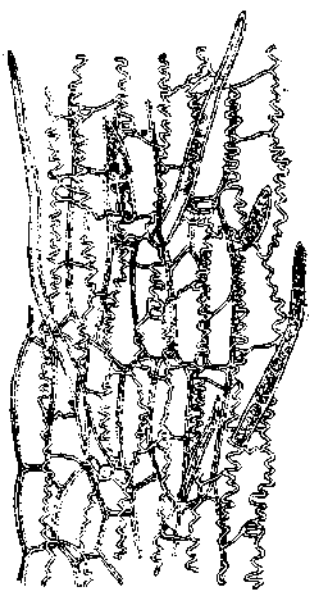


Рис. 17. Кожица (эпидермис) листа кукурузы (с волосками).

Не все клетки эпидермиса семени хлопчатника развивают длинные волоски. Значительная часть их образует короткие волоски (так называемый подпушок).

Из других ценных для человека волосков на семенах можно указать на волоски в плодах ваточника (Asclepias syriaca и др.). Они очень хрупки; целлюлозы в них содержится только 35%. Они не пригодны для выделки тканей, но могут применяться для набивки подушек и т. п.

Ж г у ч и е в о л о с к и крапивы (Urtica urens) носят специфический характер. У крапивы жгучие волоски одноклеточные, сильно вытянутые, имеющие наверху наклонное головчатое утолщение. Стенки волоска пропитаны углекислой известью, а в верхней части — кремнекислотой. Основание такого волоска, грушевидно расширенное, погружено в многоклеточный пьедестал. Волосок представляет живую клетку, клеточный сок которой ядовит вследствие наличия в нём особого фермента и муравьиной кислоты. Если задеть такой волосок, головка его отламывается. Острые окремнелые края надломленной верхушки наносят порез, в то же время ядовитый клеточный сок попадает на рану.

Существуют ж е л е з и с т ы е в о л о с к и, выделяющие секреты (эфирные масла и пр.). Мы рассмотрим их несколько дальше, в выделительной системе.

Корневые волоски будут рассмотрены в главе о корне, а нектарники — в главе о размножении.

Типичные клетки эпидермиса прерываются во многих местах **устьицами**. Устьица представляют собой узкие межклеточные щели, предназначенные для газового обмена и для испарения воды из растений. Щели образуются между двумя полулунными клетками, резко отличающимися от остальных клеток эпидермиса своей формой и присутствием значительного числа зелёных пластид. Полулунные клетки устьица называются **замыкающими клетками**. Иногда устьице более или менее глубоко погружено в ткань эпидермиса (у засухоустойчивых растений); чаще они лежат вровень с обычными клетками кожицы. Устьичная щель обеспечивает сообщение между внешней атмосферой и межклеточными ходами в листьях и зелёных стеблях. Щель ведёт в крупную **воздушную полость**, лежащую под ней и окружённую клетками основной ткани. Снаружи, над самой щелью, обычно имеется также небольшое пространство, ограниченное сверху встречными плёнчатыми выростами замыкающих клеток. Выросты принимают различную форму.

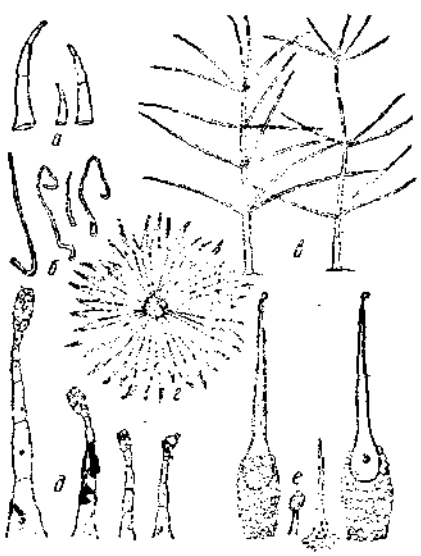


Рис. 18. Типы мёртвых и живых волосков кожицы

а — картофеля; *б* — яблони; *в* — коровяка (Verbascum); *г* — лоха (Elaegnus); *д* — железистые волоски табака; *е* — крапивы.

Устьица способны замыкаться и снова размыкаться, регулируя этими движениями испарение влаги из тканей. Замыкание устьиц прекращает связь межклеточников с наружной средой. Силой, которая управляет движением устьиц, является тургор замыкающих клеток. Дело в том, что стенки их со стороны устьичной щели сильно утолщены, в то время как противоположные стенки остаются тонкими. Когда замыкающие клетки насыщены водой, тонкие стенки дугообразно растягиваются и тянут за собой утолщённые стенки, которые приоткрывают щель. Поэтому, чем сильнее замыкающие клетки насыщены водой, тем шире открыта устьичная щель. Обыкновенно устьица закрыты в течение ночи (хотя далеко не у всех растений), открыты с рассвета и до полудня или несколько ранее, а затем в течение дня, в зависимости от погоды, от экологического типа растения, от наличия влаги и обеспеченности пищевыми материалами, состояние устьиц меняется. Следует иметь в виду, что и фотосинтез, и дыхание, и, особенно, испарение совершаются через устьица.

В большинстве случаев устьица в значительно большем количестве расположены на нижней стороне листа, чем на верхней. Это становится почти правилом, когда листья расположены в горизонтальной плоскости; на нижней стороне листа устьица не подвержены прямому действию солнечных лучей и меньше нагреваются; водяной пар, выходящий из устьиц, скопляется под «крышей» листа, насыщает влагой прослойки воздуха и ослабляет дальнейшее испарение из устьиц. Часто нижняя сторона листьев бывает опушена, и это ещё более умеряет испарение. Чаще устьица имеются только на нижней стороне листа, как у смородины, апельсина, крапивы, груши, берёзы, таволги (Filipendula ulmaria), рябины, чая, камелии и мн. др.

Если лист развивается в относительно вертикальном направлении, количество устьиц на обеих сторонах листа почти одинаково.

У водных растений, как кувшинка (Nymphaea alba), водяной лютик (Ranunculus aquaticus) и др., листья которых распростёрты на поверхности воды, устьица находятся только на верхней стороне листа.

Количество устьиц на единицу площади листа зависит не только от вида растения, от его экологического типа, но и от условий роста и развития в данном году. В среднем число устьиц на 1 *мм*² поверхности листа равно 100—300, но может достигать и тысячи. У клёна

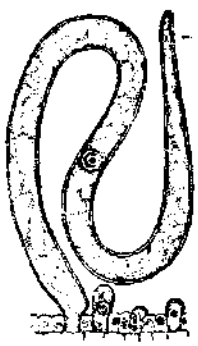


Рис. 19. Клетки эпидермиса развивающегося семени хлопчатника, многие из которых, вытягиваясь, превращаются впоследствии в целлюлозные волоски.

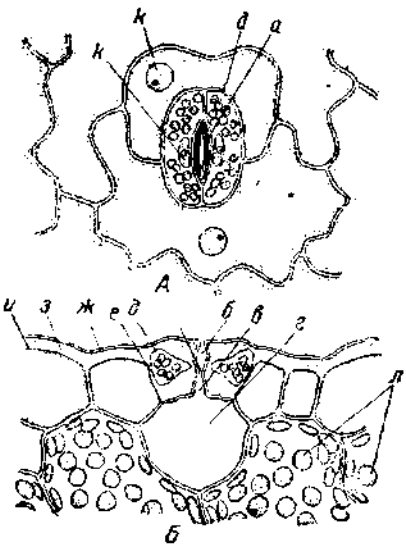


Рис. 20. Строение устьица в кожице тимьяна (Thymus serpyllum)

А — в плоскостном разрезе; *Б* — в поперечном к поверхности разрезе; *а* — устьичная щель; *б* — передний дворик; *в* — задний дворик; *г* — воздушная полость; *д* — замыкающие клетки с хлоропластами; *е* — тонкая стенка, обращённая к клеткам эпидермиса; *ж* — кутикула; *з* — кутикулярные слои; *и* — целлюлозный слой; *к* — ядра замыкающих и обыкновенных клеток кожицы; *л* — хлоропласты.

остролистного (Acer platanoides) на 1 *мм*² нижней стороны листа имеется 550 устьиц, у сирени — 330, у подсолнечника — 220, у капусты — 300, у очитка (Sedum acre) только 10—20.

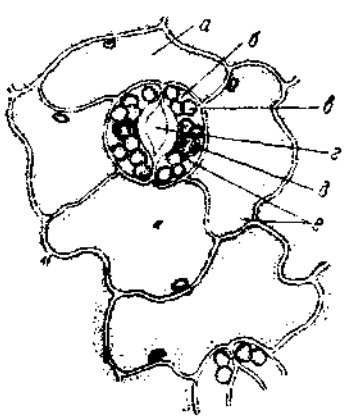


Рис. 22. Кожица листа

а — обычные клетки; *б* — замыкающие клетки; *в* — хлоропласты; *г* — устьичная щель; *д* — ядро; *е* — цитоплазма.

Рис. 21. Устьица кожицы листа на плоскостном разрезе *(А)* и на поперечном к поверхности разрезе *(Б)*

а — замыкающие клетки; *б* — устьичная щель; *в* — воздушная полость; *г* — кутикула; *д* — клетки основной ткани с хлоропластами; *е* — межклеточники.

Длина устьиц обыкновенно равна 20—40 микронам. Очень крупные устьица у эстрагона (Artemisia dracunculus) и др.

Общее количество устьиц на одном листе исчисляется сотнями тысяч и даже миллионами, как у капусты. В кроне большого дерева количество устьиц достигает десятков миллиардов.

Кроме устьиц, существующих для газообмена, есть ещё **водные устьица**, выводящие наружу капли жидкой воды из листьев. Она обыкновенно подводится к устьицам особыми водными желёзками, так называемыми **гидатодами**. Водные устьица имеют слабо дифференцированные, но крупные замыкающие клетки, и щель устьиц открывается широко. Расположены они на зубчиках и верхушках листьев многих растений. Их подстилает особая ткань, **эпитема**, состоящая из разрыхлённых паренхиматических клеток. К этой ткани подходят трахеиды, отдающие воду клеткам эпитемы (например, у листьев земляники, шиповника, чая и др.). У наперстянки (Digitalis purpurea) трахеиды подходят непосредственно к устьицам. У злаков выделение капель воды на листьях проростков происходит от разрыва ткани, а не от

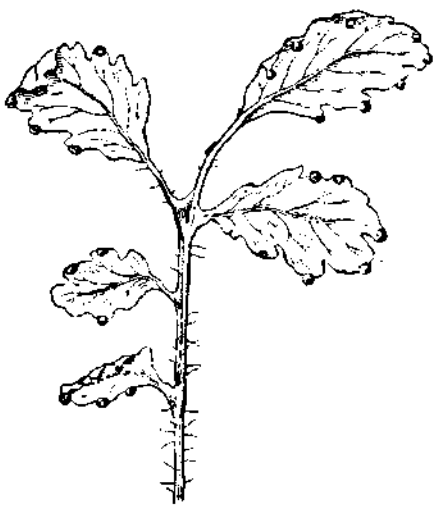


Рис. 23. Лист с капельками жидкости, выделяемой через водные устьица (гуттация).

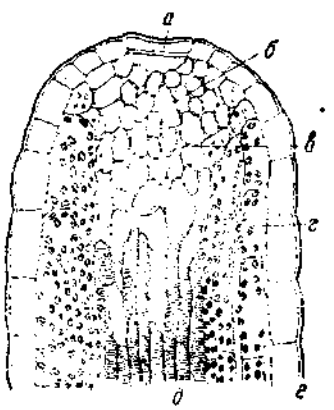


Рис. 24. Эпитема

а — водное устьице; *б* — клетки эпитемы; *в* — межклеточники; *г* — хлоренхима; *д* — трахеиды; *е* — внешняя стенка клетки кожицы.

наличия гидатод. Выделение капельножидкой воды через водные устьица (явление **гуттации**) происходит вследствие корневого давления (см. дальше).

Как обычное устьице, так и водное, возникают из одной материнской клетки кожицы. Образовавшиеся путём деления две дочерние полукруглые клетки слегка расходятся и дают межклеточную щель.

Вторичная покровная ткань. Клетки кожицы, под влиянием растяжения их растущими органами, остаются продолжительное время делящимися, а у некоторых растений, как, например, омела (Viscum album), эта способность клеток кожицы к делению удерживается на многие годы. Обыкновенно же эпидермис сохраняется от нескольких недель до нескольких месяцев и взамен него возникает новая, уже **вторичная** покровная ткань, называемая **пробковой тканью**. Для образования последней необходимо заложение специальной образовательной ткани (вторичной меристемы), которая появляется вследствие отмирания эпидермиса. Образовавшаяся вторичная меристема носит название **пробкового камбия**, или **феллогена**. Обыкновенно он состоит из одного слоя вытянутых в тангентальном направлении делящихся клеток. У большинства многолетних растений пробковый камбий образуется из паренхиматического субэпидермального (т. е. лежащего непосредственно под кожицей) слоя первичной коры (у берёзы, дуба, платана, клёна и др.). Он может образоваться также и из клеток самого эпидермиса (у яблони, груши, ивы, калины, олеандра и др.). Нередки случаи первого заложения пробкового камбия в более глубоких слоях первичной и даже

вторичной коры стебля. У белой акации (Robinia pseudacacia), у гледичии он образуется во втором или третьем слое первичной коры; у малины, смородины, барбариса, жёлтой акации (Caragana arborescens) — ещё глубже в первичной коре. Наконец, пробковый камбий сначала возникает во вторичной коре, как у спиреи (Spiraea opulifolia), чубушника (Philadelphus coronarius) и др. Повторные заложения его у деревьев всегда происходят во вторичной коре.

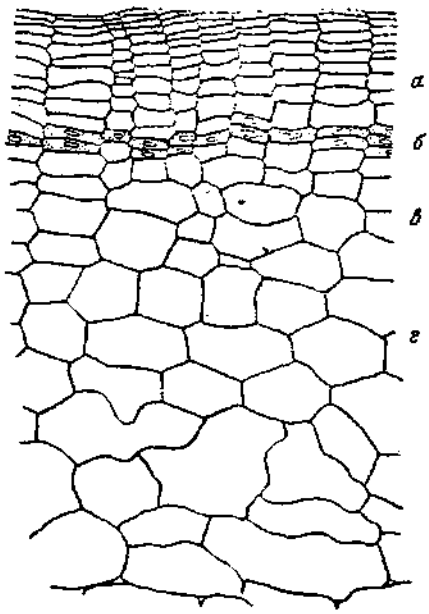


Рис. 25. Перидерма липы; ярко выраженная ярусность слоёв пробки; эпидермис целиком разрушился

а — пробка; *б* — пробковый камбий; *в* — феллодерма; *г* — первичная кора.

Таким образом, пробковый камбий возникает из клеток постоянных тканей (основной или кожицы), которые возвращают себе способность к делениям. Клетки его имеют густозернистую цитоплазму, стенки у них тонкие. Деление совершается преимущественно в тангентальном направлении, т. е. параллельно поверхности стебля. Откладываемые кнаружи дочерние клетки располагаются правильными радиальными рядами, тесно соприкасающимися, без межклеточников. Постепенно стенки их утолщаются, пропитываются суберином и пробковеют, а это влечёт за собой отмирание протопластов. Пробковые клетки мертвы. Полости клеток или пустые, как у пробкового дуба (Quercus suber), или заполняются дубильными, а чаще смолистыми выделениями, как у берёзы (белый бетулин, придающий стволам берёзы белый цвет).

Пробковый камбий работает двусторонне. Откладывая кнаружи слои клеток, превращающиеся в пробковую ткань, он обычно в небольшой мере откладывает внутрь стебля другие дочерние клетки, которые остаются живыми паренхимными, хлорофиллоносными, с типичными для основной ткани межклеточниками. Образующаяся таким образом ткань называется феллодермой. Совокупность клеток пробковой ткани, пробкового камбия и феллодермы носит название перидермы.

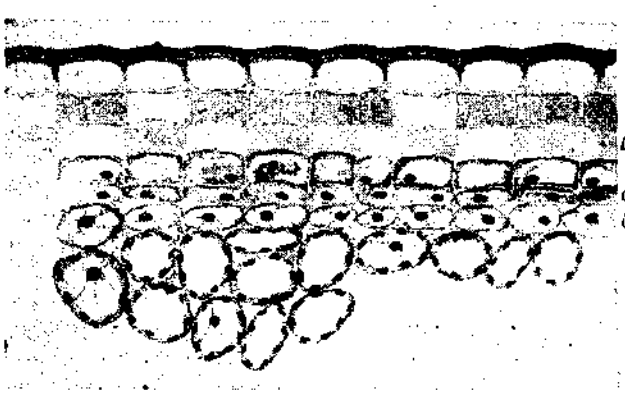


Рис. 26. Заложение пробкового камбия в коре

а — пробковый камбий; *б* — пробка; *в* — феллодерма.

Слои пробки, будучи мёртвыми, часто разрушаются и слущиваются, но взамен их появляются новые слои. У пробкового дуба пробковые слои не сбрасываются; из года в год они нарастают и образуют мощные чехлы на стволах и ветвях. Плантации пробкового дуба широко распространены в Португалии, Испании, Алжире. Раз в 10—15 лет пробку срезают

со стволов и используют как ценнейший продукт. Пробка не пропускает жидкость, газы, атмосферную пыль с микробами, поэтому она широко применяется во всех странах для укупорки бутылей; помимо этого, она плохой проводник тепла, электричества, звука, поэтому специально изготовляемые пробковые плиты используются как изоляционный материал в холодильниках, экспериментальных камерах и пр. При постройке самолётов пробка, как лёгкий изоляционный материал, широко используется. Из неё делают также спасательные пояса, так как полости в клетках пробки обусловливают её незначительный вес. В СССР на Дальнем Востоке растёт в диком виде амурское бархатное дерево (Phellodendron amurense), образующее слои пробки в несколько сантиметров толщины. Эта пробка годится для спасательных поясов, но не может служить укупорочным материалом. Пробковый дуб культивируется в СССР пока в небольших размерах на южном берегу Крыма и на Кавказе.

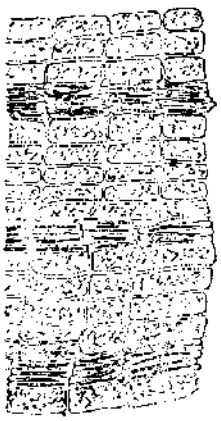


Рис. 27. Пробка стебля берёзы; широкие клетки с тонкими стенками, выполненные бетулином, чередуются с узкими толстостенными клетками.

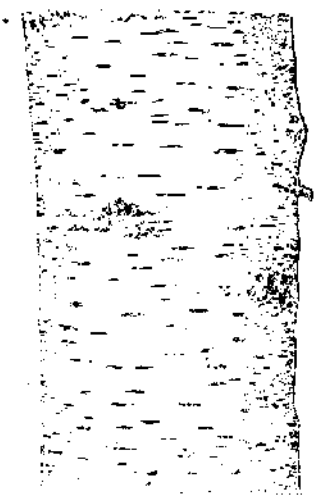


Рис. 28. Чечевички ствола берёзы (макроскопически).

Долговечность пробкового камбия неодинакова у разных растений. В редких случаях он, однажды заложившись, сохраняет жизнедеятельность в продолжение всей жизни дерева. Обычно же, просуществовав несколько месяцев, он отмирает, и тогда возникает новый слой пробкового камбия в более глубокой части коры; при этом все ткани, расположенные снаружи от него, изолируются новой пробкой и, не получая питания, омертвевают. Комплекс таких отмерших тканей, включающий старую пробку и слои основной ткани (вторичной коры), отделённые новой пробкой, называется к о р к о й. По существу, она является уже третичной покровной тканью, имеет нередко трещиноватый бугристый характер и отделяется либо жёсткими кусками, либо чешуйками, либо кольцами. Поэтому различают корку ч е ш у й ч а т у ю и корку к о л ь ц е о б р а з н у ю. Первая получается оттого, что пробковый камбий закладывается полосками, а вторая — оттого, что он закладывается полным кольцом (вернее, сплошной трубкой на стебле). Хороший пример кольцеобразной корки даёт вишня, особенно же эвкалипт, у которого пробковый камбий располагается правильной трубкой на значительном протяжении стебля; корка отделяется либо в виде сплошного чехла, либо, вследствие растрескивания в продольном направлении, она опадает лоскутами.

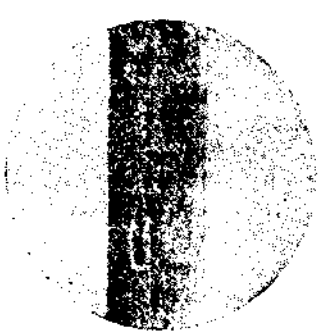


Рис. 29. Чечевичка ветки бузины (макроскопически).

Пробковая ткань возникает не только на стеблях, но и на корнях, а также иногда на плодах (у некоторых сортов яблони, граната и пр.), на клубнях (картофеля, топинамбура).

Часто можно наблюдать образование раневой пробки, после поранения живых тканей какого-либо органа растения. В прилежащих к ране слоях паренхимных клеток возникает вторичная меристема, образующая пробку, отграничивающую повреждённую ткань от здоровой.

Какова же судьба устьиц, существовавших в первичной покровной ткани (кожице)? На стебле их значительно меньше, чем на листьях. Под некоторыми из этих устьиц в коре обособляются группы клеток, в которых разрушается хлорофилл. Они разрастаются, срединные пластинки расслизняются, и клетки обособляются друг от друга, становятся шаровидными, пробковеют и заполняются воздухом. В дальнейшем эта ткань разрыхляется и даже как бы распадается на отдельные клетки или группы клеток, образуя массу межклеточников. К ним добавляются новые клетки, отделяемые особым пробковым камбием.

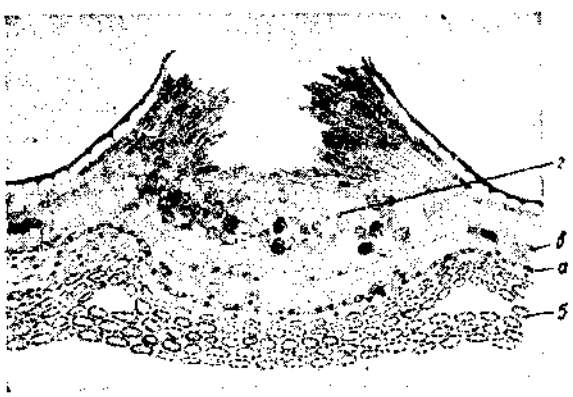


Рис. 30. Продольный разрез чечевички

а — пробковый камбий; *б* — феллодерма; *в* — пробка; *г* — выполняющие клетки.

Давлением всей разбухшей ткани изнутри на эпидермис образуется бугорок, кожица над ним разрывается и открывает отверстие. Бугорок с отверстием представляет собой так называемую чечевичку. Через такие чечевички на стеблях устанавливается газообмен между внутренними частями стебля (по межклеточным ходам) и внешней атмосферой. К зиме ткань чечевички обычно уплотняется.

Чечевички легко распознаются по бугоркам на ветках деревьев и кустарников. У берёзы они имеют вид узких поперечных полосок, ясно видимых на поверхности белых стволов. Сосна чечевичек не образует, и газообмен у неё достигается тем, что пробка на стволе прерывистая.

Проводящие ткани. Жизнь растения неразрывно связана с проведением и распределением питательных веществ и воды ко всем органам. Вода с растворёнными в ней веществами впитывается корнями, из корней через стебли проводится в листья (цветки и плоды), из листьев она в значительном количестве испаряется. С другой стороны, образующиеся в листьях органические вещества проводятся во все живые части растения, где они потребляются и перерабатываются в процессе роста и вообще жизнедеятельности клеток, а также откладываются про запас в виде резервных питательных веществ. Отбросы же попадают в особые межклеточные полости или в особые группы клеток.

Передвижение воды и питательных веществ совершается при посредстве проводящей ткани. Клетки последней характеризуются тем, что они

вытянуты в длину и имеют форму трубочек с более или менее широким диаметром.

Проводящие ткани могут быть разделены на два типа, характеризующиеся своим строением и функциями. Это — **сосуды и трахеиды**, служащие для проведения воды с минеральными веществами [1], и **ситовидные трубки с клетками-спутницами**, служащие для проведения продуктов ассимиляции.

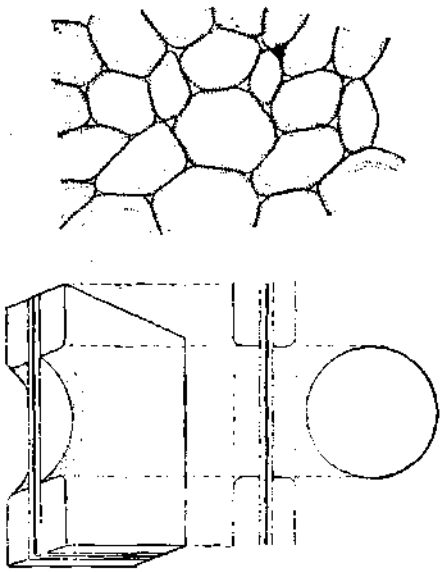


Рис. 31. Простые поры

наверху — общий вид ткани с простыми порами; внизу — вид простой поры с поверхности и в разрезе.

Сосуды, или трахеи, представляют собой соединения трубчатых клеток, во взрослом состоянии мёртвых, содержащих транзитную воду. Оболочка стенок этих клеток утолщена и одревеснела, но это одревеснение не охватывает всей поверхности клетки. Здесь имеет место чередование утолщённых и одревеснevших участков с оставшимися тонкими и неодревеснevшими частями первичной оболочки. Однако и они большей частью всё же одревеснevают. Протопласт таких клеток после изменения оболочек отмирает и разрушается.

Трубчатые клетки, называемые **члениками или сегментами сосуда**, соединяются вместе концами и составляют **сосуды**, или **трахеи**, различной длины. Последние располагаются в толще стебля и корня, составляя водопроводящую систему растения. Нередко членики сосуда имеют хвостообразные придатки. Сочленения трубчатых клеток носят разнообразный характер. Сочленение может быть горизонтальным, когда поперечные стенки

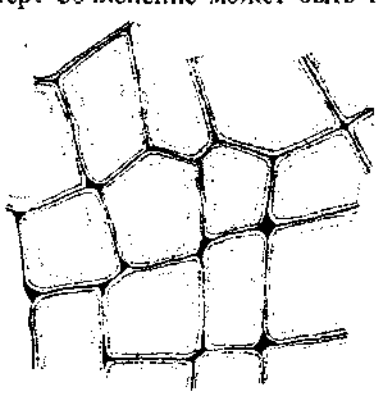


Рис. 32. Окаймлённые поры (общий вид).

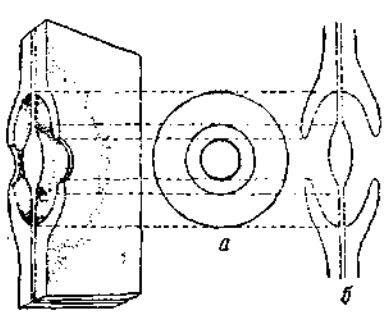


Рис. 33. Схема окаймлённой поры

а — вид с поверхности; *б* — в разрезе.

клеток горизонтальны, или скошенным под различным углом, если поперечные стенки косые.

---

[1] Трахеида — примитивная форма водопроводящих элементов. Очень важно познакомить студента с эволюционным развитием проводящих тканей, но это уместно лишь после ознакомления с систематикой растений. Об этом см. стр. 353.

Сами поперечные перегородки претерпевают изменения: они в центральной части сперва ослизняются, разбухают, а потом растворяются; ряд таких сквозных трубчатых клеток составляет длинную полую капиллярную трубку, сосуд. Иногда при растворении поперечных перегородок сохраняется только кольцевой ободок, обрамляющий крупный просвет, или же эти перегородки насквозь продырявливаются одним, либо несколькими, отверстиями.

Боковые стенки сосудов, как выше было отмечено, сильно утолщены, но утолщение не сплошное. Оно либо ленточное (спиральное и кольчатое), либо оставляет поры; через эти поры или промежутки между лентами диффундируют растворы. Утолщения покрывают внутренние стенки сосудов и носят различный скульптурный характер. Утолщение со стороны полости сосуда больше по своей площади, чем в месте их отхода от стенки, т. е. оно нависает над первичной оболочкой. Этим достигается не только экономия материала, но и увеличение всасывающей поверхности. (Рис. 37.)

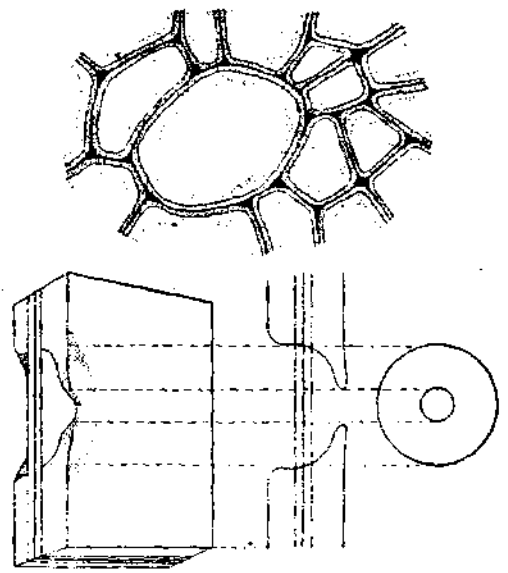


Рис. 34. Полуокаймлённые поры

А — общий вид ткани с полуокаймлёнными порами; *Б* — схема полуокаймлённой поры в разрезах.

Поры бывают простые, окаймлённые и полуокаймлённые. Простые поры часто имеют округлую форму. Простая пора является узким цилиндрическим каналом, проходящим в толще вторичной оболочки; один конец этого канала упирается в оставшуюся неутолщённой часть первичной оболочки, а другой выходит в полость клетки. В смежной клетке имеет место такая же картина, причём поры оказываются взаимно расположенными друг против друга и совпадающими. Этим обеспечивается боковая связь между проводящими клетками. Простые поры в сосудах и трахеидах отсутствуют. Они свойственны паренхиме, камбию и др. (Рис. 31.)

Окаймлённая пора характерна для сосудов и трахеид; она имеет сверху вид приплюснутого купола с отверстием в центре. Это отверстие, малого диаметра, ведёт в полушаровидную полость, плоское основание которой ограничено стенкой первичной оболочки, а выпуклая часть представлена вторичными утолщениями оболочки. Иными словами, вторичные утолщения в виде купола с отверстием в центре нависают над оставшимся неутолщённым участком первичной оболочки. В смежной клетке такая же картина, и поры при этом совпадают, т. е. приходятся одна против другой (в этом их смысл). Следовательно, каналы в окаймлённых порах двух смежных клеток составляют шаровидную полость, пересечённую по плоскости «экватора» срединной пластинкой. Срединная пластинка в трахеидах высших хвойных растений образует ещё особое утолщение, почти соответствующее по величине отверстию канала. Оно называется торусом. Торус, следовательно, проектирован на отверстие в нависающем своде вторичной оболочки. Окаймлённые поры у цветковых растений торуса не имеют. Роль торуса ясна. Он уподобляется двустороннему клапану. При разности давления в двух смежных клетках торус прижмётся к одному из отверстий в сводах и закупоривает канал поры (процесс этот

необратим). Через торус диффузия сильно замедляется. Пластинка, однако, не сплошная, а пронизана мельчайшими отверстиями. (Рис. 32.)

На продольном срезе, перпендикулярном к плоскости срединной пластинки, совпадающие окаймлённые поры имеют вид двух развилков, направленных устьями друг к другу. Эти развилки состоят из валиков вторичного утолщения, образующих своды над срединной пластинкой.

Полуокаймлённые поры образуются в стенке между сосудом (или трахеидой) и паренхимной клеткой; они имеют окаймление только со стороны сосуда (или трахеиды). Простые поры нередко имеют незначительные окаймления.

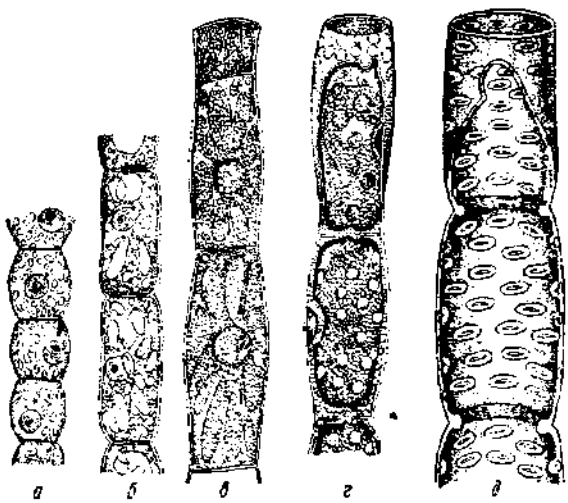


Рис. 35. Последовательное развитие точечного сосуда

а — клетки меристемы; *б*, *в* — образование прокамбиальных клеток; *г* — превращение их в членики сосуда (стенки утолщаются и одревесневаю; обозначаются поры; поперечные перегородки продырявливаются); *д* — сформировавшийся сосуд с окаймлёнными порами.

Различают следующие типы сосудов:

а) кольчатые, когда ленточные утолщения представлены в виде колец, повторяющихся в сосуде через то или иное расстояние; такие сосуды могут легко растягиваться, так как утолщённая площадь стенок невелика; эти сосуды свойственны молодым, ещё растущим органам;

б) спиральные, когда ленточное утолщение выстилает внутренние стенки сосуда в виде одной или нескольких спиралей, с большей или меньшей крутизной; спиральные утолщения также не препятствуют растяжению сосуда;

в) лестничные, когда утолщения носят характер поперечных выступов, чередующихся с неутолщёнными поперечными же прослойками первичной оболочки, так что получается форма лестницы; такие сосуды уже неспособны к растяжению;

г) сетчатые, когда утолщения имеют форму рельефных решёток, густых сеток, в просветах которых остаются неутолщённые места;

д) точечные сосуды имеют неутолщённые места лишь в виде мелких пор.

Русский учёный Роттерт установил эволюционную связь между всеми типами утолщений водопроводящих элементов. В последнее время Яценко-Хмелевский очень детально разработал теорию эволюционного развития трахеид и сосудов (см. стр. 354).

Кольчатые, спиральные и лестничные сосуды являются более примитивными по своей организации. Сетчатые и точечные появились в процессе эволюции позднее. Они возникают в тех или иных органах растения соответственно функциям, — например, в листьях не бывает сетчатых и точечных сосудов. Кольчатые и спиральные сосуды в индивидуальном росте растения появляются первыми и не препятствуют росту органов. В этом их значение.

Точечные и сетчатые сосуды являются более прочными, что необходимо ввиду их большого диаметра.

Сосуды по всей длине различны у разных растений. Наиболее длинные сплошные сосуды встречаются у лиан, где они достигают нескольких метров. Обычно же длина их колеблется от нескольких сантиметров до 1 *м*, редко

до 1,5 *м*. Поперечники сосудов имеют также различную величину. Крупные поперечники характерны для лиан, например, для винограда. Сосуды, достигнув определённой длины и замкнутые на концах, причленяются к следующим по длине органа сосудам.

Трахеиды являются водопроводящими клетками, не имеющими поперечно продырявленных перегородок. В отличие от сосудов, трахеиды представляют довольно длинные, узкие, прозенхимные клетки со скошенными и заострёнными или закруглёнными окончаниями.

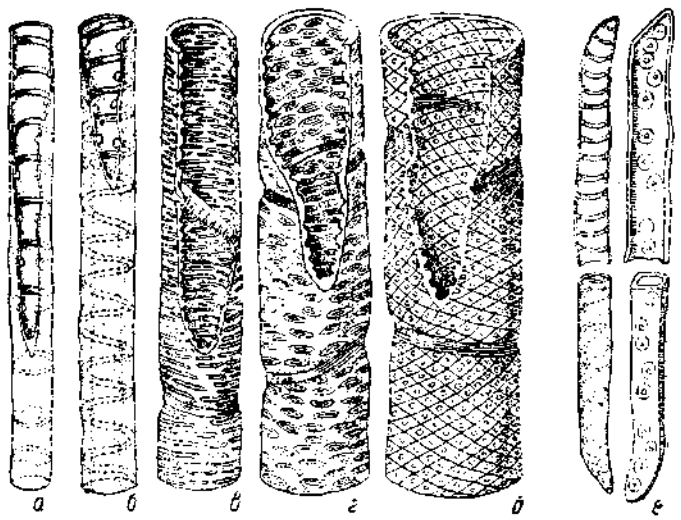


Рис. 36. Типы сосудов и трахеид

а — кольчатый сосуд; *б* — спиральный сосуд; *в* — лестничный; *г* — точечный; *д* — сетчатый; *е* — трахеиды.

Как и сосуды, трахеиды располагаются большей частью параллельно длине органа и характеризуются одревеснением и утолщением оболочек. Стенки трахеид обладают ленточными утолщениями или окаймлёнными неторусными или торусными порами. Поры могут быть округлыми, 4—6-угольными (см. стр. ...) или широкопоперечными, вследствие сплющивания клеток или в зависимости от примыкания их к другим видам тканей.

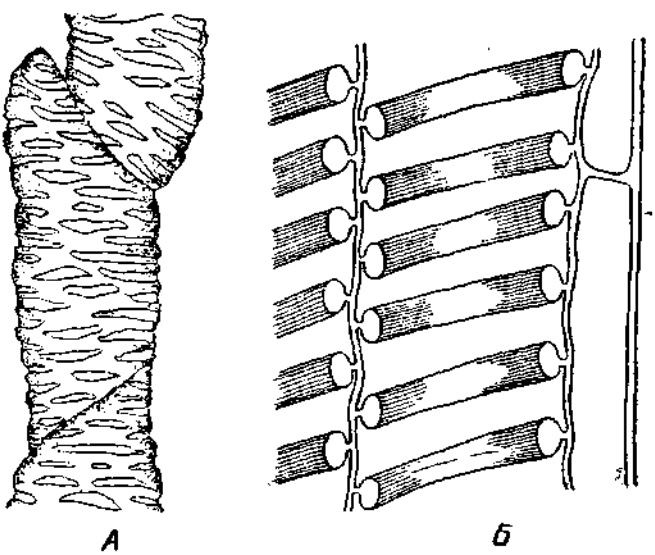


Рис. 37. *А* — способы соединения члеников в сосуды; *Б* — продольный разрез через кольчатый сосуд тыквы (Cucurbita pepo) (виден характер ленточных утолщений).

Трахеиды примыкают друг к другу; диффузная связь между ними поддерживается через промежутки между утолщениями или только через поры, поэтому передвижение воды в системе трахеид совершается медленно.

Прочные стенки трахеид позволяют им выполнять не только водопроводящие функции, но и механические. Часто они являются единственными элементами, придающими органу прочность. Так, например, у хвойных деревьев в древесине отсутствует специальная механическая ткань, и механическая прочность обеспечивается трахеидами.

Длина трахеид колеблется от десятых долей миллиметра до нескольких сантиметров.

Трахеиды встречаются у большинства видов сосудистых растений и преобладают в теле растения над сосудами. Однако у некоторых (например, клёнов, ясеней) во вторичной древесине трахеид нет. У голосеменных, в частности, хвойных растений, трахеиды иногда достигают большой длины; сосуды же у них обычно отсутствуют. Сосуды, как более совершенный проводящий тип, характерны для позднейших эволюционных групп цветковых растений (см. стр. 353).

И сосуды и трахеиды проводят не только воду с минеральными веществами, но весной и так называемую пасоку, т. е. растворы ферментированных запасных веществ.

Водопроводящая система окружена во всех органах паренхимой, т. е. живой тканью, с которой она находится во взаимодействии [1].

Сосуды недолговечны в своих функциях и через некоторое время превращаются в пустые трубки. Нередко пластинки пор, под давлением окружающей паренхимы, прогибаются внутрь сосуда и разрастаются, как пузыри, в его полости. Такие образования называются т и л л а м и. Тиллы одновременно от разных пор врастают в полость сосуда, и притом навстречу друг другу, закупоривая сосуды. В случае примыкания к сосудам клеток так называемых сердцевинных лучей тиллы образуются из этих клеток. Если в клетках паренхимы и сердцевинных лучей, прилегающих к сосудам, отложен запасный крахмал или крупные одиночные кристаллы, то и в тиллах обнаруживаются эти вещества.

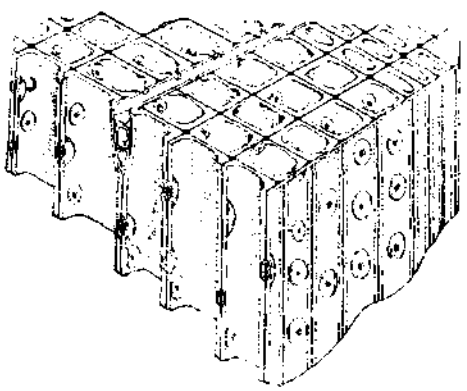


Рис. 38. Ткань из трахеид с окаймлёнными порами.

Тиллы могут возникать не только в сосудах, но иногда и в трахеидах; не только у древесных растений, но и в сосудах травянистых, как, например, у видов вьюнка, тыквы, щавеля и др. Количество тилл в общем характерно для определённых видов древесных растений. В старой части ствола дерева, в так называемой спелой древесине, тилл больше, чем в молодой древесине. Причины возникновения тилл остаются невыясненными. Интересно, что нанесение ран растению, особенно же спиливание стволов, вызывает появление многочисленных тилл в сосудах. Тиллы имеют большое значение в жизни дерева. Обилие тилл препятствует проникновению (через сосуды) микробов и нитей грибов, разрушающих древесину. Древесные породы, характеризующиеся большим количеством тилл, являются более водоупорными и поэтому предпочтительны для заготовки шпал, мостов, свай, бочек.

С и т о в и д н ы е или р е ш ё т ч а т ы е т р у б к и. В противоположность сосудам клетки ситовидных трубок не мёртвые, а живые; оболочки их, в начале тонкие, впоследствии постепенно утолщаются, но остаются целлюлозными и не древеснеют.

Ситовидные трубки служат для передвижения пластических веществ, т. е. продуктов ассимиляции, особенно белков и углеводов.

Ситовидные трубки составляются из ряда вытянутых в длину трубчатых клеток. Поперечные перегородки продырявливаются наподобие сита.

[1] Об этом см. в главе об органах.

Отдельные сита на перегородке носят название ситовидных пластинок.

Если перегородка горизонтальна, пластинка имеется в ней только одна, с крупными отверстиями. Если перегородка косая, на ней образуется несколько сит, с мелкими отверстиями. Пластинки нередко образуются также и на боковых стенках. Кроме того, на боковых стенках имеются простые поры. Благодаря продырявленности перегородок, содержимое отдельных клеток ситовидных трубок находится во взаимной связи, вследствие чего и осуществляется передвижение пластических веществ. Цитоплазма молодых ситовидных клеток находится в видимом движении, содержит особые белковые тельца и много углеводов. Обычно на рисунках её изображают в виде тяжей, тянущихся через отверстия в ситовидных пластинках. Однако эта картина свойственна лишь фиксированным (убитым) трубкам, в результате коагуляции белков. В живых ситовидных трубках тяжи через отверстия в ситовидных трубках — это лишь крупные плазмодесмы. По мнению некоторых, это — цитоплазматические трубочки, по которым проходит клеточный сок. У готовых ситовидных трубок цитоплазма занимает постенное положение, причём граница её с вакуолью в виде тонопласта исчезает. Путём изучения передвижения флуоресцина показана неразграниченность цитоплазмы от вакуоли. В стареющих ситовидных трубках цитоплазма уже не движется и не реагирует на плазмолиз. Остановка движения предшествует последующему постепенному распаду цитоплазмы.

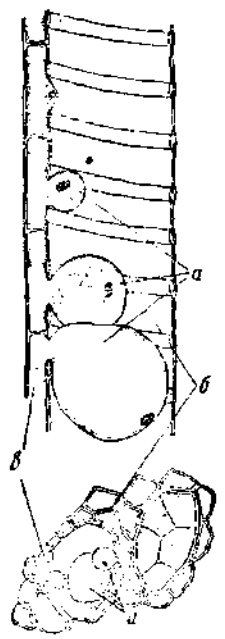


Рис. 39. Тиллы в сосудах ложной акации (Robinia pseudacacia) (продольный и поперечный разрезы сосуда)

а — тиллы; *б* — полости сосуда; *в* — окружающие сосуд паренхимные клетки.

Вакуоли содержат жидкий клеточный сок различной вязкости у разных растений, например, у однодольных вязкость меньше, чем у двудольных, у винограда значительно меньше, чем у тыквенных. В ситовидных трубках имеются лейкопласты, которые могут переходить в клеточный сок после исчезновения границы между цитоплазмой и вакуолью. Что касается ядра ситовидной трубки, то оно разрушается перед формированием последней.

Клетка ситовидной трубки у цветковых растений имеет на длинной стороне клетку-спутницу. Хвойные растения и некоторые цветковые (например, картофель) не имеют их. В молодом возрасте в ситовидной клетке появляется перегородка, тянущаяся от пластинки к пластинке через всю клетку и отделяющая клетку-спутницу в виде сегмента. Клетка-спутница (их бывает две и более, и притом с двух сторон) имеет густую цитоплазму и легко различимое ядро. Связь с трубкой обеспечивается многочисленными плазмодесмами. Роль спутниц не выяснена.

Ситовидные трубки обыкновенно расположены пучками и следуют в своём направлении сосудам.

Длина ситовидных клеток колеблется от десятых долей миллиметра до 2 *мм*. Как и сосуды, они наиболее длинны у лиан (лазающих и вьющихся растений). Поперечник не превышает сотых долей миллиметра. Долговечность ситовидной трубки также различна.

У деревьев ситовидные трубки на зиму закупориваются. Ситовидные пластинки в них превращаются в так называемое мозолистое тело, и трубка перестаёт функционировать. Отложения, из которых образуется мозолистое тело, состоит из особого углеводного вещества — каллёзы; крахмал в ситовидных трубках при образовании каллёзы исчезает. Весной у некоторых деревьев мозолистые тела рассасываются, и ситовидные трубки возоб-

новляют свою деятельность. Обычно, однако, они отмирают; взамен их функционируют новые трубки. Часто они отмирают и среди лета, заменяясь молодыми трубками.

Пока трубки живы, они, благодаря тургору своих клеток, противостоят давлению на них со всех сторон; но когда протопласты в них отмирают, клетки сплющиваются (облитерируются).

Как и сосуды, ситовидные трубки окружены паренхимой и имеют с ней тесную связь. От неё они получают и затем видоизменяют продукты ассимиляции.

Млечники. У многих покрытосеменных (цветковых) растений существует в органах особая система млечников. Широко известны такие растения с млечным соком, как снотворный мак, латук, молочай, одуванчик, инжир и др. Этот сок вырабатывается в особых клетках. Существует два типа млечников:

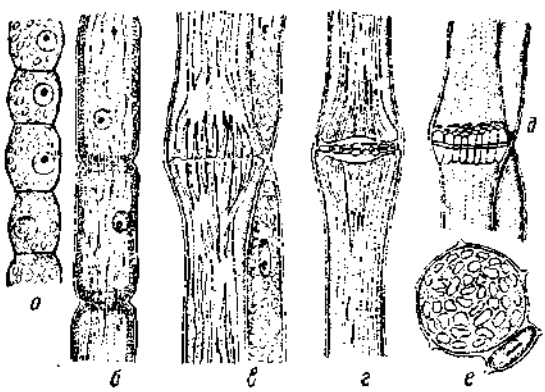


Рис. 40. Возникновение ситовидных трубок из клеток меристемы

а — клетки меристемы; *б* — клетки прокамбия (в фиксированном состоянии); *в* — ситовидные трубки с клетками-спутницами (в фиксированном состоянии); *г* — заростание ситовидной пластинки; *д* — мозолистое тело; *е* — ситовидная пластинка и клетка-спутница в поперечном разрезе.

а) Членистые млечники, образующиеся из отдельных живых, вытянутых в длину, цилиндрических клеток, которые располагаются в продольный ряд; разделяющие их поперечные перегородки растворяются и тогда получаются сплошные трубчатые сосуды. Подобные ряды млечников пронизывают основную паренхимную ткань в органах растения и, разветвляясь, смыкаются с другими подобными же млечниками. До растворения поперечных перегородок в каждой клетке были самостоятельные органоиды (цитоплазма, ядро, лейкопласты). После возникновения единой сосудистой млечной системы цитоплазма с большим числом ядер выстилает стенки всей системы, а клеточный сок составляет основное содержимое млечников и носит название латекса.

К растениям с членистыми млечниками относятся представители семейств сложноцветных, маковых, колокольчиковых, вьюнковых и др.

б) Нечленистые млечники имеют иное происхождение. Одна или несколько млечных многоядерных клеток заложены ещё в зародыше семени. С развитием проростков эти млечные клетки разрастаются вместе с органами, разветвляются в основной ткани (паренхиме) и пронизывают тело растения от корня до верхушек. Этих клеток немного, и они всегда остаются самостоятельными, не соединяясь между собой. Такие гигантски разросшиеся млечные клетки являются феноменами, так как длина их достигает нескольких метров и более.

К растениям с нечленистыми млечниками относятся представители семейств молочайных, кутровых, ластовневых, крапивных и др. Однако такие мировые каучуконосные растения, как бразильская хевея (Hevea) и манихот (Manihot), относящиеся к семейству молочайных, имеют членистые млечники.

Латекс у обеих категорий млечников является клеточным соком и имеет большей частью молочный цвет (откуда и его название). Известны, однако, растения с жёлтым соком (у чистотела), красноватым или синеватым, что зависит от соответствующих пигментов, присутствующих в нём. Белый же цвет

латекса объясняется тем, что он представляет собой эмульсию (т. е. смесь несмешивающихся между собой жидкостей). Латекс можно причислить и к суспензиям, т. е. к жидкостям, в которых взвешены твёрдые частички веществ. Консистенция латекса бывает различной, от жидкой до густой, вязкой; воды 50—80%. В нём растворены различные сахара, инулин, белки, дубильные вещества, глюкозиды, алкалоиды, минеральные соединения и пр. Капли эмульсии состоят из жира, бальзамов, каучука, гутты и пр. Крахмальные зёрна специфической формы присутствуют в нечленистых млечниках.

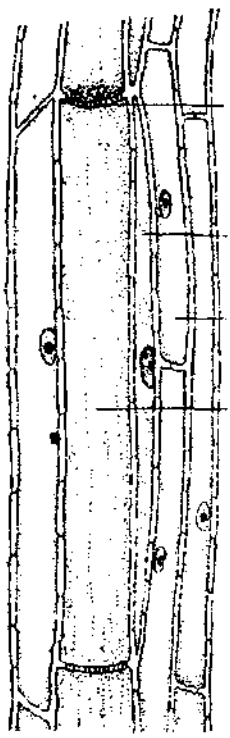


Рис. 41. Ситовидная трубка тыквы

а — ситовидная пластинка; *б* — сопровождающая клетка (клетка-спутница); *в* — клетки флоэмной паренхимы; *г* — протопласт.

Наиболее интересными и ценными для человека частями латекса являются каучук и гуттаперча. Каучук находится в латексе в мелкораздроблённом состоянии, в виде так называемых глобул. В одном кубическом сантиметре латекса насчитывают сотни миллиардов частиц каучука, величина которых колеблется в пределах от десятых долей микрона до нескольких микронов. Глобулы каучука имеют разнообразную форму: шаровидную, палочковидную, булавовидную и пр. На протяжении жизненного цикла растения глобулы у некоторых растений меняют свою форму, и однако форма глобул в том или ином возрасте растения служит хорошим диагностическим признаком.

В химическом отношении каучук относится к углеводородам и имеет элементарную формулу $(C_5H_8)n$. Молекула его очень длинная и состоит из остатков изопрена (C_5H_8); множитель *n* показывает неопределённое число этих остатков, связанных в молекуле. Каучук образуется лишь у двудольных растений, и необязательно только в латексе млечников. Известен ещё месекретный каучук, в виде капель или крупных комков, появляющийся в цитоплазме зелёных клеток листа или стебля (например, у ваточника). Эти капли всегда окружены цитоплазматической плёнкой («тонопластом»). Наконец, каучук в виде шариков, обыкновенно в смеси со смолами, встречается в незелёных паренхимных клетках коры, сердцевинных лучей и сердцевины стеблей и корней (например, у гваюлы).

Рис. 42. Млечники в корне одуванчика среди основной ткани.

Биологическая роль каучука в растении не выяснена. Одни исследователи считают каучук экскретом (отбросом), другие доказывают, что он мобилизуется растением в известный период как запасное вещество.

Наличие в млечниках продуктов ассимиляции, как белки, углеводы, жиры, заставляют многих исследователей считать млечники проводящей тканью, подобно ситовидным трубкам, тем более что при наличии млечников ситовидные трубки немногочисленны. Более того, в проводящих пучках снотворного мака ситовидные трубки отсутствуют. Присутствие в млечниках конечных продуктов обмена веществ, как смолы, гумми и т. д., позволяет относить млечники и к выделительной системе.

В латексе млечников у очень многих растений обнаруживают весьма опасных паразитов из класса неокрашенных жгутиковых организмов, которые попадают туда из слюнных желез сосущих насекомых. Довольно широко распространены в млечном соке трипанозомы, передающиеся человеку и животным. Паразиты млечного сока гибельно влияют и на растение.

Млечники часто недолговечны. Достигнув определённого возраста, они отмирают, сплющиваются; латекс в них коагулирует, каучуковые глобулы слипаются и образуют сырую массу затвердевшего каучука (у каучуконосов), т. е. тот натуральный сырьевой продукт, который столь широко используется в резиновой промышленности.

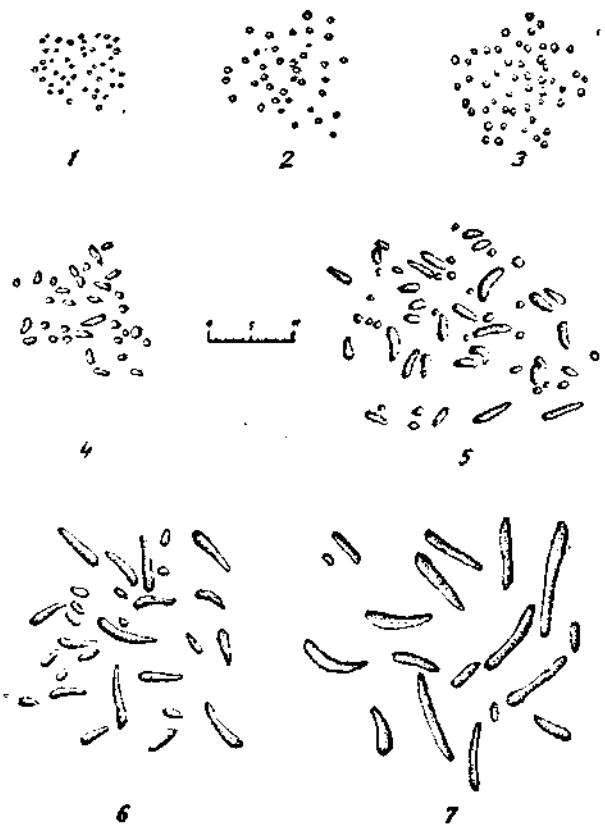


Рис. 43. Изменения величины глобул в млечном соке кок-сагыза в течение вегетационного периода

1 — трёх-, четырёхнедельные; *2* — четырёх-, шестинедельные; *3* — двухмесячные; *4* — трёхмесячные; *5* — четырёх-, пятимесячные; *6* — шестимесячные; *7* — многолетние.

Впервые сырьевой каучук был обнаружен европейцами у индейцев в бассейне р. Амазонки, в XVII веке. Индейцы добывали его из тропического лесного дерева Hevea brasiliensis, относящегося к семейству молочайных. Только в 1876 г. семена бразильской хевеи были доставлены в Европу, откуда перевезены на остров Цейлон и на Малаккский полуостров. Ныне основными центрами культуры хевеи являются Малайя и Индонезия. Перед второй мировой войной площадь под каучуконосными растениями на земном шаре достигла почти 3 млн. *га*.

В СССР каучуконосные растения являются не древесными, а травянистыми, однако получаемый из них каучук относится к высококачественным натуральным каучукам. Установление каучуконосных растений промышленного значения среди травянистых растений, притом в умеренных широтах, является крупным открытием советской науки.

Гуттаперча (или гутта) представляет собой, как и коагулированный каучук, свернувшийся млечный сок растений. По химическому составу близка к каучуку, и принадлежит к углеводородам.

Получается гутта из различных тропических растений семейства Sapotaceae, в особенности из дерева Palaquium gutta, произрастающего на Малаккском полуострове и на острове Сингапур. В СССР превосходная гутта получается из корней дикорастущего кустарника бересклета бородавчатого (Euonymus verrucosa), а также из акклиматизированного во влажных субтропиках китайского гуттаперчевого дерева эйкоммии.

Особенностями гуттаперчи, делающими её ценным продуктом, является чрезвычайно сильная сопротивляемость прохождению электрического тока и сопротивляемость солёной воде. Её используют поэтому для изоляции электрических проводов, для предохранения подводных кабелей от разруша-

ющего действия морской воды и, кроме того, для приготовления медицинских инструментов, компрессной бумаги и в качестве лучшего клея для изготовления обуви.

Механические ткани. Растение не имеет скелета, который помогал бы ему противостоять действию тяжести собственных органов (ветвей, листьев, цветков, плодов и пр.), а также действию ветра, дождя, снега и т. п. Кроме того, ввиду отсутствия нервной системы, оно не может быстро мобилизовать (как это делают животные) мускульное сопротивление порывам бури и разным другим давлениям и нагрузкам. Однако растение успешно противостоит этим нагрузкам. Необходимую ему прочность даёт комплекс всех тканей. Растение в его целом можно рассматривать, как природное сооружение, существующее благодаря целесообразным принципам его строения.

Значительная прочность у растения достигается прежде всего тургором живых клеток и тканей. Большую роль в прочности сооружения растений исполняют механические ткани.

Высшие растения всю жизнь проводят на одном месте. Форма тела растений, в особенности деревьев, представляет значительную по площади поверхность. Оснастка этой поверхности в виде мощной кроны должна оказывать сопротивление бурям, ливням, граду, снегу и пр. в течение десятков и сотен лет жизни. Давление самой кроны на ствол дерева представляет постоянно действующую силу, меняющуюся в напряжении давления в зависимости от количества ветвей, листьев и плодов; к этому надо добавить неожиданные нагрузки от ударов дождя, града, от снеговала и т. п.

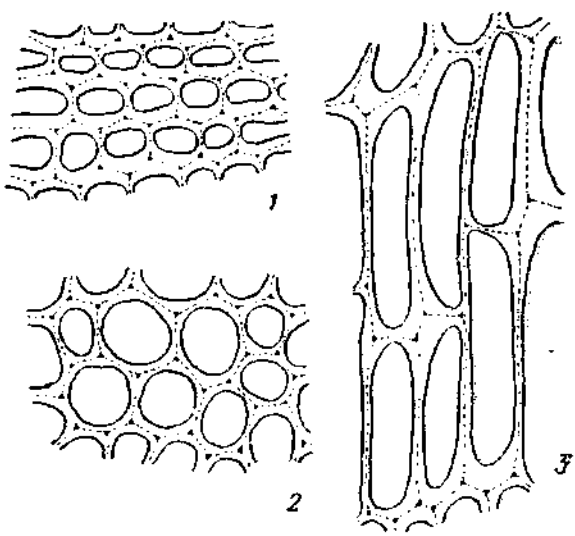


Рис. 44. Колленхима

1 — пластинчатая колленхима стебля мытника (Pedicularis comosa) (поперечный срез); *2* — уголковая колленхима стебля щавелька (Rumex acetosella) (поперечный срез); *3* — продольный срез уголковой колленхимы.

Обычно считают, что функции сопротивления всем видам давления и нагрузки у растений выполняют лишь специальные механические ткани, так называемый стереом растения, всё же остальные ткани специализированы на другие цели. Между тем прочность органов растения зависит не только от механических тканей, но и от всей массы остальных тканей. Прочность растения зависит от распределения в нём материалов, обеспечивающих его, как целое сооружение. Растение можно сравнить во многих случаях с железобетонным сооружением (Раздорский). Последнее состоит из железного каркаса (арматуры), вокруг и в промежутках которого размещают основную массу (бетон). Каркас, погружённый в массу бетона, играет роль скелета, скрепителя бетонных материалов. Комплекс механических тканей (арматура растения) уподобляется каркасу, находящемуся в массе основной, проводящей и других тканей.

Все механические ткани у растений характеризуются утолщением клеточных стенок. Различают три типа механических тканей: колленхиму, склеренхиму и каменистые клетки (склереиды).

1. Колленхима характеризуется тем, что оболочка её клеток утолщается не на всей поверхности, а лишь в определённых частях её. Это утол-

щение происходит или в углах клеток, отчего получается уголковая колленхима, или утолщаются тангентальные стенки, тогда как радиальные стенки остаются тонкими (пластинчатая колленхима). Эти утолщения состоят из последовательно накладывающихся тонких слоёв чистой целлюлозы и в смеси с пектиновыми веществами, без всякой примеси лигнина.

Клетки достигают 2 *мм* длины; по форме они варьируют от паренхимного до прозенхимного типа (но без заострённых концов). Колленхима имеет значительно меньшую способность к сопротивлению силе растяжения, чем лубяные волокна. Клетки её остаются живыми, нередко хлорофиллоносными и не препятствуют росту органов. Напротив, колленхима всегда связана с участками роста, не препятствуя ему и вместе с тем укрепляя орган. Способность колленхимы к растяжению уменьшается с возрастом её на данном участке стебля или черешка листа. После образования вторичной покровной ткани на стеблях колленхима обычно сбрасывается вместе с первичной корой.

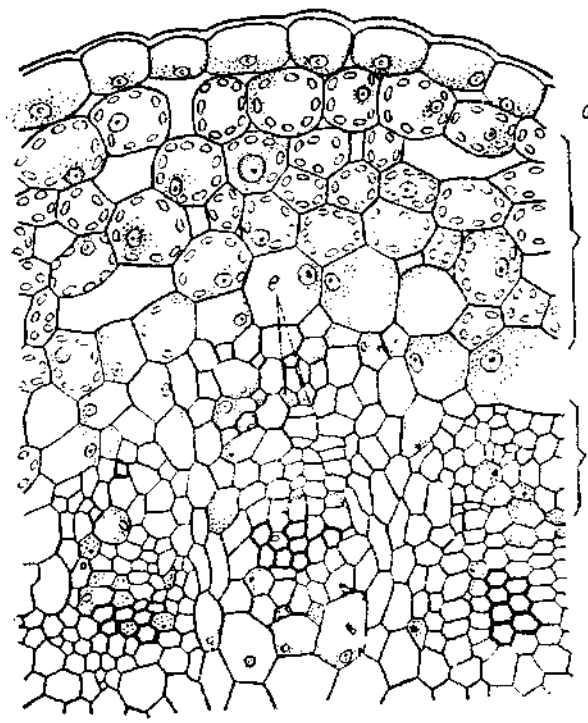


Рис. 45. Поперечный разрез верхушки стебля льна (Linum perenne) (по Исау) на расстоянии 1—2 *мм* от верхушки

а — кожица; *б* — кора; *в* — эндодерма; *г* — первичная флоэма; *д* — первичная ксилема; *е* — ситовидные трубки.

Колленхима встречается обыкновенно под эпидермисом и чаще всего у двудольных растений. Находится главным образом в периферических частях первичной коры стебля, в черешках листа (у тыквенных растений и др.), в листовых подушечках, в стеблевых узлах злаков, и крайне редко встречается в корнях. Клетки с колленхиматическим утолщением стенок имеются в корне свёклы, капусты и некоторых других.

Из лубяных растений колленхима имеется в стеблях конопли, рами, у льна же её нет. Так как она чаще располагается под кожицей, то сильно мешает проникновению воды внутрь коры во время мочки стеблей конопли, вследствие чего отделение лубяных волокон затрудняется. Наоборот, лён, не имея колленхимы, размокает легко. Сильное развитие колленхимы часто приводит к образованию продольных (гранистых) твёрдых выступов на стебле, как у тыквы, у представителей семейства губоцветных (Labiatae) с их характерными четырёхгранными стеблями, у некоторых мареновых (Rubiaceae) и др. Раздорский относит колленхиму к «пружинным» механическим тканям.

2. Склеренхима является наиболее важной для растения тканью прочности. Она представлена толстостенными прозенхимными клетками, иногда очень большой длины, в отдельных случаях почти до полуметра. Поры малочисленны, небольшого размера, щелевидные, косые; межклеточники отсутствуют вследствие заполнения их сильно склеивающими пектиновыми веществами, которые чаще всего одревесневаются.

Склеренхима бывает первичная и вторичная. Первичная склеренхима находится либо в виде отдельных тяжей из склеренхимных клеток в основной ткани (волокон первичной склеренхимы), либо в виде сплошных цилиндров из склеренхимной ткани, а также в виде склеренхимных обкладок проводящих пучков, предназначенных для укрепления последних.

Вторичная склеренхима образуется во вторичной коре [1] и во вторичной древесине [2].

Происхождение первичной и вторичной склеренхим различное [3]. Первичная возникает из прокамбия (особой меристематической ткани), из перицикла, или из основной ткани первичной коры и проводящих пучков. Вторичная склеренхима образуется из камбия (также меристематической ткани).

Классификация вариантов склеренхимы до сих пор не установлена вследствие хотя и многолетней, но малой и противоречивой изученности их. Обычно склеренхиму разделяют на лубяные волокна, которые размещаются в коре органов, и либриформ (или древесинные волокна), который откладывается во вторичной древесине. Лубяные волокна бывают первичного и вторичного происхождения.

Лубяные волокна представлены в массе основной ткани вегетативных органов или в виде тяжей, или в виде цилиндра. Каждый тяж представляет лубяной пучок. Последний состоит из отдельных лубяных клеток, которым в технике присвоено название элементарного волокна.

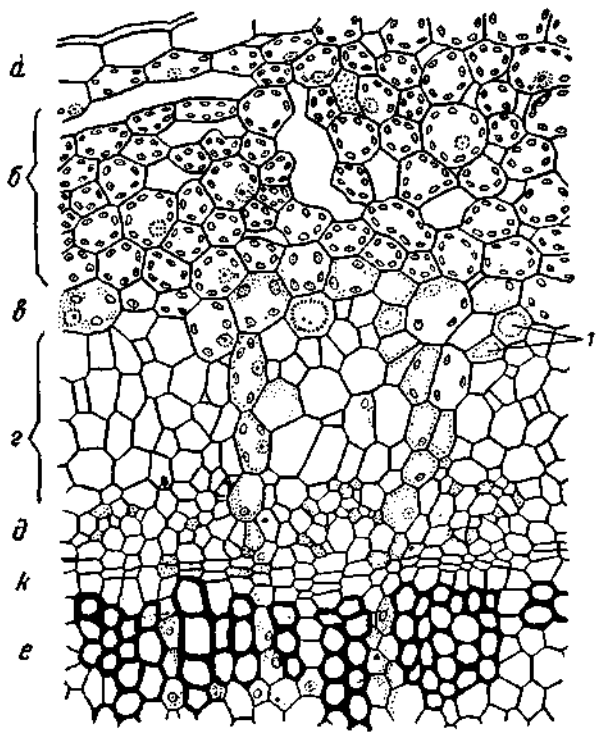


Рис. 46. Поперечный разрез стебля льна (Linum perenne) (по Исау) на расстоянии 4—5 *мм* от верхушки: первичная флоэма после облитерации ситовидных трубок превратилась в первичную склеренхиму («лубяные волокна»). На периферии началось вторичное утолщение стенок волокон

а — кожица; *б* — кора; *в* — эндодерма; *г* — постепенное превращение первичной флоэмы в склеренхиму; *д* — вторичная флоэма; *к* — камбий; *е* — вторичная ксилема; *ж* — вторичное утолщение стенок волокна.

Клетка из лубяного тяжа имеет специфическую прозенхимную форму у каждого вида растения. Иногда лишь концы хотя и суживаются, но остаются тупыми, как у крапивы, или даже лопатчатыми, как у рами (Boehmeria nivea). У льна конец лубяной клетки имеет заострённую форму, у конопли концы клеток несколько булавовидные или ветвистые, у кенафа зубчатые и т. д. При очень небольшом поперечнике, лубяные клетки имеют различную длину.

[1] О вторичной коре см. в главе о стебле.
[2] О вторичной древесине см. там же.
[3] Возникновение этих вариантов первичной склеренхимы см. в главе о стебле.

Название растения	Длина (в *мм*)	Диаметр μ	Название растения	Длина (в *мм*)	Диаметр μ
Лён	4—60	12—37	Кенаф	4—12	20—41
Конопля	8—40	16—32	Джут	8—41	10—20
Кендырь	2—55 (140)[1]	16—50	Новозеландский лён (Phormium tenax)	25—56	8—19
Рами	5—350 (420)[1]	—			
Крапива	4,5—55	20—70			

Коэфициент прозенхимности (отношение длины к ширине) у льна равен в среднем 1 000, конопли — 750, кенафа — 150, а у рами — свыше 2 000.

Лубяные волокна льна, конопли, джута и др., локализованные на периферии стеблей, образуются из перицикла или прокамбия. Во время роста этой склеренхимной (лубяной) клетки льна ядро её делится, однако цитокинеза не происходит, поэтому клетка до отмирания протопласта оказывается многоядерной. Клеточная оболочка настолько утолщается, что полость клетки сводится лишь к узкому каналу, который в заострённых окончаниях волокон может совсем исчезать. На поперечном срезе волокно, следовательно, имеет вид очень толстого кольца с точечным просветом в центре. Форма поперечника клетки очень разнообразна: округло-изодиаметрическая, широкоовальная, многогранная и т. п. Чем меньше просвет канала, тем тяжелее волокно и меньше его спадаемость (см. рис. 136—139).

Соединяясь друг с другом по длине, лубяные клетки образуют лубяной пучок, который называется в практике техническим волокном. Клетки тесно соединяются в лубяные пучки благодаря большой площади сцепления, обусловленного заклиниванием каждой клетки между соседними (скользящий рост клеток). Различные формы окончаний клеток способствуют заякориванию их. Склеивающим веществом служат пектины. Пучки, в свою очередь, тесно сплетаются друг с другом и образуют называемый в практике растениеводства толстостенный луб. Прочность и сырьевое качество технического волокна зависят, между прочим, от степени сцепления лубяных клеток между собой и плотности соединения их в пучки. Длина волокна в текстильной промышленности имеет большое значение, так как соответственно длине конструируют типы машин для длинного или короткого прядения. Ткани из длинных, тонких и извитых волокон имеют бо́льшую прочность. Тонких волокон укладывается больше на единицу площади.

Поры в лубяных клетках имеются в незначительном количестве и в виде щелей, обнаруживающих на продольных срезах косое направление, а на поперечнике — радиальное.

Поперечные срезы волокна показывают концентрическую слоистость оболочки, наподобие последовательно надетых друг на друга чехлов. Пользуясь микроманипулятором [2], введя его иглу в канал клетки, можно вытолкнуть эти концентрические слои.

Слоистость объясняется чередованием слоёв с различным содержанием целлюлозы, гемицеллюлозы и пектинов. У некоторых лубяных растений, как конопля, слоистость выступает отчётливо. Число слоёв доходит до ста и более.

---

[1] В единичных случаях.

[2] Микроманипулятор — прибор, дающий возможность производить операции над отдельными клетками и частями клеток. Острые концы стеклянных игл этого прибора имеют толщину не более тысячной доли миллиметра, т. е. одного микрона. Они меньше клеток и видимы только под микроскопом. При помощи микроманипулятора клетку можно захватить, расчленить и т. п.

В каждом слое фибриллы завиваются по оси волокна спирально в одну сторону, причём в следующем слое направление фибрилл может носить обратный характер. Сами фибриллы состоят из сгруппированных молекул целлюлозы. Определённое расположение молекул имеет значение для таких свойств, как сопротивление разрыву, эластичность и пр. У льна, например, молекулы в фибриллах ориентированы в таком направлении, что обеспечивают сопротивление разрыву подобно лучшей стали.

Всё вместе взятое, т. е. сильное утолщение стенок лубяного волокна, малое число пор, спиральное расположение фибрилл в слоях и параллельное расположение молекул в фибриллах, создаёт необыкновенную прочность лубяного волокна. Кроме того, лубяные волокна способны выдерживать значительное растяжение благодаря тому, что они состоят из целлюлозы иногда в чистом виде, без примесей. Чаще они инкрустированы в различной степени лигнином. Специальные измерения, выполненные на вырезанных из свежих растений волокнах, показали, что предел упругости, т. е. предельный размер груза, который данное волокно может выдержать, не переступая через границу его эластичности, является чрезвычайно высоким. Предел упругости материала клеточных стенок склеренхимных волокон из обкладок при первичных проводящих пучках у живых свежих стеблей достигает, по Раздорскому, 27,4 (у подсолнечника) и даже 37,4 (у девясила, Inula) *кг* на 1 *мм*², тогда как этот показатель для строительной стали равен 20 *кг* на 1 *мм*². Едва ли волокна льна, рами и других текстильных растений уступают названным растениям; при этом растяжимость («вытяжка») до предела упругости у волокон очень значительна: у только что названных растений она достигает 8—13 на 1 000 (а у строительной стали всего лишь 1 на 1 000). Следствием высокого предела упругости и вытяжки является то, что у растительных волокон очень высоко так называемое живое сопротивление, характеризующее способность материала выносить (без разрушений и без остающихся деформаций) воздействие ударов (динамической нагрузки): для названных волокон этот показатель составляет в среднем 11,1 и 24,5 *кг см* на 1 *см*² (у строительной стали 1, у каучука 20 *кг см*/*см*²). Надо ещё отметить, что у строительной стали после перехода за предел упругости появляются сильные остающиеся деформации (выражающиеся в удлинении и местных сужениях). При напряжении в 36—43 *кг* на 1 *мм*² строительной стали происходит уже разрыв, тогда как у приведённых выше растительных объектов предел упругости совпадает с разрушающим напряжением (так называемым временным сопротивлением); иначе говоря, материал вполне упруг до разрушения. (Раздорский).

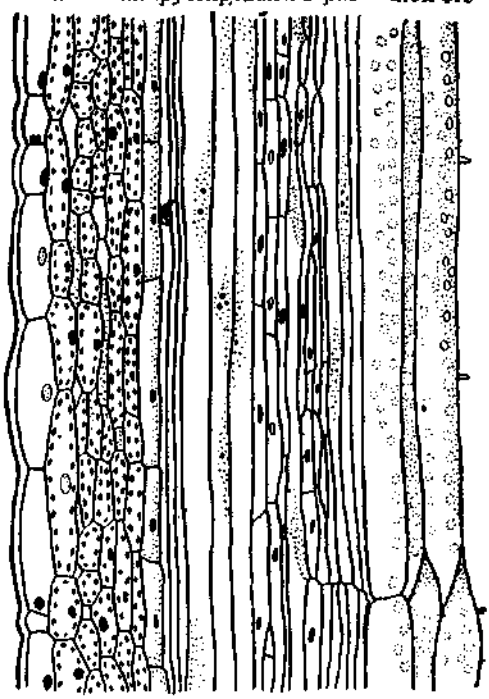


Рис. 47. Продольный разрез стебля льна (Linum perenne), на том же уровне, что и на рис. 45. Молодые лубяные волокна многоядерны

а — кожица; *б* — кора; *в* — эндодерма; *г* — молодые лубяные волокна; *д* — вторичная флоэма; *к* — камбий; *е* — ксилема.

Вполне созревшая в техническом отношении клетка лубяного волокна является нередко уже мёртвой. Протопласт, который был у живой клетки, после предельного утолщения оболочки разрушился.

Лубяные волокна служат одним из основных критериев для использования тех или иных растений, как текстильных или прядильных. Текстильные растения должны удовлетворять ряду условий. Наиболее ценятся волокна без признаков одревеснения, состоящие из чистой клетчатки, как у рами, кендыря. У льна и конопли одревеснение стенок встречается нередко, а пектиновые прослойки между клетками всегда одревеснevают. Стенки лубяных волокон кенафа, канатника, джута сплошь одревеснevают.

Толстостенный луб содержится в стеблях множества растений, но часто он или не поддаётся лёгкой декортикации (сниманию коры), как, например,

у подсолнечника, или является сильно одревесневшим и ломким, как у липы.

Либриформ образуется во вторичной древесине. Клетки прозенхимные, длина их во много раз превышает ширину и равна в среднем около 1 *мм* (не превышая 1,5 *мм*). Клеточные стенки утолщены в различной степени, — иногда очень сильно, как у дуба, железного дерева (Parrotia persica), каштана; иногда же сравнительно мало, как у осины, клёна. Поры всегда лишь простые, щелевидные, спирально расположенные и в небольшом числе. Стенки всегда сильно одревесневают. Клетки не образуют длинных тяжей. Древесина деревьев, у которых сильно развивается либриформ, обладает исключительной твёрдостью, крепостью и большим удельным весом, как, например, у граба, кизила, каштана и др. Помимо обычного в древесине мёртвого либриформа, протопласт которого отмирает в раннем возрасте клетки, существуют живые клетки либриформа с тонкими (но одревесневающими) стенками и живым протопластом. В этих клетках

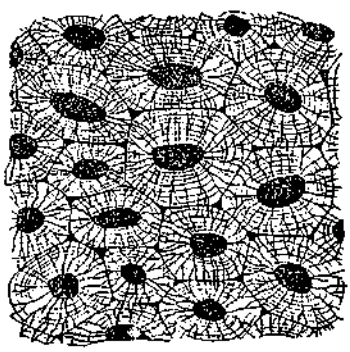


Рис. 48. Ткань из каменистых клеток косточки персика.

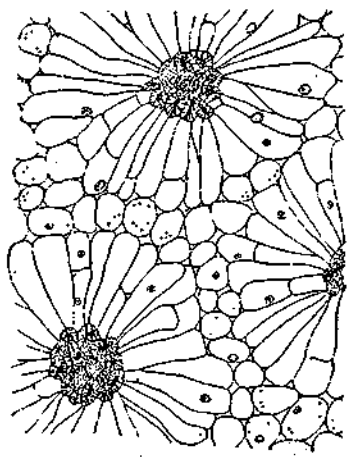


Рис. 49. Каменистые клетки в мякоти плода зелёной груши.

откладывается запасный питательный материал в виде крахмала, масла. Обычен также перегородчатый либриформ, в полости клеток которого образуется несколько поперечных перегородок.

3. Каменистые клетки (склереиды) имеют форму паренхимных клеток с очень сильно утолщёнными слоистыми стенками, радиальными поровыми каналами, незначительным просветом в центре. Это обыкновенно мёртвые одревесневшие клетки. Они широко распространены в стеблях, в твёрдых стенках плодов, в семенах многих растений и т. п. Твёрдость косточек у абрикоса, сливы, вишни или скорлупы у орехов, жёсткая мякоть некоторых сортов груши, айвы и т. п. обусловливаются присутствием склереид. Известно, что плоды и семена десятки и сотни лет могут пролежать в почве с неразрушенными покровами. Плоды тропических деревьев годами переносятся морскими течениями, и морская вода лишь очень медленно разрушает склеренхиму и склереиды.

Хорошими объектами для рассмотрения каменистых клеток являются основания стеблей дикого кендыря, тутового дерева, косточки персика, мякоть незрелых поздних сортов груши и пр.

Иногда, однако, каменистые клетки характеризуются небольшими утолщениями клеточных стенок и крупными полостями, но и в этом случае протопласт отмирает, а стенки одревесневают. Такие клетки можно видеть в клубне картофеля. Известны ещё опорные клетки, как разновидность каменистых клеток; это — одиночные, крупные, обычно разветвлённые клетки с утолщёнными одревесневающими стенками и крупной полостью без живого со-

держимого. Они укрепляют пластинки листьев чая, камеллии и других растений.

Проводящие пучки[1] представляют собой не отдельную ткань, а систему взаимно связанных между собой, имеющих в пучке единое происхождение, нескольких типов тканей, выполняющих прежде всего работу по проведению воды и веществ по всему растению. Строение проводящего пучка удобнее всего рассматривать на поперечном срезе стебля. Каждый такой пучок имеет широкоовальную или яйцевидную форму и составлен из разнородных тканей. В пучке сочетаются сосуды и трахеиды, ситовидные трубки с клетками-спутницами, склеренхимные волокна, у некоторых растений — млечники, и примыкающая ко всем этим элементам паренхима основной ткани. Всё это размещено в пучке не беспорядочно, а закономерно.

Основными частями пучка большинства цветковых растений являются две зоны — к с и л е м а и ф л о э м а. Ксилемную часть пучка (одну сторону его) составляют сосуды и трахеиды, примыкающие к ним клетки ксилемной паренхимы, а на периферии этой зоны, в виде обкладки или шапки, располагаются клетки склеренхимы. Флоэмную часть пучка составляют ситовидные трубки с клетками-спутницами, значительное количество флоэмной паренхимы, а на периферии зоны, как и в ксилемной части, обкладка или шапка из клеток склеренхимы, а изредка и из колленхимы. Эти обкладки из механической ткани в обеих зонах пучка предназначены для укрепления его. При этом у древесных и кустарниковых растений все элементы ксилемы одревеснevают, а во флоэме одревеснevают только склеренхимные клетки, и то не всегда.

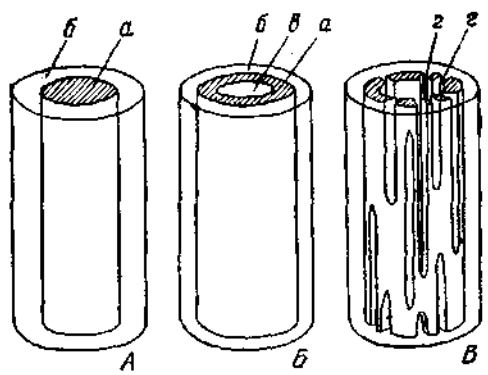


Рис. 50. Основные типы стелы

А — протостела; *Б* — сифоностела; *В* — диктиостела (*а* — ксилема; *б* — флоэма; *в* — сердцевина; *г* — прорывы в стеле).

Система проводящих пучков пронизывает органы растения снизу доверху. Они хорошо заметны на нижней стороне листьев в виде крупных жилок. Вся система пучков образует сложно сплетённую сеть (скелет) внутри растения, так как пучки образуют между собой массу перемычек или анастомозов. Показательным объектом такой сложной сети (благодаря указанным анастомозам) служит отпрепарированная из плода люффы «растительная губка», используемая в быту, как мочалка.

Для того чтобы понять такое образование, как пучки, необходимо очень кратко остановиться на так называемой с т е л е, хотя это не ткань. С т е л а в переводе означает колонну, столб. Ботаник Ван-Тигем назвал стелой центральный стержень стебля сосудистых растений. Главный стебель высшего растения является его осью; внутри этой оси по всей длине ее развивалась стела. Внутреннее строение стелы претерпело в процессе эволюции значительные изменения. Наиболее древним и примитивным типом стелы внутри стебля является п р о т о с т е л а. Она представляет собой сочетание ксилемы и флоэмы внутри оси в следующем виде: ксилема в виде сплошной центральной колонны окружена обкладочной трубкой, состоящей из флоэмы (рис. 50). Иными словами, ксилема заполняет полость флоэмной трубки. Из протостелы произошла с и ф о н о с т е л а. Она отличается тем, что центральная часть ксилемной колонны превратилась в так называемую сердцевину стебля, состоящую из одних паренхимных клеток, а внешняя часть колонны образует также трубку вокруг сердцевины, состоящую из водопроводящих элементов и окружённую, в свою очередь, флоэмной внешней трубкой. Таким образом, сифоностела характеризуется центральной парен-

[1] Традиционный термин «сосудо-волокнистый пучок» является неточным, так как у многих растений механические «обкладки» пучков отсутствуют.

химатической колонной (сердцевина), окружённой последовательно двумя трубками: ксилемной и флоэмной.[1]

Здесь же стела излагается упрощённо, только для понимания пучка.

Более совершенный тип стелы — это диктиостела. По существу, она является рассечённой в радиальном направлении сифоностелой. Эти прорывы в массе сифоностелы объясняются необходимостью соединения сердцевины с внешней частью стебля и для более тесной связи проводящей ткани с паренхимой. Разобщённые прорывами участки сифоностелы и превратились в проводящие пучки, которые на поперечных срезах стебля представляются под микроскопом в виде овальных или яйцевидных пучков.

Коллатеральные проводящие пучки свойственны стеблям и листьям семенных растений. Форма этих пучков на поперечном разрезе широкоовальная или яйцевидная. Флоэма занимает часть пучка, обращённую к периферии стебля, а ксилемная часть обращена к центру стебля. При переходе пучка из стебля в лист ксилема окажется сверху, а флоэма снизу. В самой ксилеме те части, которые являются периферическими по отношению к центру пучка, состоят из кольчатых и спиральных сосудов; по времени возникновения они и более старые. Ближе к центру пучка лежат более молодые точечные, сетчатые и лестничные сосуды.

Во флоэме более молодые её элементы также находятся около центра пучка, а более старые части флоэмы отодвинуты кнаружи.

Коллатеральные пучки бывают замкнутые и открытые. Что-

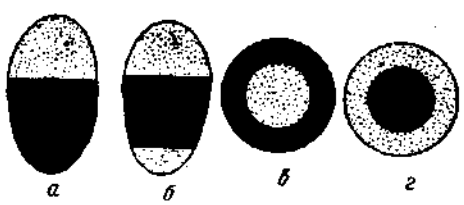


Рис. 51. Схема разных типов проводящих пучков

а — коллатеральный; *б* — коллатеральный с внутренней флоэмой; *в*, *г* — концентрические двух родов (с наружной ксилемой и с внутренней ксилемой). Зачернена ксилема, заштрихована флоэма.

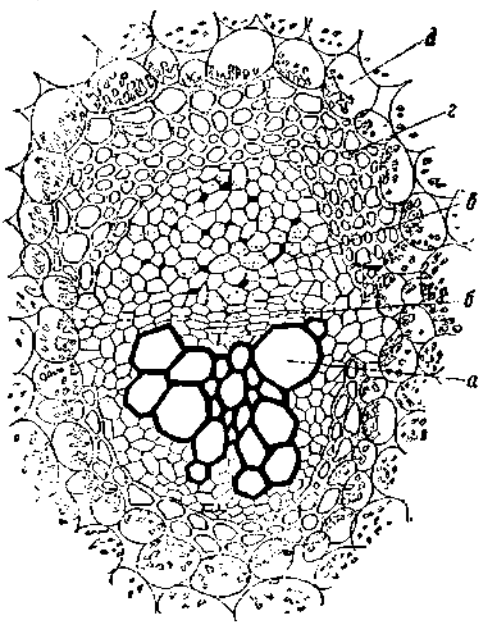


Рис. 52. Открытый пучок (поперечный срез)

а — сосуды ксилемы; *б* — камбий; *в* — флоэма; *г* — склеренхима; *д* — основная ткань, окружающая пучок.

бы понять разницу между ними, необходимо ознакомиться с историей образования самого пучка. Начало пучкам даёт меристема, т. е. первичная образовательная ткань. Она локализуется в верхушках стеблей. Здесь происходят постоянные деления клеток, благодаря чему совершается рост и увеличивается масса растения. Клетки, расположенные в топографическом отношении в будущих флоэмно-ксилемных зонах сифоно- или диктиостелы, делятся преимущественно в продольном направлении, а в поперечном направлении — редко, и так как они при этом растут, то многие из них, где поперечных перегородок мало, вытягиваются и становятся удлинёнными. Во внешних частях стебля и во внутренней зоне стелы деление поперечными перегородками совершается чаще, так что клетки становятся более или менее изодиаметрическими и превращаются в паренхимные.

[1] Эволюция стелы изложена на стр. 352.

Удлинённые клетки располагаются продольными параллельными пучками или сплошным кольцом. Эти пучки называются прокамбием. Из прокамбия и развиваются проводящие пучки. Сперва возникают из внутренних элементов прокамбия кольчатые и спиральные сосуды. Наружные слои клеток прокамбия дают начало элементам флоэмы. В это время верхние части стеблей ещё растут в длину, чему не препятствуют кольчатые и спиральные сосуды. Но когда закончится рост в длину данных участков стебля, прокамбий образует сетчатые и точечные сосуды (см. стр. 154).

Деятельность прокамбиальных пучков может быть исчерпана, и развитие пучка остановится. Новых элементов ксилемы и флоэмы в таком пучке более не появляется, так как все клетки прокамбия превратились уже в элементы ксилемы и флоэмы. Такие пучки называются замкнутыми. Замкнутые пучки иногда имеют концентрический характер. У одних растений ксилема окружает кольцом флоэму, например, в корневищах ландыша, ириса и других однодольных, и тогда получаются амфивазальные пучки. В других случаях флоэма окружает кольцом ксилему, и тогда получаются амфикрибральные пучки. Замкнутые пучки характерны для злаков, лилейных, спаржевых, пальм и вообще для однодольных растений.

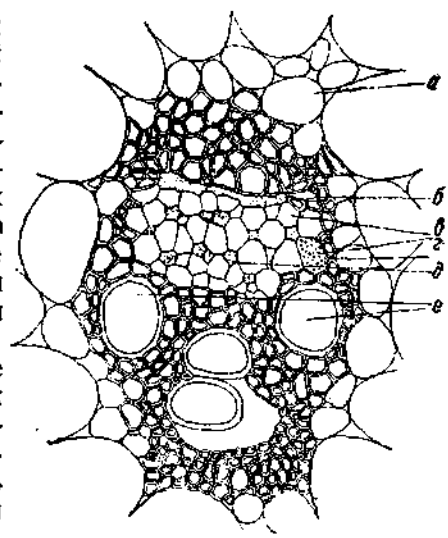


Рис. 53. Замкнутый пучок стебля кукурузы (поперечный срез)

а — основная ткань; *б* — сплющенная флоэма; *в* — живые ситовидные трубки; *г* — ситовидная пластинка; *д* — клетка-спутница; *е* — сосуды ксилемы; между *а* и *б* — склеренхима пучка.

В других случаях прокамбиальные пучки нацело не исчерпываются, а от них сохраняется тонкая полоска ткани, продолжающей делиться и откладывать в сосудистом пучке кнаружи флоэму, а внутрь стебля — ксилему. Эта полоска называется пучковым камбием. Она сохраняется только в пределах проводящих пучков, между ксилемой и флоэмой. Так как пучковый камбий в дальнейшем не отмирает, ксилемная и флоэмная части пучков продолжают нарастать; такие коллатеральные пучки называются открытыми. Они характерны для двудольных и хвойных растений, отличающихся ростом стеблей в толщину.

Признают ещё радиальный проводящий пучок, который составляет особенность корня. Элементы ксилемы и флоэмы расположены здесь звездообразно, чередуясь между собой в радиальном направлении. Это строение развивается при так называемом первичном строении корня, характерном лишь для его всасывающей зоны. Радиальное расположение ксилемы в этом пучке есть приспособление для сокращения пути поступления воды из корневых волосков в водопроводящую систему корня.

Итак, проводящие пучки пронизывают всё растение, все его органы. В листовых пластинках пучки отчётливо заметны в виде жилок. Из пластинки листа пучки собираются в параллельные, более крупные пучки (иногда один), которые проходят по черешку. Переходя в стебель, пучки носят здесь название листовых следов; пройдя некоторое расстояние в коре стебля, они вступают в стелу, в её флоэмно-ксилемную зону.

Прохождение пучков в органах будет разобрано в других главах.

Выделительная система. В процессе обмена веществ у растений, помимо продуктов, потребляемых самим растением, образуется ещё ряд отбросов или

побочных продуктов, для питания растения никакого значения не имеющих; они могут быть отнесены в группу выделений. К этой группе принадлежат некоторые кислоты и минеральные соли, эфирные масла, смолы, алкалоиды, слизи и пр. Правда, с годами выясняется, что многие вещества, ранее относимые к числу отбросов, используются растением.

Растительные выделения, в противоположность животным, относительно редко выводятся наружу. Это объясняется тем, что выделяемые вещества образуются внутри клеток, одетых к тому же клеточными оболочками. Поэтому, если выделение таких веществ может происходить, то лишь в том случае, когда они представляют собой жидкие вещества или же вещества, растворимые в каких-либо жидкостях. Например, сюда будут относиться камеди, эфирные масла и смолы, растворённые в последних. Такие продукты могут быть выделены наружу посредством внешних выделительных клеток или органов.

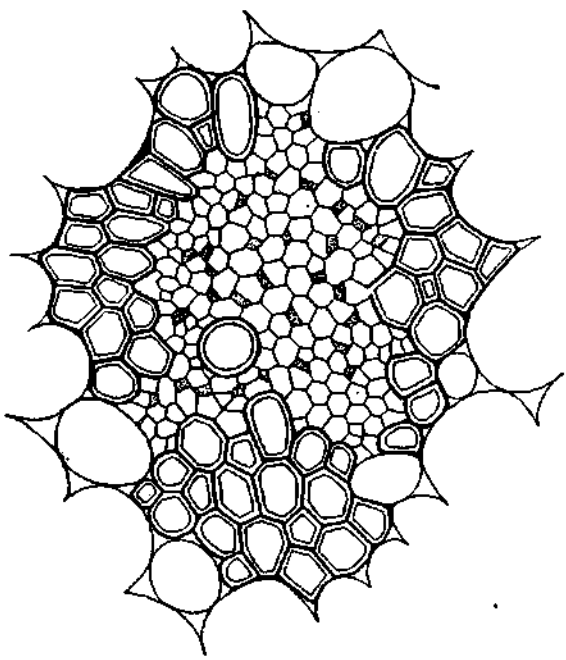


Рис. 54. Концентрический пучок в корневище ириса: флоэма окружена ксилемой.

Обычно растительные выделения собираются внутри самого растения, где они накапливаются в межклеточных пространствах, освободив от своего обременяющего присутствия клетки, которые окружают эти межклеточники. Не менее часты случаи накопления таких выделений в полости самой клетки, причём для твёрдых выделений это всегда имеет место, но часто относится также и к жидким выделениям.

В таких случаях отдельные выделительные клетки служат как бы складами отбросов, от которых освобождаются (например, в семействе мальвовых, липовых, кактусовых) клетки окружающей ткани. Таковыми будут также масляные клетки в семействах лавровых, имбирных, перечных, заполняемые эфирными маслами; клетки (и оболочки), содержимое которых превращается в слизь, как, например, у трагакантовых астрагалов (Astragalus gummifer, A. verus и др.).

Эти клетки имеют или округлую, или же мешковидную форму, как, например, в семействе бобовых, — иногда значительной длины.

Такие клетки играют ту же роль, что и межклеточные пространства, причём они обречены, конечно, на смерть, и, после окончательного заполнения выделениями, нередко изолируются от окружающих клеток путём опробковения их клеточных оболочек.

Внешние выделительные клетки или ткани растений представлены, например, в нектарниках или, наиболее часто, в железистых волосках. В них происходит накапливание секрета, который выходит наружу или непосредственно просачиваясь через тонкую кутикулу, или же, в особенности, когда выделения накапливаются между наружной стенкой клетки кожицы и кутикулой; последняя в конечном итоге не выдерживает напряжения и разрывается, открывая выход секретам наружу.

Железистые волоски бывают простые и сложные.

Простые состоят из двух частей: ножки, состоящей из одной или нескольких вытянутых в длину клеток, и головки шаровидной формы, также одноклеточной или многоклеточной, являющейся собственно выделительным органом. Ножка обладает хлоропластами; головка их не имеет, но зато содержит массу очень густой цитоплазмы. Сложные волоски не содержат в ножках хлоропластов и являются, как и клетки головки, не ассимилирующими, а выделительными.

Железистые чешуйки имеют короткую ножку и многоклеточную пузыревидную головку. Число клеток в головке и расположение их специфично для каждого вида растения, имеющего эти образования. Они широко распространены в растительном мире, особенно в семействе губоцветных, например, у видов мяты, в семействе сложноцветных, например, у далматской ромашки (Chrysanthemum cinaerariaefolium), в семействе тутовых и др.

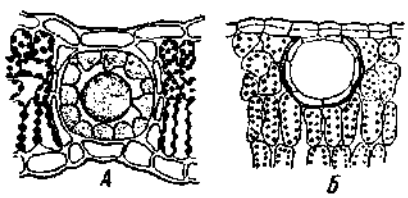


Рис. 55. Схизогенные и лизигенные вместилища эфирных масел (поперечные срезы)

А — лизигенное вместилище в листе зверобоя (Hypericum perforatum); *Б* — схизогенное вместилище (канал) в стебле собачьей петрушки (Aethusa cynapium).

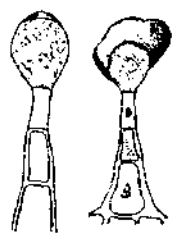


Рис. 56. Выделительные простые волоски герани (Pelargonium zonale) на черешке листа.

Внутренние выделительные ткани имеют двоякого рода строение: это или железистые клетки, или относительно небольшие, часто шаровидные полости (вместилища выделений), или, наконец, длинные, пронизывающие большую часть растения и связанные между собой соединениями, выделительные ходы.

Вместилища бывают схизогенные, если они произошли путём разъединения клеток, и лизигенные, если произошли путём растворения оболочек группы клеток.

Железистые клетки и вместилища выделений находятся обыкновенно в основной ткани разных органов растений; в листьях благородного лавра, магнолии, мирта, ясенца (Dictamnus fraxinella), эвкалипта, зверобоя и др.; в корнях валерьяны и камфорного лавра; в корневищах ириса; в коре, древесине и сердцевине камфорного лавра; в кожуре плодов цитрусовых (лимона, апельсина, мандарина и др.). Эти вместилища выделений лежат чаще вблизи поверхности, часто под самой кожицей, вследствие чего во многих случаях видны непосредственно невооружённым глазом.

Выделительные ходы очень распространены и различаются, в зависимости от своего содержимого. Это могут быть масляные ходы, как в семействе зонтичных; смоляные ходы, как у хвойных деревьев, у плюща и др.; слизистые ходы, как у канн и др.

Перед образованием лизигенных вместилищ в клетках накапливаются, за счёт сокращающегося количества цитоплазмы, в большом количестве выделения, растворяющие в дальнейшем клеточные оболочки и вызывающие, таким образом, слияние клеток. Таким путём образуются длинные сплошные смоляные ходы. Они возникают не только в коре, как у пихты, но и в древесине, как у сосны, ели, лиственницы. Они имеют существенное практическое значение, так как именно по смоляным ходам выделяется так называемая живица (бальзамы), из которой добывают скипидар и прочие продукты.

Расположение смоляных ходов сложнее. Они проходят и в вертикальном и в горизонтальном (радиальном на поперечных срезах) направлениях, соединяясь в общую систему.

Стенки смоляных ходов одеты округлыми выстилающими клетками, вдающимися в полость канала и соединёнными между собой только в основании. Они отличаются густой цитоплазмой, крупным ядром и обилием запасных веществ. В тех случаях, когда оболочки этих клеток не древеснеют, они своей тургесценцией передвигают живицу по каналу.

Выстилающие клетки составляют первый слой вокруг полости канала. Второй слой составлен мёртвыми клетками, и, наконец, третий слой представлен живыми сопровождающими паренхимными клетками.

К числу растительных выделений относятся широко используемые в промышленности бальзамы, смолы и эфирные масла. Последние свойственны всем органам растения и не обязательно присутствуют только в особых клетках. Они встречаются в клетках в растворённом состоянии или в форме небольших капелек как в цитоплазме, так и в клеточном соке.

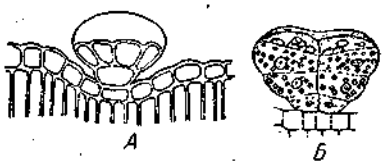


Рис. 57. Железистые чешуйки с эфирными маслами

А — листа ромашника (Pyrethrum balsamitha); *Б* — листа перечной мяты (Mentha piperita).

Эфирные масла представляют собой группу ароматических летучих жидкостей (иногда известных в твёрдом кристаллизованном состоянии). Они содержат разнообразные терпены, затем спирты, альдегиды, фенолы и др. С жирными маслами они имеют лишь то общее свойство, что, подобно последним, оставляют на бумаге пятно, которое, в отличие от пятна, оставляемого жирными маслами, очень быстро исчезает вследствие испаряемости эфирных масел. В химическом отношении это две совершенно различные группы веществ.

Будучи регрессивными продуктами обмена веществ в клетке, эфирные масла всё же имеют большое значение для самих растений. Они привлекают насекомых к цветкам и тем способствуют перекрёстному опылению; они защищают растения от поедания их травоядными животными и являются антибиотиками.

Ароматические масла специфичны для каждого вида растения. Запахи розы, сирени, фиалки или резеды нельзя спутать. Вместе с тем одно и то же эфирное масло свойственно порой различным растениям из разных семейств. Так, например, евгенол (компонент гвоздичного масла) образуется у тропического гвоздичного дерева (Eugenia caryophyllacea), у алтайской травы колюрии (Coluria geoides), у африканского травянистого базилика (Ocimum gratissimum), у субтропической камеллии (Camellia sasanqua).

Обычно всем частям одного растения свойственно образование одного и того же эфирного масла, но иногда это не имеет места. Так, у померанца в листьях и молодых побегах образуется одно масло («петигреновое»), в цветках — другое («нероли») и, наконец, в кожуре плодов — третье масло («португеловое»).

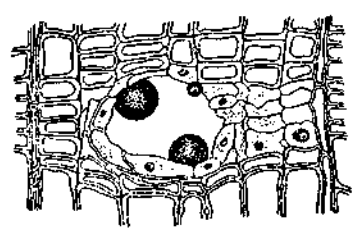


Рис. 58. Смоляной ход в древесине сосны (видны капли бальзама и выстилающие клетки канала) (поперечный срез).

Эфирные масла скопляются в разных частях растения: в корнях у колюрии; в корневищах у ириса; в стеблях и листьях мяты, базиликов, лаванды, эвкалиптов и мн. др.; в волосках у герани (Pelargonium roseum), в прицветниках у мускатного шалфея (Salvia sclarea); в лепестках розы, цитрусовых, жасмина; в весенних зелёных почках тополя (Populus balsamitha) и др.; в плодах цитрусовых, абрикоса, персика, земляники, винограда и др.; в семенах аниса, кориандра, тмина и др.

Внешние условия обитания растения — свет, температура, влажность почвы и воздуха, высота над уровнем моря — играют очень большую роль в качественном и количественном образовании эфирного масла. С приближе-

нием к тропикам количество растений, содержащих эфирные масла, и, главным образом, интенсивность образования последних сильно увеличиваются. Однако из этого не следует делать заключения, что северным широтам несвойственны ароматические растения.

Эфирные масла имеют большое применение в технике, медицине, парфюмерной, косметической, кондитерской и других отраслях промышленности. В наибольшем количестве они употребляются для приготовления ликёров и водок; используются как растворители смол для приготовления лаков; в керамическом деле применяется, например, лавандовое масло для растворения «золота» и нанесения его на фарфор, после чего при обжигании улетучивается масло, а «золото» остаётся; в медицине — для приготовления лекарств, укрепляющих средств и т. д.

Эфирные масла отличаются свойством при соприкосновении с воздухом затвердевать, превращаясь в смолы. Смеси смол и эфирных масел, имеющие вид густой сиропообразной жидкости и отличающиеся характерным запахом, называются б а л ь з а м а м и, одним из видов которых является «живица», содержащаяся в стеблях хвойных деревьев. Бальзамы при поранении дерева вытекают наружу и затвердевают, превращаясь в смолы. В физическом отношении смолы аморфны (в редких случаях имеют кристаллическое строение), нерастворимы в воде, плавятся при температуре от 74 до 360°Ц, при горении дают копоть. В химическом отношении они близки к терпенам и в общем представляют смесь сложных органических соединений; после отгонки эфирных масел из бальзамов они остаются в твёрдом состоянии.

Процесс образования бальзамов и смол в растительных клетках ещё неизвестен; полагают, что они могут вырабатываться из дубильных веществ, крахмала, клетчатки и пр. Непосредственного значения бальзамы и смолы для жизни растения не имеют, но биологическая роль их несомненна, так как при поранении растения вытекающие бальзамы, затвердевая, закрывают рану.

Смолы являются ценным продуктом. Состав их и ценность весьма разнообразны. Сами по себе смолы не имеют запаха. Если они пахнут, то благодаря остаткам эфирных масел. Особенно ценны даммаровая смола, акароид, мастичная смола и пр., получаемые из тропических и субтропических деревьев. Смолы применяются при изготовлении лаков, шеллака, мастики, смазочных масел, типографской краски и пр.

К числу наиболее распространённых и имеющих практическое применение относятся бальзамы хвойных деревьев. Главнейшим продуктом этих бальзамов является терпентиновое масло, или скипидар. Его получают из различных видов хвойных: из сосны, ели, пихты, лиственницы, тсуги. «Канадский бальзам», применяемый для склеивания микроскопических линз, получается из пихты (Abies balsamea), а в СССР — из сибирской пихты (Abies sibirica).

Народная медицина много веков применяла различные бальзамы для лечения ран. Выражение «бальзам на рану» издавна вошло в обиходную речь. Знаменитый перуанский бальзам добывается из живицы тропического дерева Myroxylon balsamum, культивируемого в Сальвадоре. В нашей народной медицине известны антисептические свойства хвойных бальзамов. Отличными заживляющими (раны) свойствами обладают бальзам сибирской пихты и бальзам зеравшанского можжевельника (Juniperus seravshanica), которые угнетающе действуют на гноеродных микробов. Пихтовый бальзам является в СССР основным сырьём для производства синтетической камфоры.

После отгонки скипидара из бальзама хвойных остаётся лишённая эфирного масла смола, так называемая канифоль. Последняя употребляется для натирания струн смычковых инструментов, приготовления сургуча, лаков и пр.

В отложениях некоторых районов земного шара находят залежи ископаемых смол. Эти погребённые смолы также растительного, и притом древнего, происхождения, и относятся к той эпохе, когда древесная растительность давала обильные истечения смол. К таким ископаемым смолам относится янтарь, возникший из натёков у вымершей ели (Picea succinifera).

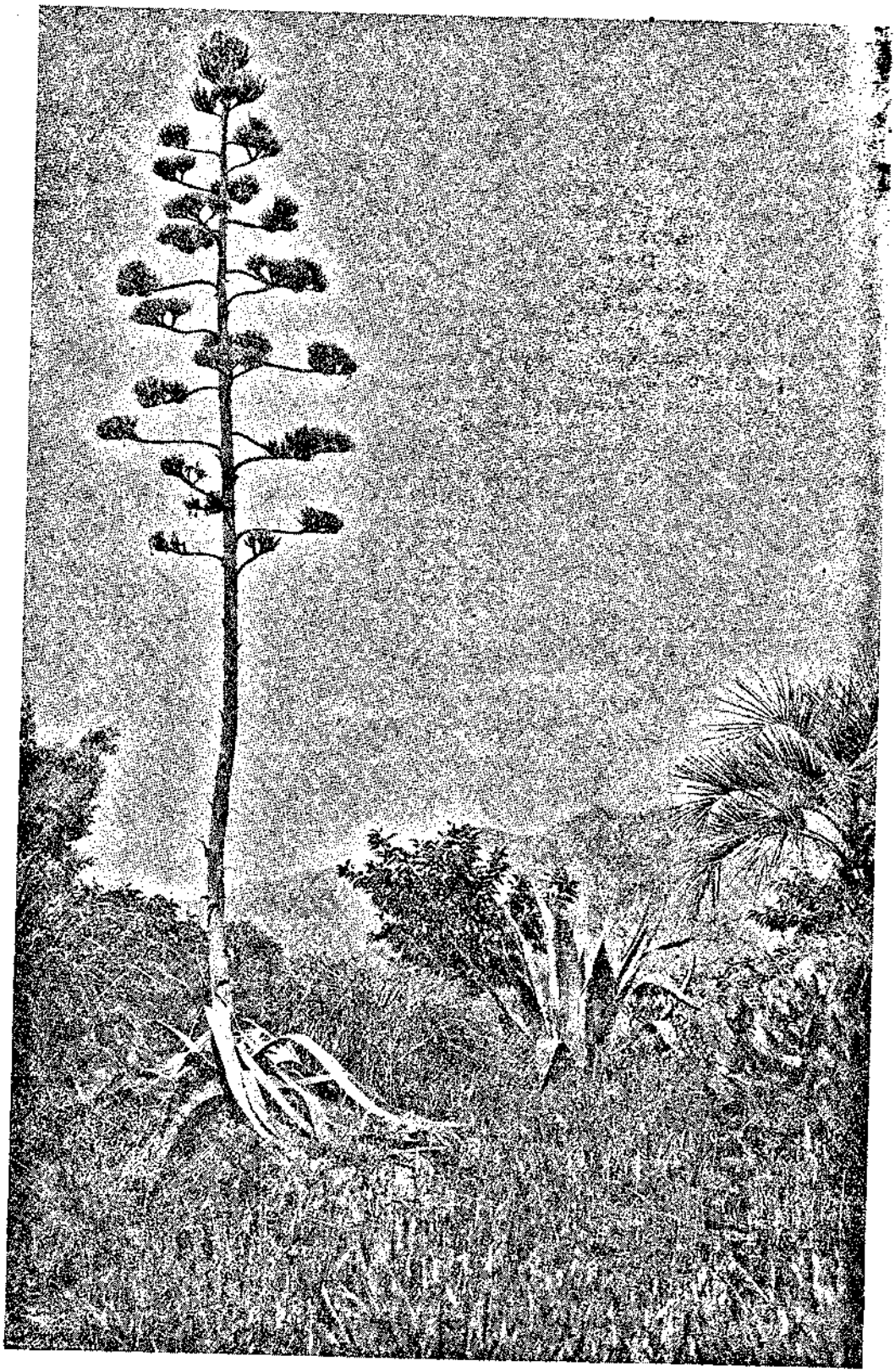


Рис. 58а. Монокарпическое растение — агава в советских субтропиках.

Глава третья

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ, ИХ СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

Формирование основных органов цветкового растения. Жизнь семенного растения имеет свой биологический цикл, который можно охарактеризовать образным выражением: от семени к семени, т. е. жизненный цикл начинается от прорастания семени и заканчивается у многих растений образованием новых семян, как зачатков будущих растений.

Длительность этого цикла весьма разнообразна. Нередко он совершается в течение месяца, нескольких месяцев. Известно много двухлетних растений, которые в первый год своего существования образуют корень и укороченный надземный побег, а во второй год — удлинённые побеги, цветки и плоды с семенами. Такие культурные растения, как хлопчатник, клещевина, томат, принимаются многими, как однолетние растения, однако, по существу, они являются многолетними и в надлежащих условиях способны давать семена ежегодно. Известны также монокарпические многолетние растения, как некоторые виды бамбука, агавы, индийская пальма гебанг и др., которые за всю свою долгую жизнь только раз зацветают и дают семена, после чего погибают.

Многие растения, правда редко, дают семена и размножаются, главным образом, вегетативно, например, культурный картофель, бессемянные сорта культурных плодовых растений (мандарин «Уншиу», бананы и пр.).

Однако биологический цикл цветкового растения от способности растения размножаться вегетативно, т. е. частями своих органов, не меняется в своей сущности, и формула «от семени к семени» остаётся всеобщей.

Семя, или, точнее, зародыш, находящийся в семени, есть зачаток нового организма. В течение долгого времени (у различных видов растения по-разному) зародыш может находиться в состоянии покоя, если отсутствуют необходимые условия для его роста и развития. Тронувшийся в рост зародыш семени есть начальная стадия о н т о г е н е з а, т. е. индивидуального развития.

Рассмотрим ход прорастания у нескольких типов семян.

Каждое семя содержит, кроме зародыша, ещё и питательные вещества для обеспечения его прорастания. Эти питательные вещества могут заключаться в особой ткани, которая называется э н д о с п е р м о м семени; расположена она вне самого зародыша, но по соседству с ним. В зрелых семенах многих растений эндосперма не существует, и питательные вещества локализуются либо в другой питательной ткани — п е р и с п е р м е, либо в частях самого зародыша, в частности, в его семядолях, как, например, у гороха, фасоли, люпина, хлопчатника, тыквы и др.

Питательные вещества в семенах представлены, в основном, углеводами, белками и жирами; кроме них, имеются ещё зольные элементы, витамины и пр. Это показывает, что растения, как и животные, могут питаться органическими веществами; минеральные же соединения, добываемые корнем из почвы, являются начальным «сырьём» (а многие — катализаторами) для синтеза органических веществ. Соотношение углеводов, белков и жиров различное у разных видов растений. В семенах хлебных злаков, гречихи, гороха преобладает крах-

мал, в семенах некоторых сортов сои, люпина — белки, а в семенах подсолнечника, арахиса, клещевины, грецкого ореха, миндаля, сибирского «кедра» преобладают жиры.

Наиболее распространено в семенах, в качестве запасного вещества, жирное масло, вследствие его более высокой калорийности и отсутствия в нём гигроскопической воды. По данным Рубнера, при сжигании 1 *г* углевода выделяется около 4180 малых калорий, 1 *г* белка — около 4400 и 1 *г* жира — около 9500.

Семена без эндосперма (бобовые растения и др.). Семя фасоли имеет почковидную форму. Всё семя покрыто снаружи плотной кожурой; кожура может иметь различную окраску и пестроту. Одна сторона семени вогнутая. На ней легко обнаружить маленький рубец, который называется р у б ч и к о м. Он представляет собой след от так называемой семяножки, посредством которой семя было прикреплено к стенке завязи материнского растения. Внутри семяножки проходил сосудистый пучок, питавший семя. Рубчик — это как бы след от «пуповины» семени. Под рубчиком находится точечное отверстие, которое называется с е м я в х о д о м. Прежде, ещё до возникновения семени, это отверстие называлось пыльцевходом, так как через него проникла для оплодотворения семяпочки пыльцевая трубка.

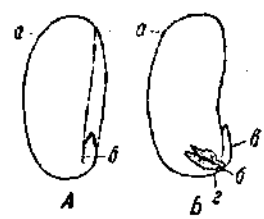


Рис. 59. Семя фасоли

А — зародыш после снятия кожуры; *Б* — после удаления одной семядоли: *а* — семядоля; *б* — место прикрепления другой семядоли; *в* — зародышевый корень; *г* — зародышевая почка.

Если семя фасоли положить на несколько часов в тёплую воду, оно начнёт набухать от проникновения воды внутрь семени, и тогда кожура на нём разрывается. Освобождённое от кожуры семя как бы раскрывается на две продольные половинки. Они называются семядолями и представляют собой часть зародыша. По сравнению с остальной частью зародыша, они очень крупные. Семядоли в семени фасоли прикрывают главную часть зародыша. Последняя состоит из з а ч а т о ч н о г о к о р е ш к а, з а ч а т о ч н о г о с т е б л я (шейки) и з а р о д ы ш е в о й в е р х у ш е ч н о й п о ч к и. «Шейка» соединяется с упомянутыми крупными семядолями. Почка представляет собой зачаток побега, т. е. стебля с настоящими листьями. Таким образом, всё семя фасоли в целом является зародышем, и питательные вещества у него сосредоточены в семядолях. Если в прорастающем семени срезать семядоли, проросток погибнет от голодания.

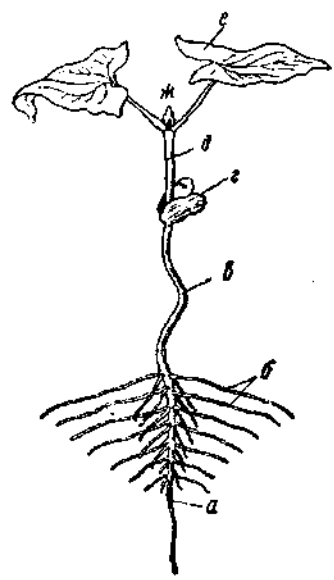


Рис. 60. Проросток фасоли

а — главный корень; *б* — боковые корни; *в* — подсемядольное колено (гипокотиль); *г* — семядоли; *д* — надсемядольное колено (эпикотель); *е* — первые настоящие листья; *ж* — верхушечная почка.

Посеянное в почву семя фасоли начинает прорастать. Зачаточный корешок, всегда обращённый в зародыше к семявходу, вытягивается по направлению к нему и, прорвав его, выходит наружу и начинает внедряться в почву. Из него образуется главный корень проростка. Одновременно происходит рост шейки зародыша; она вытягивается, выходит наружу и далее на поверхность почвы. Появление корня из семени первым — есть приспособительный признак для скорейшего водоснабжения и для мобилизации запасных веществ семени. Когда надземная часть несколько разовьётся, можно убедиться, что шейка превращается в глав-

ный стебель и что она несёт на себе сбоку обе семядоли, а верхушку увенчивает почка с двумя развернувшимися настоящими листьями, отличающимися по форме от семядолей.

В это время последние уже не кажутся такими огромными, даже наоборот, первые листья имеют бóльшую величину.

Та часть главного стебля проростка, которая находится под семядолями, называется подсемядольным коленом, или гипокотилем. Часть стебля между семядолями и первыми листьями называется надсемядольным коленом, или первым междоузлием главного стебля. Наличие в семени фасоли таких частей зародыша, как почка, корешок, гипокотиль и др., а также части семени, как рубчик и пр., свойственно вообще семенам, независимо от наличия или отсутствия эндосперма.

Семядоли, пока они находились в почве, были твёрдыми. В стадии проростка они становятся дряблыми и рыхлыми. Если они выносятся на поверхность, как у фасоли, люпина, сои, то зеленеют; если они остаются в почве, не появляясь на поверхности, как у гороха, нута, конского боба, вики, дуба, то цвет их остаётся жёлтым.

Дряблость у семядолей проростка объясняется тем, что твёрдые запасы питательных веществ, находившиеся в их клетках, почти израсходованы в процессе прорастания зародыша.

Семена с крахмалистым и белковым эндоспермом. По существу, они часто являются не семенами, а плодами (зерновками злаков). Ткани плода в зерновке представлены лишь плёнчатым наружным слоем, срастающимся с семенем, вся же остальная часть зерновки является уже семенем. Зерновка состоит из зародыша, эндосперма (питательной ткани) и оболочки.

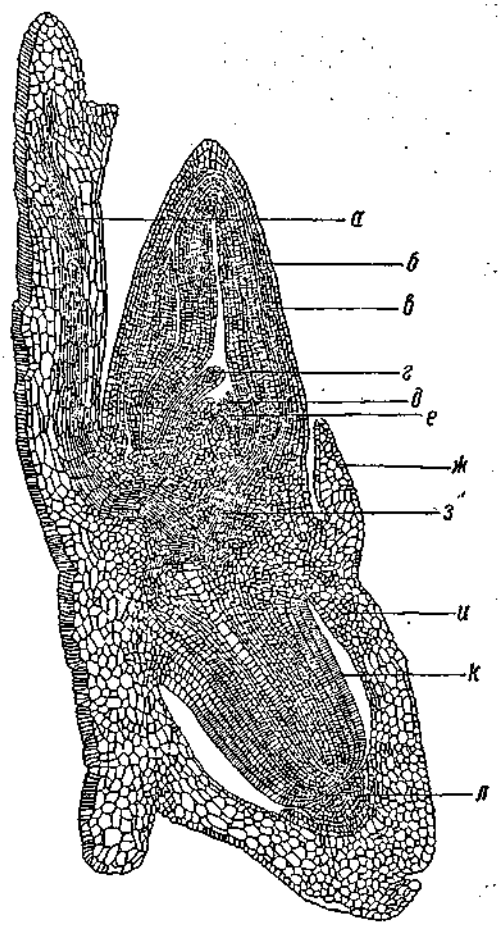


Рис. 61. Продольный разрез через зародыш семени пшеницы

а — щиток; *б* — колеоптиль; *в* — первый зародышевый лист; *г* — второй зародышевый лист; *д* — конус нарастания стебля; *е* — второй зародышевый лист; *эк* — эпибласт; *з* — первое междоузлие; *и* — колеориза; *к* — зародышевый корень; *л* — корневой чехлик.

В зерновке пшеницы зародыш занимает небольшое место в основании его. Главную массу зерновки составляет эндосперм. На противоположной (брюшной) стороне зерновки имеется продольная бороздка и на ней находится рубчик (место бывшего соединения с материнским организмом).

Зародыш зерновки пшеницы состоит из зародышевого корешка, щитка и почки. Щиток является особенностью зерновки злаков. Его можно считать единственной семядолей зародыша, но видоизменённой в своей физиологической функции. Эта семядоля соединена, как и обычно

в семенах, с зародышевым стеблем. Щиток по своему расположению в зерновке образует как бы перегородку между зародышем и эндоспермом. Он состоит из угловато-округлых паренхиматических клеток с воздухоносными межклеточниками. Эта паренхима на стороне, обращённой к эндосперму, имеет ещё особые длинные эпителиальные клетки с головчатыми окончаниями. Зародышевая почка состоит из зародышевого стебля и 2—4 зародышевых листьев. Первый по расположению (верхний) лист носит название колеоптиле; он принимает форму удлинённого, конусовидного, часто бесцветного колпачка, покрывающего остальные листья и имеющего крепкую заострённую верхушку, которой он пробивает слои почвы во время выхода на поверхность. В дальнейшем он вскрывается продольной щелью и пропускает растущие другие листья. В верхушке колеоптиле овса был открыт гормон роста — ауксин, имеющий огромное значение для выхода проростка на поверхность почвы. Главный зародышевый корень окружён особым плёнчатым влагалищем, которое называется колеоризой. Он даёт начало главному корню, но сразу же появляется и несколько придаточных корней.

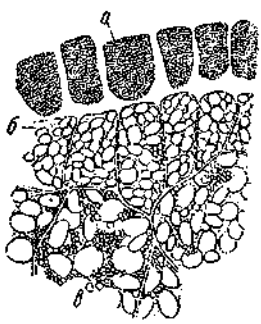


Рис. 62. Часть поперечного разреза эндосперма семени пшеницы (по Александрову).

а — алейроновый слой; *б* — клетки эндосперма с пластидным крахмалом; *в* — клетки эндосперма с пластидным и хондриозомным крахмалом.

Эндосперм имеет на периферии, непосредственно под семенной кожурой, слой алейроновых клеток, содержащих алейроновые зёрна. За этим слоем вся внутренняя часть представляет собой паренхимную запасающую ткань. Крахмальные зёрна в эндосперме двух типов, резко различных по величине. К первому типу принадлежат крупные крахмальные зёрна округлого очертания; они называются пластидным крахмалом. Другой тип представлен мелкими гранёными крахмальными зёрнами и называется хондриозомным крахмалом (Александров).

В соответствии с этим в эндосперме имеются и два типа белка. Один тип — эластический белок — находится в крахмалистых клетках, смежных с алейроновым слоем, и является однородно мелкозернистым; другой тип — растяжимый белок — локализуется во внутренних частях эндосперма и представляет собой клейковину, обусловливающую хлебопекарную способность пшеничной муки — объёмный выход хлеба.

Таким образом, крахмал и белки, как пища для зародыша, сосредоточены в эндосперме зерновки. Что касается жира (масла), то у злаков он содержится в самом зародыше. В масле при этом растворены некоторые витамины.

Во время прорастания зародыша пшеницы, как и других хлебных злаков, щиток играет выдающуюся роль. Клетки его эпителия сильно удлиняются и вступают вглубь эндосперма. Ферментативным и сосущим действием они освобождают ткань эндосперма от запасных веществ, которые поступают через паренхиму щитка в растущие органы зародыша. Таким образом, щиток — «посредник» между зародышем и эндоспермом. Он не выносится на поверхность и остаётся в почве.

Семена с маслянистым эндоспермом. У многих растений эндосперм в значительной мере выполнен питательным веществом в виде жирного масла (например, у клещевины).

Семена с запасным веществом в виде гемицеллюлозы и др. Запасная полуклетчатка (гемицеллюлоза) представлена в семенах многих растений в виде наслоений на оболочках клеток запасающей ткани семядолей. В процессе прорастания зародыша стенки клеток постепенно утончаются. К этой группе

относятся такие растения, как люпин волосистый (Lupinus pilosus), финиковая пальма, кофе и др.

Ферменты семян. Химический анализ семян показывает сложность и разнообразие состава их. Помимо указанных уже углеводов, белков, жиров, зольных элементов, витаминов и пр., в покоящихся семенах присутствует ещё группа ферментов, задачей которых является преобразование запасных веществ семени в усвояемую для прорастающего зародыша форму. Такими ферментами являются: диастаз и мальтаза, расщепляющие углеводы (крахмал, мальтоза); липаза, фосфатаза и др., расщепляющие жиры; группа протеолитических ферментов, изменяющих белки; окисляющие ферменты, как пероксидаза и др. При прорастании зародыша количество того или иного фермента значительно возрастает.

Условия прорастания семян. Семена заключают в себе физически и химически связанную воду. При высушивании семян последняя не выделяется семенем вследствие своей химической связанности. Семена, имеющие только химически и незначительное количество физически связанной воды, остаются в покоящемся состоянии и не прорастают. Акт прорастания начинается только с того момента, как сухое семя поглотит необходимое количество воды в условиях благоприятной температуры.

Проникновение воды в семя обусловлено гидрофильностью коллоидов цитоплазмы, и чем меньше воды в клетке семени, тем с большей силой они сосут извне воду. Первые порции воды поступают в сухое семя под огромным давлением. Этим объясняется тот парадоксальный, на первый взгляд, факт, когда в почти сухой почве семена набухают. По мере насыщения клеток водой, поступление воды быстро падает.

Кутинизированные покровы семян и ткань из склереид часто препятствуют проникновению воды внутрь семени. Семена могут долгое время не всходить только по этой причине, и тогда для облегчения доступа воды покровы разрушают кислотами, перетиранием, надрезами, пропусканием через тёрки или мимо металлических щёток с остриями и т. д. К подобным семенам относятся «каменистые» семена клевера, люцерны, тау-сагыза, семена сливы, абрикоса и пр., заключённые в косточку, и др. Семена красного клевера и люцерны могут не набухать на влажных подстилках и не всходить в продолжение 40 лет.

Воду можно заставить быстро проникнуть в семя, применяя повышенное давление (6—8 *ат*), и тем самым ускорить прорастание.

Наряду с этим, семена многих растений легко впитывают воду и быстро прорастают. Количество поглощённой воды различно у отдельных видов и может колебаться от 20 до 80 и более процентов от сухого веса семени. Поглощение может совершаться не только во влажной почве или на влажной подстилке (влажный песок, влажная фильтровальная бумага), но и путём впитывания воды из воздуха, насыщенного водяными парами. В природных условиях это происходит нередко.

Набухание семени сопровождается интенсивной деятельностью ферментов. Запасные вещества в семенах содержатся в малоподвижных формах органических соединений и становятся доступными для роста зародыша лишь после ферментирования этих запасных веществ. Так, для того чтобы твёрдый полисахарид крахмал мог быть использован зародышем, необходим гидролиз его под влиянием фермента диастаза, который осахаривает крахмал до растворимого дисахарида мальтозы. Другие ферменты расщепляют белки, жиры и другие соединения. Растворимые и подвижные продукты распада уже могут использоваться зародышем. Во время распада освобождается энергия, которая используется на усиление физиологических функций проростка.

Во время прорастания дыхание зародыша и алейроновых клеток становится интенсивным. В покоящемся состоянии семена дышат слабо. Недозрелое зерно, взятое на хранение, обнаруживает малую стойкость вследствие повышенного дыхания.

Для успешного прорастания семян, кроме воды и кислорода, необходима благоприятная температура. Для семян каждого вида растения существует минимальный, оптимальный и максимальный уровни температуры для прорастания семян. Приведём некоторые данные (по Габерландту, в градусах Цельсия): см. табл. на след. стр.

Что касается плодовых, лесных и многих других диких растений, то семена их туго всходят, и в практике обычно прибегают к так называемой стратификации, а именно: семена ещё осенью укладывают слоями во влажном песке, и ящик с таким песком закапывают до весны в грунт.

Установлено, что семена многих растений нуждаются для прорастания в переменной температуре, например, семена сельдерея, барбариса и др. На всхожесть многих семян благоприятно действуют низкие температуры. Это касается дикорастущих растений, семена которых в естественной обстановке претерпевают промораживание. Без промораживания не всходят семена очень многих растений. Промораживание действует благоприятно не только на семена растений из суровых областей, но часто и южных растений.

Название растения	Минимальные температуры	Оптимальные температуры	Максимальные температуры
	от — до	от — до	от — до
Рожь, пшеница, ячмень, овёс, горох, лён	0—4½	25—31	31—37
Конопля	0—4½	37—44	44—50
Красный клевер	0—4½	31—37	37—44
Подсолнечник	4½—10½	31—37	37—44
Тыква	10½—15½	37—44	44—50
Огурец	15½—18½	31—37	44—50

Обнаружено, что семена проса, пшеницы, ржи, ячменя, гречихи, перезимовавшие в поле под снегом, во время таяния снега в солнечные весенние дни приобретают резко ядовитые свойства. Повидимому, вследствие проникновения в такие семена ещё неизвестных микробов, в семенах вырабатываются яды, вызывающие заболевание у людей септической ангиной со смертельным исходом, если такие семена используются в пищу. Даже высокая температура при хлебопечении не разрушает эти ядовитые вещества.

Влияние света на прорастание бывает значительным. Существуют растения, семена которых прорастают легко на свету. К ним относятся, например, морковь, луговой мятлик и др. Другие растения для успешного прорастания семян требуют очень кратковременного светового раздражения, например, табак.

Собранные тотчас после созревания семена обычно ещё не обладают всхожестью; они вступают в так называемый период покоя. У разных растений он имеет различную длительность. Лысенко предложил очень эффективный приём прогревания таких семян, что приводит к быстрому прохождению периода покоя, после чего семена становятся всхожими. Это очень важно для северных районов и для Сибири, где урожай запаздывает и срок до озимого посева очень краток.

Продолжительность сохранения способности семян к прорастанию сильно варьирует у разных растений. У хлебных злаков практически долговечность семян выражается 7—12 годами (иногда до 18 лет). У многих овощных культур семена сохраняют всхожесть в течение 7—13 лет. Известны случаи исключительной долговечности семян. Сохранение всхожести на несколько десятков лет у дикорастущих растений не представляет редкости. Известен случай прорастания семян лотоса, пролежавших несколько сот лет в глубоких торфяниках Маньчжурии.

В искусственных (лабораторных) условиях семена для определения всхожести проращивают на разных влажных подстилках: на песке, войлоке, фильтровальной бумаге, фланели и пр. Лучшей подстилкой служит чистый прокалённый песок.

Быстрый способ определения всхожести семян разработан Гуревичем и состоит в обнаружении дыхания зародыша. Для этого применяются динитробензол и аммиак. Семена погружают в водный раствор динитробензола на 5 часов (при комнатной температуре) и после этого — на 15 минут в раствор аммиака. Оба эти раствора легко проникают внутрь семени. Если зародыш живой, то при разрезе под лупой видно темнопурпуровое окрашивание его.

Морфология проростков. При прорастании семени обыкновенно вначале появляется зародышевый корень, который, вследствие своей «геотропической» реакции, направляется вглубь почвы. В каком бы положении семя ни находилось в почве, прорастающий зародышевый корень, как правило, даёт изгиб книзу. Он опережает в своём развитии другие органы зародыша, благодаря чему молодой проросток быстро укрепляется в почве; кроме того, этим обеспечивается приток новых питательных веществ, так как запасные вещества быстро расходуются.

Спустя некоторое время из семени выступает зародышевый побег, т. е. стебель, несущий листья.

Число корешков у проростков довольно характерно для хлебных злаков. Пшеница даёт обыкновенно 3 зародышевых корешка, ячмень — 5—7 корешков, рожь образует 4 корешка, кукуруза и просо — только 1 корешок. Однако нередко можно видеть отклонения от этих цифр.

Рост проростка. До сих пор сохранил своё демонстрационное значение классический опыт Буссенго, показавший соотношение веществ в семени и проростке. Объектом опыта бы-

ли зёрна кукурузы. Проращивание велось в темноте, чтобы устранить приход веществ путём ассимиляции, и на стерильной почве, чтобы устранить приход веществ (кроме дестиллированной воды) путем всасывания их из почвы. Следовательно, проросток мог питаться только веществами самого семени.

Вес в *г* / Мера	Вес сухого вещества	Крахмал и декстрин	Моносахариды и дисахариды	Масло	Клетчатка	Белковые соединения	Зольные (минеральные) соединения	Вещества неопределенные
В одном семени кукурузы	0,489	0,362	—	0,026	0,029	0,050	0,009	0,013
В одном проростке кукурузы	0,300	—	0,129	0,005	0,090	0,050	0,009	0,017
Разница	— 0,189	— 0,362	+ 0,129	— 0,021	+ 0,061	0,000	0,000	+ 0,004

Из сопоставления данных, приведённых в таблице, убеждаемся, что крахмал и декстрин, бывшие в эндосперме, перешли в простые сахара, причём значительная часть потреблена на рост зародыша, т. е. на построение новых тканей; масло также в большой мере потреблено зародышем; клетчатки, напротив, в проростке оказалось значительно больше, чем в семени, так как усиленное деление и развитие клеток в процессе роста потребовали создания соответствующего материала для образования клеточных стенок; белки количественно не изменились, но это не значит, что они не используются зародышем, — трата их сопровождается восстановлением; минеральные вещества остались без изменения потому, что они непосредственной пищей не являются и служат растению «сырьём» для приготовления органических соединений, а это наступает уже тогда, когда проросток перестаёт пользоваться готовыми органическими веществами семени.

Баланс веществ в семени и в проростке кукурузы, кроме того, показывает, что некоторая часть сухого вещества семени потреблена в процессе дыхания проростка.

Первый период жизни молодого растения в основном характеризуется потреблением органических веществ, отложенных в семени материнским растением. Рост зародышевого корня, укрепление его в почве позволяют всходу уже самостоятельно добывать из почвы необходимые растворы веществ и доставлять их первым листьям для синтеза органических соединений.

Некоторые закономерности морфологического строения вегетативных органов. Основные вегетативные органы семенного растения — корень, стебель и лист — подчинены закономерностям формообразования. Одним из главных факторов строения является полярность растения, под которой понимают морфологическое и физиологическое различия между основанием и верхушкой. Полярность свойственна не только высшим растениям, но и низшим. Так, например, водоросль ботридий (внешнее строение которой изображено на рис. 214) дифференцирована на нижнюю всасывающую часть (основание) и верхнюю испаряющую часть (верхушка). Свойство полярности исторически заложено в растении и в его отдельных частях; практикам-садоводам хорошо известно, что так называемые черенки (отрезки побега) надо сажать в почву морфологически нижним концом, а не верхним, так как корни всегда образуются в основании.

В морфологическом строении растения можно обнаружить явление симметрии. Различают несколько типов симметрии. Радиальную симметрию можно наблюдать на цилиндрических формах частей растения, когда вдоль продольной оси через центр можно провести много или несколько плоскостей и каждая из них разделит данную часть на две симметричные половины. Ствол ели, стебель бамбука, льна-долгунца, цветок картофеля или нарцисса, плод яблони, некоторые шляпочные грибы и т. п. представляют собой удобные объекты для наблюдения радиальной симметрии. У других растений число

мыслимых плоскостей симметрии ограничивается двумя или даже одной. Так, например, лист «новозеландского льна» (Phormium tenax), плод грецкого ореха, почку растений с супротивным расположением листьев можно разделить на симметричные половинки в двух направлениях взаимноперпендикулярными плоскостями. Это будет билатеральная симметрия. У листа, цветка и плода гороха симметричные половинки получаются лишь в одной плоскости сечения (моносимметрия). Бывает, однако, что ни в одной плоскости нельзя получить симметрию, как, например, у листа бумажного дерева (Brussonetia papyrifera) или бегонии, у цветка центрантуса (Kentranthus major).

Для листьев, ползучих побегов, слоевищ многих лишайников и других объектов горизонтального расположения характерно так называемое дорзовентральное строение[1]. Верхняя сторона листа считается брюшной, а нижняя — спинной. Эти стороны листа по своему строению не

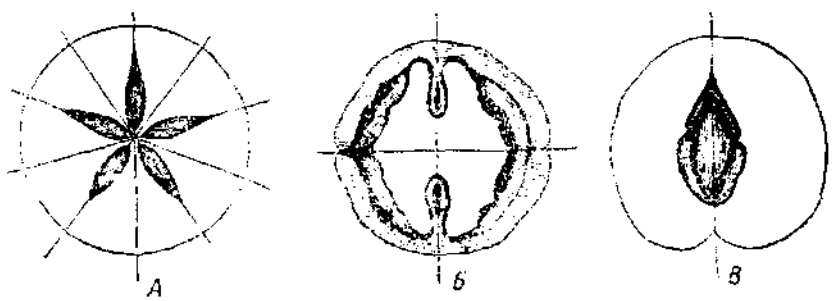


Рис. 63. Схема поперечного разреза через

А — плод яблони, с пятью плоскостями радиальной симметрии; *Б* — плод грецкого ореха, с двумя плоскостями билатеральной симметрии; *В* — плод персика с одной плоскостью симметрии.

являются сходными, симметричными, хотя лист можно, казалось бы, разделить плоскостью, параллельной его поверхности, на две симметричные половинки. Точно также ползучий побег имеет дорзовентральное строение, так как на спинной поверхности его развиваются придаточные корни, а на брюшной — побеги (т. е. стебли с листьями).

Органы растения, занимающие вертикальное положение, называются ортотропными, а занимающие горизонтальное или наклонное к главной продольной оси положение называются плагиотропными.

КОРЕНЬ

Значение корня для растения заключается в следующем: а) корень прикрепляет растение к почве и обеспечивает противостояние растения ветру, бурям; б) поглощает и доставляет растению воду с растворёнными в ней минеральными веществами почвы; в) служит нередко вместилищем запасных питательных веществ; г) выполняет функцию возобновления всего растения (почками); д) является той частью растения, которая вступает в тесные физиологические взаимоотношения, а весьма часто и в прямой симбиоз (сожительство) с бесхлорофильными низшими растениями (бактериями и грибами). Физиологические взаимоотношения могут устанавливаться и с хлорофиллоносными почвенными водорослями (без явления симбиоза).

[1] Латинские слова: *«дорзум»* — спина, *«вентрум»* — брюхо. Дорзовентральный — спинноброшной.

Главный корень развивается из зародышевого корешка и имеет в почве обыкновенно вертикальное положение, углубляясь концом в нижние грунтовые слои. По сторонам главного корня появляются из него боковые корни, которые, в свою очередь, дают начало боковым корням второго порядка, а корни третьего порядка возникают из корней второго порядка и т. д. Боковые корни имеют эндогенное (внутриродное) происхождение. Они растут сперва наклонно или горизонтально в радиальном направлении, но нередко, пройдя некоторое расстояние, отклоняются вглубь грунта.

Придаточными корнями называются такие, которые возникают не из главного или боковых корней, а из частей побега, т. е. из стебля или листьев. Успешному появлению придаточных корней способствует соприкосновение этих частей стебля и листьев с увлажнённой почвой. Придаточные корни у многих растений образуются из нижней зоны стеблей, если её обсыпать влажной почвой. Образуются они, как и боковые корни, эндогенно, возникая часто из так называемых корневищ (подземных стеблей). Иногда они развиваются из гипокотиля (подсемядольного колена), например, у подсолнечника. У злаков они появляются очень рано на смену главному корню, крайне медленно развивающемуся или же совсем останавливающемуся в росте. Подавляющая масса корней у хлебных злаков составляется из придаточных, порождённых так называемыми узлами кущения, т. е. стеблевыми органами. Но не только у злаков, а и у других растений придаточные корни могут составлять основную массу корневой системы (например, у всех луковичных растений).

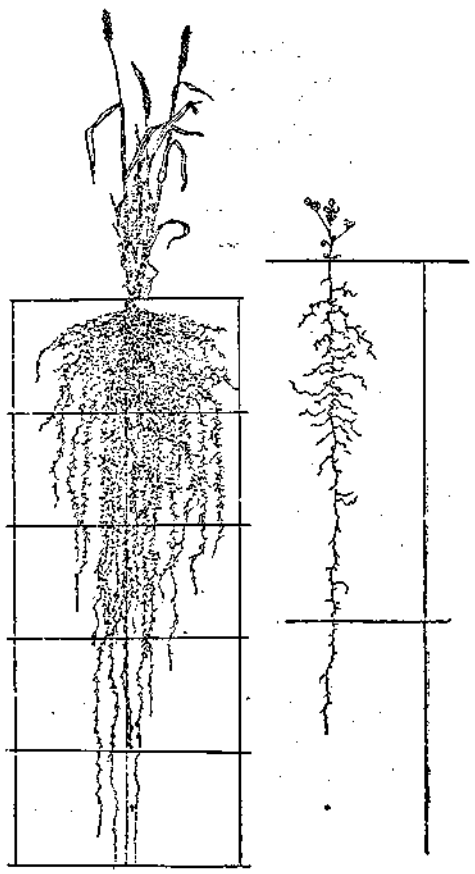


Рис. 64. Мочковатая корневая система пшеницы и стержневая донника.

Зародышевые корни хлебных злаков не отмирают, а продолжают развиваться и сохраняются до конца вегетации растения. В засушливые годы, когда придаточные корни пшеницы, вследствие отсутствия кущения, не развиваются, растения могут существовать лишь за счёт зародышевых корней.

Форма корней разнообразна и характерна для определённого вида растения. По форме различают корни стержневые, когда главный корень достигает мощного развития и резко выделяется по толщине и длине в массе боковых и придаточных. Такими корнями отличаются, например, люцерна, люпин, хлопчатник, одуванчик, щавель (виды Rumex), верблюжья колючка (Alhagi pseudoalhagi) и др.

Мочковатая корневая система состоит из массы придаточных корней. При замирании главного корня развиваются мощные пучки придаточных корней. Такие корни свойственны пшенице, ячменю, овсу, ржи, луковичным растениям.

Особые типы строения корня: конусовидные, веретенообразные, репчатые и т. п. — встречаются у свёклы, моркови, брюквы и др.

Типы корней по характеру роста. Морфология корня, глубина и ширина проникновения корней зависят от вида растения, от условий его обитания, от методов искусственного воздействия на рост растения.

Схематически можно различать три основных типа корневой системы:

а) корни развиваются в глубину, как главный, так и боковые;

б) главный корень замирает, а боковые или придаточные развиваются горизонтально;

в) корни развиваются в обоих направлениях.

Наиболее благоприятна третья из указанных систем. Она позволяет использовать больший объём почвы.

Известно, что дикие растения произрастают определёнными сообществами видов. Число и состав видов травянистых растений в степи или на лугу опре-

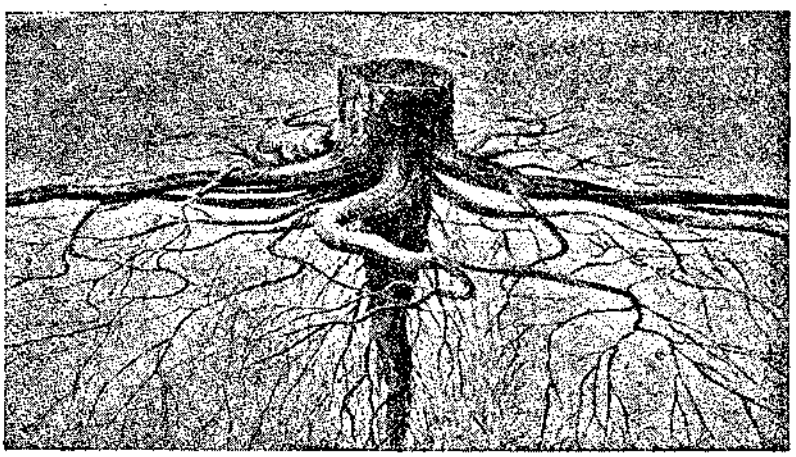


Рис. 65. Стержневой и боковые корни древесного растения.

деляется реакцией их на внешние условия, а также их экологическими взаимоотношениями. Почва и подпочва играют при этом огромную роль. Установлено, что существование тех или иных видов в степном сообществе зависит в большой степени от типа корневых систем. Одни виды развивают горизонтальные массы корней в верхнем слое почвы; другие виды проходят стержневыми корнями сквозь этот, уже занятый, горизонт и начинают ветвиться в более глубоких слоях.

На развитие корневой системы влияют надземные части растения, тип почвы, её влажность, содержание и распределение зольных элементов в почве и подпочве и мн. др.

Сосна представляет яркий пример изменчивости и приспособляемости корневой системы. Один и тот же вид сосны (Pinus silvestris) способен расти на гранитных и известняковых скалах, на песках, на болоте. У одних развивается глубоко идущий стержневой корень (на песках), у других — сильно разветвлённые в поверхностных слоях горизонтальные корни (на болоте). Сосну можно встретить в тундре, на болотах Полесья, на песках Украины, в горах Кавказа. Правда, это особые экотипы. Корни лиственницы в северной сибирской тайге развиваются нередко лишь в поверхностных слоях земли, так как на небольшой глубине простираются пласты вечной мерзлоты.

Сильно развитые корни наблюдаются у диких многолетних видов люцерны, эспарцета, клевера, люпина, астрагала и других бобовых.

Корни горных растений ветвятся в зависимости от трещиноватости скал, проникая в доступные щели, раздвигая их и нередко ускоряя разрушение породы.

Среди горных растений со скальным типом корней обычными являются дикие плодовые растения, как дикие виды груши на Кавказе, алыча, тёрн, многие травянистые растения.

Особенно успешно развиваются на скальных субстратах корни инжира, дикой маслины, можжевельника, таусагыза, айланта.

Корни многих древесных, кустарниковых и травянистых растений развивают на своих (по преимуществу горизонтальных) ответвлениях придаточные почки, которые образуют надземные побеги (корневые отпрыски). Такие растения называются корнеотпрысковыми. Наша лесная осина (Populus tremula) является хорошим примером древесных корнеотпрысковых; из кустарников — сирень; из травянистых — сорное растение розовый осот (Cirsium arvense). Дикая яблоня Сиверса (Malus Sieversii), в изобилии произрастающая в горах Средней Азии совместно с диким грецким орехом, отличается такой энергией образования отпрысков, что крупные естественные насаждения этого вида в несколько сот стволов связаны общей корневой системой, и среди них находится вполне жизнеспособное исходное (материнское) дерево.

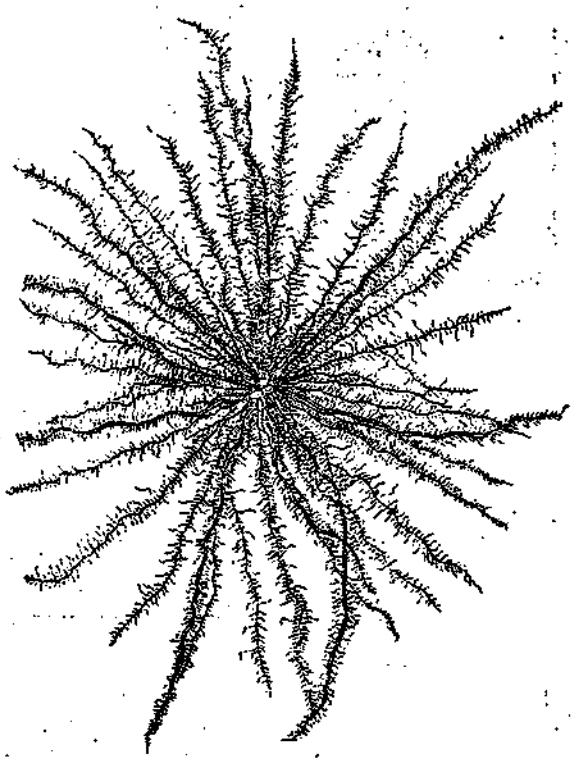


Рис. 66. Придаточные корни кукурузы в горизонтальной плоскости.

Разнообразие корней пустынных растений необычайно велико и определяется динамикой водного режима. Весной в пустынях развиваются кратковременно вегетирующие растения (с марта до мая), так называемые эфемеры, которые используют влагу поверхностных слоёв от скудных весенних дождей. Корневая система их мелкая, слабо развитая. Корни многолетних пустынных растений вертикальные (стержневые) или, наоборот, горизонтальные. Сочетания обоих типов встречаются редко.

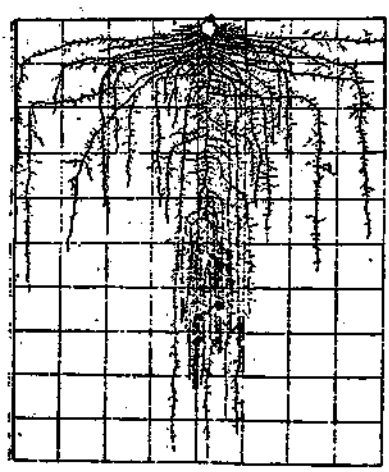


Рис. 67. Корень сахарной свёклы.

Горизонтальное протяжение корней иногда весьма значительное. У кандыма, жузгуна (Calligonum caput medusae), песчаного кустарника из пустыни Кара-Кумы, боковые корни достигают 20 *м* длины, а в глубину простираются только до 1,5—2,0 *м*. Такое распределение позволяет им удерживаться на движущихся барханных песках. Такие пустынные растения, как саксаулы, развивают корни с двумя зонами ветвления — подповерхностной и глубинной (на глубине 3—4,5 *м*). Эти две разветвлённые зоны корней соединены промежуточной стержневой частью. Такое распределение позволяет верхней зоне использовать почвенную влагу от скудных дождей, а нижней — капиллярную влагу грунтовых вод. Интересно образование песчаных чехлов на корнях пустынных растений, получающихся от склеивания песчинок и корневых волосков, как у селина (Aristida Karelini) и др.

В наших среднеазиатских полупустынях растёт характерный вид — верблюжья колючка (Alhagi kirgizorum); длинностержневой корень её проникает до глубины 15 *м*, где он

находит грунтовые воды; обитая в полупустыне, это растение вполне обеспечено водой и испаряет огромные количества ее, в $2^1/_2$ раза превышающие испарение на единицу листовой поверхности у пшеницы.

Корни культурных растений менее разнообразны вследствие того, что человек создаёт для их развития разрыхлённый культурный слой. Методы воздействия человека на почву, в виде вспашки, рыхлений, удобрений, севооборотов, орошения и т. п., оказывают глубокое изменяющее влияние на корневую систему.

Корни проростков полевых растений могут проникать на значительную глубину. Корни проростков люцерны в фазе 2—3 листьев достигают глубины свыше 1 *м*, овса — 80 *см*, люпина — 70 *см*, пшеницы — 45 *см*, кукурузы — 30 *см*. Стержневой корень двухлетнего сеянца дуба (Quercus robur) проникает в глубину на 1,5—2 *м*, в то время как надземная часть его очень мала.

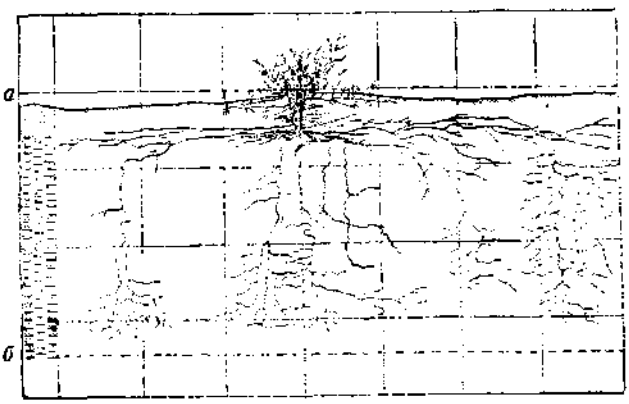


Рис. 68. Корневая система борджока (Ephedra strobilacea) в песчаной пустыне Кара-Кум

а — корневища с побегами; *б* — уровень грунтовых вод.

У большинства взрослых культурных растений корни распределяются и вертикально и горизонтально, с преобладанием в том или ином направлении.

Радиальное распространение корней является не менее характерным признаком у культурных растений. Корни кукурузы, не особенно глубоко проникая в подпочву, очень сильно развиваются в радиальном направлении. Этим отличается также картофель. Арбузы и тыквы развивают в ширину еще более мощные разветвления (до 5 *м*). Корни винограда разветвляются в зависимости от почвы и грунта. У плодовых деревьев корни сильно развиваются в горизонтальном направлении, далеко выходя за пределы окружности кроны (в 2—5 раз длиннее). Подземная система растения в общем значительно превышает своей площадью надземную, нередко в 5—15 раз.

При кажущемся небольшом объеме почвы, занятом корнями одного растения ржи, культивируемой в оранжерейных условиях (в ящиках), общая длина всех корней (без корневых волосков) оказалась равной 623 *км*, а с корневыми волосками — свыше 11 тыс. *км*. В полевых условиях общая длина корней без волосков была равна 64 *км*.

В последнее время выяснилось огромное влияние витамина B_1 (тиамина) на рост корневой системы. Если отрезать корневую систему от надземной части и воспитывать её на стерильной, искусственной питательной среде, состоящей из раствора различных минеральных соединений (калия, фосфора, магния, кальция, азота и др.) с добавлением микродоз бора, цинка, железа и др. и, конечно, — ввиду удаления фотосинтезирующей поверхности — с добавлением органических питательных соединений в виде глюкозы и сахарозы, то при наличии тиамина (0,0005 *г* на 1 *л* воды) происходит неограниченный рост корневой системы; её приходится всё время подрезать, в то время как у контрольных экземпляров, воспитываемых на той же среде, но без наличия тиамина, рост корней прекращается. Ныне с успехом применяют, помимо витамина B_1, ещё добавочные, как витамин B_6, витамин РР (никотиновую кислоту) и др. Весьма успешные результаты получены на многих растениях: томате, люцерне, клевере, редьке, петунии, горохе, льне и др. Теперь становится понятным сожительство корней высших растений с почвенными грибами: последние продуцируют витамины группы *B*, которыми они снабжают зелёное растение через корень, и обеспечивают сильное развитие корневой системы (об этом см. ниже).

Анатомическое строение корня. Первичное строение. Самостоятельная жизнь семенного растения начинается с того момента, когда зародышевый корень, который при начале прорастания первым трогается в рост, углубится в почву и начнёт пользоваться почвенными растворами, а зародышевый стебель с семядолями и почкой выйдет к свету; у проростка начнётся процесс фотосинтеза. В это время свет уже безусловно необходим.

Рост корня и почки происходит путём деления клеток в образовательной ткани. И корень и стебель растут только своими верхушками, окончания которых называются конусами нарастания. Несколько выше кончика корень покрыт множеством мелких волосков.

На кончике корня находится корневой чехлик. Это как бы колпачок, который защищает нежное окончание корня от повреждений при углублении его в почву. Этим конус нарастания корня отличается от конуса нарастания стебля, который не имеет чехлика.

При углублении в почву клетки чехлика стираются, отслаиваются и, ослизняя ход, облегчают последующее движение и развитие корня; взамен их появляются новые. Под чехликом находится зона делящихся клеток, меристема корня. Все ткани корня возникают из этой образовательной зоны, точно так же и клетки чехлика образуются у двудольных из этой меристематической ткани конца корня; у однодольных же чехлик имеет свою обособленную меристему. Число инициальных клеток различно. Двудольные растения характеризуются наличием целой группы их на конце корня. Наружный слой образует клетки так называемого дерматогена, из которых потом формируется первичная покровная ткань (эпидермис) и чехлик, средний ярус даёт начало периблеме, из клеток которой потом формируется первичная кора, а верхний — плероме корня, из клеток которой формируется в дальнейшем центральный цилиндр корня.

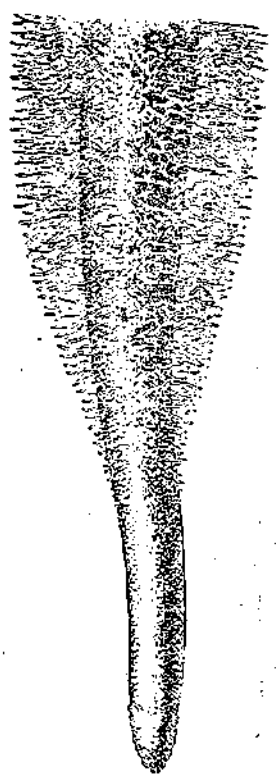


Рис. 69. Кончик корня с корневыми волосками и чехликом.

Длина зоны образовательной ткани не превышает нескольких миллиметров (2—3 *мм*). Выше этой зоны находится зона роста (разрастания) клеток. Здесь клетки, имеющие вначале изодиаметрическую форму, вытягиваются, становятся цилиндрическими, в них появляются вакуоли. Совокупный рост клеток в этой зоне создаёт ту силу, благодаря которой корень углубляется в почву. Если в первой зоне клетки были типично меристематическими, здесь они уже заметно вакуолизированы и начинают дифференцироваться по своей форме. Эта зона также невелика, всего в несколько миллиметров.

Ещё выше находится зона специализации клеток. Здесь клетки преимущественно дифференцируются, специализируются и ещё способны к растяжению. В плероме одни клетки превращаются в трахеи и трахеиды, другие — в ситовидные трубки, третьи — в клетки сердцевины и т. д.

Клетки периблемы превращаются в первичную кору корня, состоящую из паренхимных клеток основной ткани. Наконец, клетки однослойного дерматогена путём деления образуют кожицу.

Кожица окончания корня отличается от кожицы стебля и листа нежностью и тонкостью своих клеточных оболочек, полным отсутствием устьиц и кутикулы и лёгкой проницаемостью для воды. Эти особенности стоят в тесной связи с функцией корня. Кожица корня, отличаясь от кожицы стебля и листа своей поглощающей функцией, носит особое название эпиблемы. Клетки кожицы корня способны образовывать корневой волосок, но эти волоски возникают лишь на ограниченном участке, в некотором отдалении от кончика корня, там, где уже оканчивается зона его роста. Каждая клетка эпидермиса в этой зоне способна образовать корневой одноклеточный волосок, и если это не видно на микроскопических срезах, то объясняется тем, что срез не захватывает волоски всех клеток в данной плоскости. Совершенно лишены волосков корешки водных растений или же волосков у них крайне мало. Волоски раз-

виваются в большом количестве, так что на каждый квадратный миллиметр их приходится по нескольку сотен и в редких случаях до двух тысяч. Их легко видеть на молодых корешках при водной культуре.

В корневой волосок вырастает лишь участок внешней стенки клетки, который вытягивается в слепую (замкнутую) трубочку несколько бутыльчатой формы, имеющую длину от 0,15 до 1 *см* и всего несколько сотых миллиметра в поперечнике. Особенно крупные волоски получаются при возникновении корешков не из семян, а из черенков (отрезков побега). Длинные волоски (1 *см*) бывают у всходов сахарной свёклы, тыквы. У злаков корневые волоски имеют длину от 0,75 до 2 *мм*. Из хлебных злаков более длинные волоски свойственны ячменю и овсу. У яровых сортов волоски длиннее, нежели у озимых.

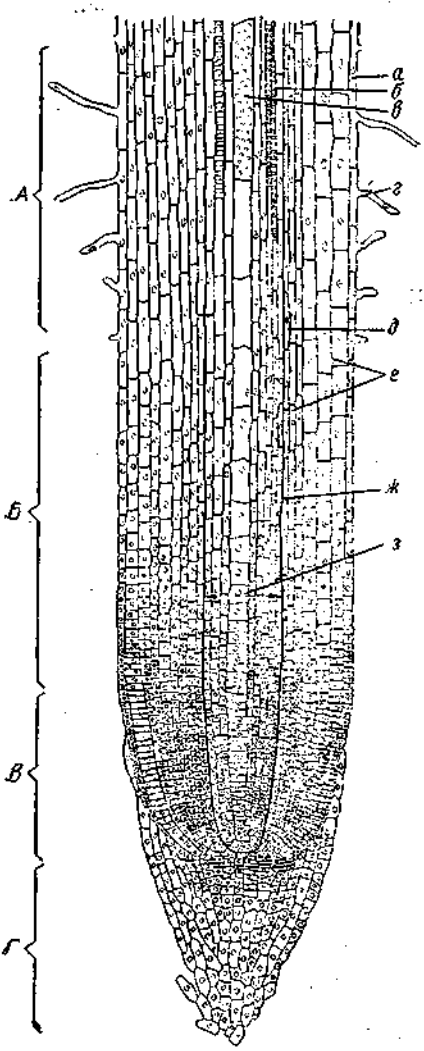


Рис. 70. Продольный разрез через кончик корня ячменя (Hordum vulgare)

а — эпидермис; *б* — спиральные сосуды; *в* — центральные, точечные сосуды; *г* — корневые волоски; *д* — эндодерма; *е* — коровая паренхима; *эс* — перицикл; *з* — прокамбий. Внизу корневой чехлик, прикрывающий зону деления клеток.

Поверхность эпиблемы, образующей волоски, покрыта не кутикулой, как у надземных частей растения, а слоем слизистого вещества, склеивающего корневые волоски с частицами почвы. Это объясняется тем, что стенки корневых волосков у многих растений содержат много пектиновых веществ.

Если вынуть проросток из почвы, на корнях его всегда висит ком земли, плотно удерживаемый волосками. При врастании волоска в массу почвы он деформируется вследствие своей эластичности. Корневые волоски недолговечны. Спустя 10—20 дней они отмирают, а на смену им образуются на успевшем вырасти новом участке корешка новые корневые волоски. Весь участок корешка, покрытый волосками, имеет в длину лишь несколько сантиметров, а иногда даже и миллиметров. Стенки корневых волосков могут утолщаться, одревеснеть, и тогда волосок живет до 2 лет (у ряда сложноцветных), не теряя при этом способности всасывания воды.

Первичная кора корня — рыхлая паренхимная ткань, состоящая из тонкостенных живых паренхиматических клеток. Под клетками эпиблемы первый слой клеток первичной коры корня называется э к з о д е р м о й. Он отличается от глубже расположенных тем, что клетки его крупные и многогранные, способны при разрастании, смыкаясь гранями, создавать сплошной слой без промежутков. Это приспособление необходимо потому, что после отмирания эпиблемы с корневыми волосками расположенные под нею клетки экзодермы несколько пробковеют и до образования настоящей пробки пробковым камбием играют роль временной защитной покровной ткани.

Межклеточники в первичной коре развиты значительно, обладая иногда свойствами аэренхимы (например, у риса). Первичная кора служит, главным образом, для накопления почвенных растворов, впитываемых корневыми во-

лосками и передаваемых корой в центральный цилиндр корня. Самый внутренний слой первичной коры, облекающий центральный цилиндр, называется эндодермой; последняя является физиологически важной частью корня и наиболее чётко выражена у однодольных растений. Она состоит из одного ряда клеток (иногда из двух), образующих плотное, без межклеточников, кольцо вокруг центральной части корня. Двурядная эндодерма встречается редко, например, у лимонника (Schizandra chinensis), у сассапарили (Smilax excelsa). Большинство клеток эндодермы имеет утолщённые и опробковевшие радиальные и внутренние стенки, и только стенки, обращённые в сторону коры, остаются неутолщёнными. Эти клетки во взрослом состоянии не содержат протопласта. В первой фазе развития утолщаются одни лишь радиальные стенки (пятна Каспари). При точном исследовании оказывается, что пятна Каспари представляют собой, повидимому, оптическое явление, объяснимое волнистостью боковых стенок. Эта волнистость вызывается неравномерными суберинизацией и одревеснением радиальных стенок клеток эндодермы. После омертвения тканей (что бывает после лабораторных обработок) получается складчатость суберинизированных стенок, дающая под микроскопом характерную картину утолщения.

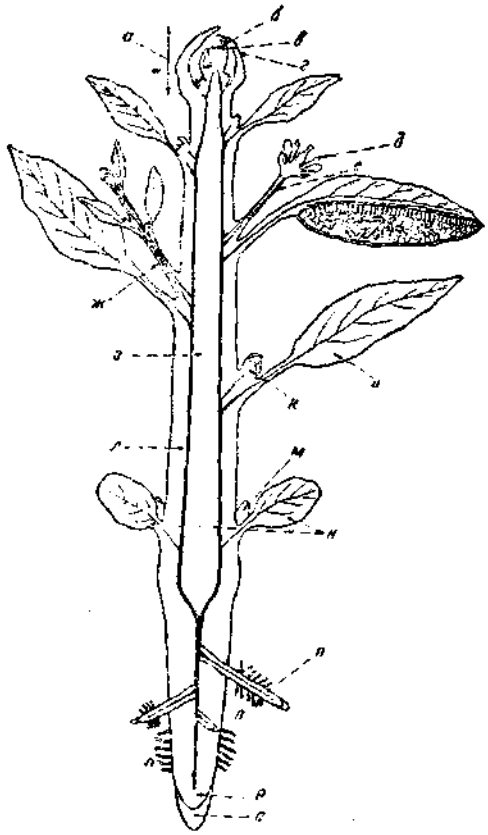


Рис. 71. Схема двудольного растения

а — верхушка стебля; *б* — листовые бугорки; *в* — конус нарастания; *г* — примордиальный лист; *д* — цветок; *е* — цветоножка; *ж* — пазушный побег (боковая ветвь); *з* — сердцевина; *и* — пазушная почка; *к* — лист; *л* — проводящая ткань; *м* — спящая почка в пазухе семядоли; *н* — семядоля; *о* — боковой корень; *п* — корневые волоски; *р* — кончик корня; *с* — чехлик.

Если бы все клетки эндодермы имели утолщённые и опробковевшие стенки, весь центральный цилиндр был бы изолирован сплошным, непроницаемым для воды, чехлом. В действительности некоторые клетки эндодермы остаются тонкостенными, а оболочки их неопробковевшими. Они называются пропускными клетками. Только через эти клетки, словно через микроскопические шлюзы, вода имеет возможность под давлением проникнуть из клеток коры корня в его центральную часть, где расположен сосудистый пучок. Пропускные клетки расположены против элементов ксилемы в пучке, что сокращает путь всасываемой воды из первичной коры в сосуды и трахеиды. Клетки молодой эндодермы с пятнами Каспари пока остаются живыми, так как у них суберинизируются только радиальные стенки. Цитоплазма этих клеток плотно прилегает к полосам Каспари, и диффузия в радиальном направлении хотя и происходит, но затруднена.

Центральный цилиндр, возникший из плеромы, имеет обособленный самый внешний слой клеток, который называется перициклом. Он находится непосредственно под эндодермой первичной коры и, подобно ей, опоясывает центральную часть корня. Следовательно, самый вну-

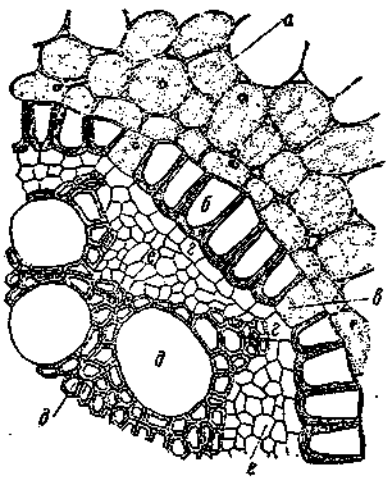


Рис. 72. Часть поперечного среза всасывающей зоны корня ириса

а — клетки первичной коры; *б* — эндодерма; *в* — пропускные клетки; *г* — перицикл; *д* — сосуд первичной ксилемы; *е* — первичная флоэма.

тренний слой коры — эндодерма — соприкасается с самым внешним слоем центрального цилиндра — перициклом. Соприкосновение даёт типичную картину: радиальные стенки клеток перицикла не совпадают с радиальными стенками клеток эндодермы, а упираются в тангентальные стенки. Перицикл и эндодерма свойственны не только корню, но и стеблю. Они одевают собой внутреннюю часть (стержень) всей оси растения; эта внутренняя часть, как уже отчасти известно, называется стелой (см. о стеле в филогенезе).

Наиболее распространённый тип перицикла — однослойный, т. е. состоящий из одного ряда клеток. Клетки имеют паренхиматическую форму. Но у представителей семейства бобовых (Leguminosae) перицикл однослойный только в некоторых частях (против протофлоэмы), а в других частях (против протоксилемы) [1] — дву- или многослойный. Многослойный перицикл не представляет редкости (например, у грецкого ореха, у некоторых представителей семейства тутовых, у всех голосеменных растений). У многих однодольных, в том числе у злаков, перицикл однослойный, но прерванный в зонах пропускных клеток, так что протоксилема центрального цилиндра подходит прямо к пропускным клеткам эндодермы. Многослойный перицикл — более древний тип.

Перицикл — образовательная ткань. Клетки его способны делиться. Однако они делятся периодически, а не постоянно, как клетки камбия. Перицикл, как образовательная ткань, даёт начало: а) боковым корням, б) паренхиме и млечникам первичного строения, в) пробковому камбию, г) частично обычному камбию, д) придаточным почкам у корнеотпрысковых растений. Стенки клеток перицикла тонкие, целлюлозные; плазма живая и деятельная. Однако со временем в корнях однодольных растений стенки клеток его древеснеют и утолщаются.

Образующиеся первыми из прокамбия ксилемные элементы носят название протоксилемы; позднейшие называются метаксилемой. Соответственно флоэмные элементы именуются протофлоэмой и метафлоэмой. Ксилема и флоэма в центральном цилиндре корня при его первичном строении (в зоне корневых волосков, т. е. в зоне всасывания) чередуются в радиальном порядке. Ксилема при таком расположении имеет часто звездообразную форму на поперечном разрезе корня, причём число лучей ксилемы бывает различное. У многих растений (свёкла, капуста и др.) ксилема имеет

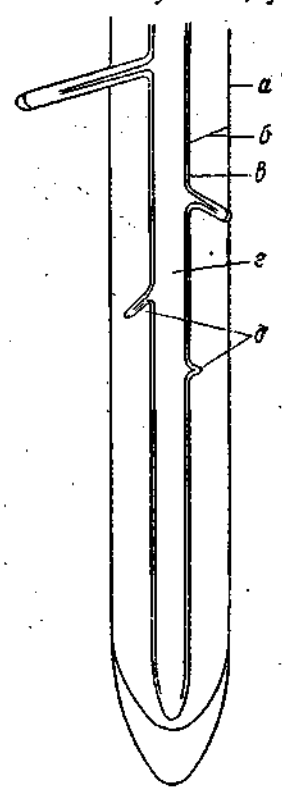


Рис. 73. Образование боковых корней (схема)

а — кожица; *б* — кора; *в* — перицикл; *г* — центральный цилиндр; *д* — боковые корни.

[1] Протофлоэма, протоксилема — первые по возникновению элементы пучка.

только два луча; у лука — 6 лучей, у аира (Acorus calamus) 8—9, у винограда — более 10, у видов яблони и груши 3—5; но у некоторых пальм доходит до нескольких сот лучей. Кроме того, в боковых корнях число лучей нередко иное, чем в главном корне. Признак этот вообще изменчивый.

Как раз против этих радиальных лучей ксилемы в перицикле главного корня закладываются боковые корни. Протоксилема состоит из кольчатых и спиральных сосудов; они расположены на концах лучей, примыкая к перициклу; метаксилема расположена ближе к центру корня, в основании лучей, и сосуды её являются точечными, сетчатыми и лестничными. Протофлоэма и метафлоэма занимают соответственное положение между лучами ксилемы, причём протофлоэма также подходит к перициклу. Основная ткань (паренхима) имеется и в ксилеме и во флоэме. У некоторых растений она, кроме того, образует сердцевину, но вообще это характерно не для корня, а для стебля. Во флоэме паренхимы значительно больше, чем в ксилеме. Как обычно, паренхима окружает своей массой проводящие элементы.

Необходимо остановиться на особенностях развития ксилемных элементов в корне (первичного строения). В корне первичными тяжами ксилемы, образовавшейся из прокамбия, являются те, которые расположены в области перицикла (т. е. самые внешние части ксилемных лучей). В дальнейшем развитие ксилемы идет по направлению к центру оси, т. е. центростремительно. Это называется э к з а р х н ы м (заложенным извне) типом развития ксилемы. Обыкновенно получается, что позднейшие (самые глубокие метаксилемные) части лучей встречаются в центре оси, и сердцевина поэтому чаще не развивается (она обычна у однодольных). Таким образом, корень всегда экзархен.

Вторичное строение корня. У большинства однодольных растений и у некоторых двудольных существует только первичное строение корня. Оно сохраняется до конца жизни растений [1]. Двудольные растения даже в стадии проростков, после появления первых листьев, имеют в корнях вторичные изменения, ведущие к увеличению объема проводящей системы корня и стебля.

Изменения начинаются в паренхимной ткани, под метафлоэмой. Клетки её начинают приобретать способность к делению и росту. Возникает камбий, как вторичная образовательная ткань. Клетки его сильно вытягиваются и начинают делиться тангентальными перегородками. Прослойки камбия, захватывая на концах новые участки паренхимы, начинают удлиняться, загибаются кнаружи и, обойдя всю флоэму с обеих сторон, примыкают к перициклу. В это время участки перицикла над протоксилемой также приходят в деятельное состояние и начинают делиться тангентальными перегородками. Все возникшие участки камбия смыкаются своими концами с тангентально делящимися клетками перицикла и образуют сплошное, пока извилистое, камбиальное кольцо.

Деятельность камбия выражается в том, что он откладывает кнаружи вторичную флоэму, а по направлению к центру — вторичную ксилему. Кроме того, он откладывает еще особые паренхиматические клетки радиальных лучей. Радиальные паренхимные лучи — это радиально располагающиеся прослойки паренхимной ткани в массе ксилемы и флоэмы [2]. Они облегчают обмен веществ и газообмен между наружными и внутренними зонами корня. Клетки их богаты запасными углеводами.

Первоначально волнистое кольцо камбия принимает постепенно вид окружности или овала вследствие того, что камбий на вогнутых участках, главным образом напротив участков первичной флоэмы, продуцирует вторичную кси-

---

[1] Некоторые однодольные, как североамериканские юкки, драконовые деревья (Dracaena) с островов Канарских и Сокотры, отличаются вторичным утолщением корня.

[2] Эти лучи обычно называют с е р д ц е в и н н ы м и, что в приложении к корню неправильно ввиду отсутствия сердцевины.

лему интенсивнее, в большей массе, нежели на выпуклых участках (напротив участков первичной ксилемы). В результате этого первичная флоэма, а также вторичная, откладываемая уже камбием, отодвигаются кнаружи; вместе с ними отодвигается и камбий в этих зонах, подпираемый новыми отложениями ксилемы. Первичная и вторичная ксилемы сливаются в общую группу.

Выравненное кольцо камбия обусловливает и правильное равномерное утолщение корня. Радиальное расположение элементов флоэмы и ксилемы нарушается, и отныне вторичная флоэма будет располагаться в наружной, а вторичная ксилема — во внутренней зонах корня. Вторичные радиальные лучи образуются в значительно большем числе, нежели первичные. Располагаются они между первичными и состоят из 1—3 продольных рядов паренхимных клеток.

В состав вторичной ксилемы входят сосуды и трахеиды, в некоторой степени либриформ, древесинная паренхима. Последняя нередко развита сильнее,

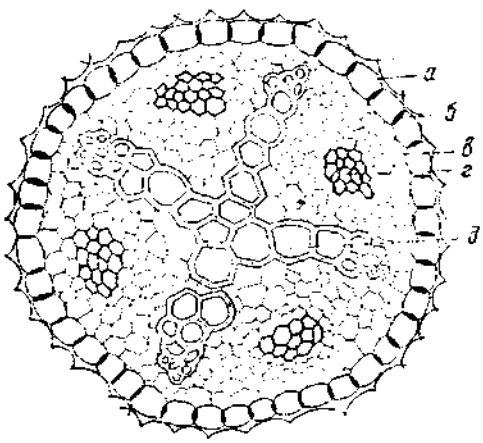


Рис. 74. Поперечный срез центрального цилиндра корня лютика (первичное строение)
а — эндодерма; *б* — пятна Каспари; *в* — перицикл; *г* — флоэма; *д* — ксилема.

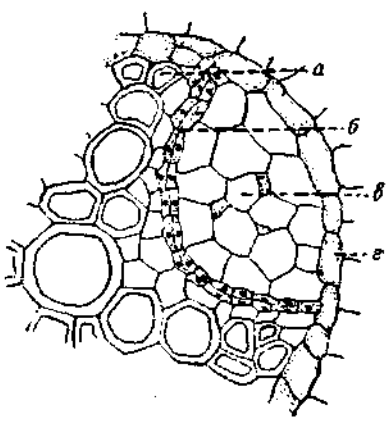


Рис. 75. Заложение камбия в корне (часть поперечного среза)
а — ксилема; *б* — камбий; *в* — флоэма; *г* — перицикл.

чем остальные части вторичной ксилемы. Обычно она окружает сосуды. Она заполняется при этом запасными питательными веществами.

Подавляющее большинство однодольных вторичного строения не имеют. Взамен этого у них сохраняется средняя и внутренняя части первичной коры; стенки её перицикла и центральной паренхимы одревесневают (этим объясняется прочность корней многих злаков, используемых для производства щёток). Нет у них и пробкового камбия.

Вторичная флоэма состоит из значительной массы лубяной паренхимы, иногда очень крупноклеточной и часто кристаллоносной; вместе с радиальными лучами она называется в т о р и ч н о й к о р о й. В ней откладывается много разнообразных запасных веществ, прежде всего крахмал или инулин. За счёт этих запасов развивается корневая поросль, если срубить ствол дерева или если надземные побеги отмерзают нацело (в том числе у травянистых многолетников). Во вторичной коре корня может образоваться много других органических соединений: витамины, каротиноиды, белки, алкалоиды, глюкозиды, каучук и гуттаперча (в млечниках), смолы и др. В паренхиме ксилемы, если она сильно развита (как у хрена, репы, редьки, цикория и др.), также откладывается много запасов. Кроме того, во вторичной флоэме образуются склеренхимные волокна.

Вторичные изменения в центральном цилиндре сопровождаются изменениями в коровой части корня. Из клеток ткани, возникающей из перицикла, образуется слой пробкового камбия. Откладывая наружу, т. е. к толще коры, слои пробки, он вызывает сбрасывание всей первичной коры вместе с эндо-

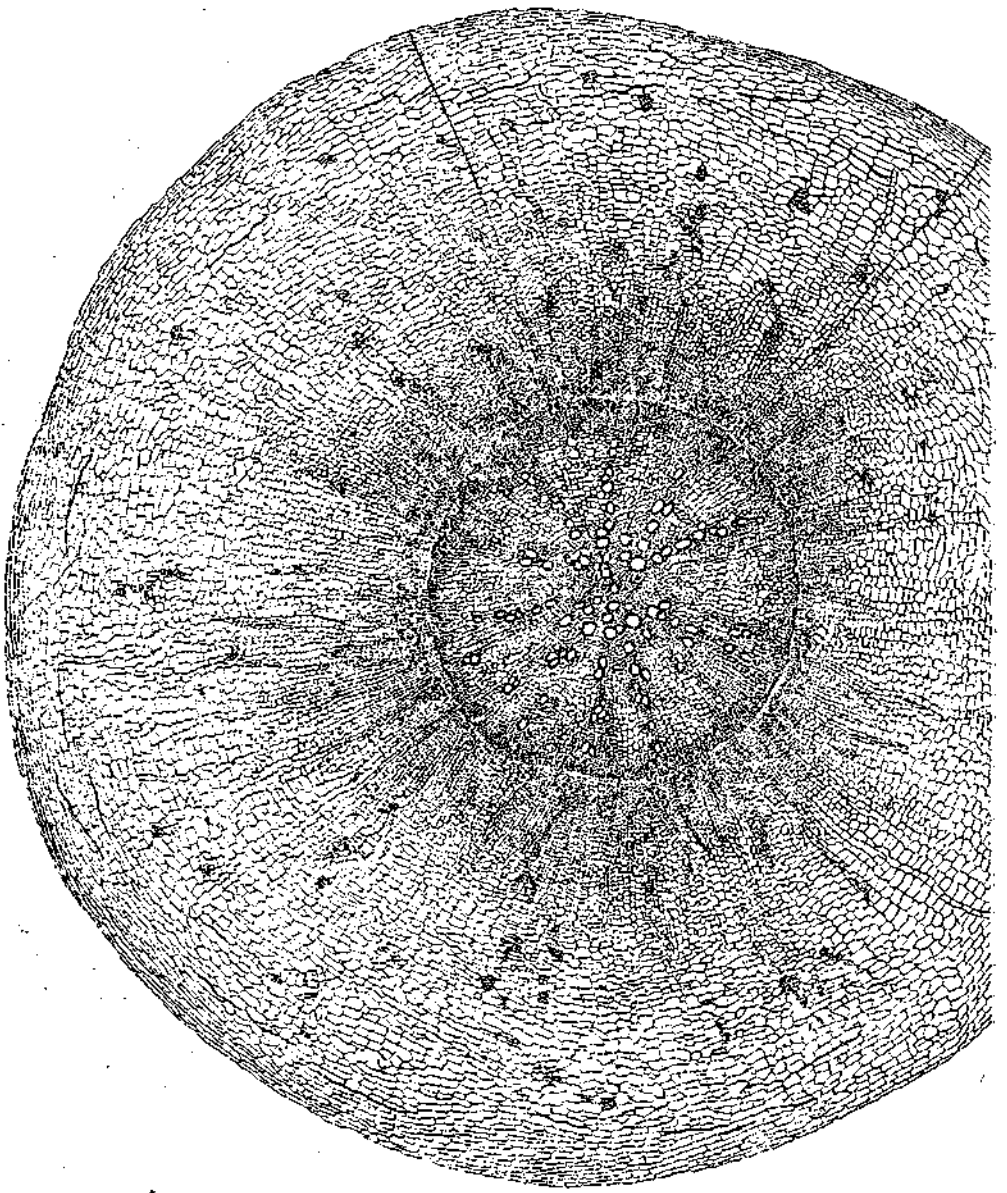


Рис. 76. Вторичное строение корня моркови (преобладает зона флоэмная).

дермой. Внутрь откладывается 1—2 слоя крупноклеточной феллодермы. В дальнейшем могут образовываться новые и более глубоко расположенные перидермы, что приводит к отмиранию не только всей первичной флоэмы, но и более старой части вторичной флоэмы.

Особенности строения корня моркови и редьки. Подобно свёкле, корни моркови и редьки в первичном строении характери-

зуются двухлучевым пучком. В дальнейшем у моркови образуется мощная коровая крупноклеточная паренхима. В массе этой паренхимы разбросаны в радиальном направлении участки флоэмы. Ксилема развита слабо и занимает

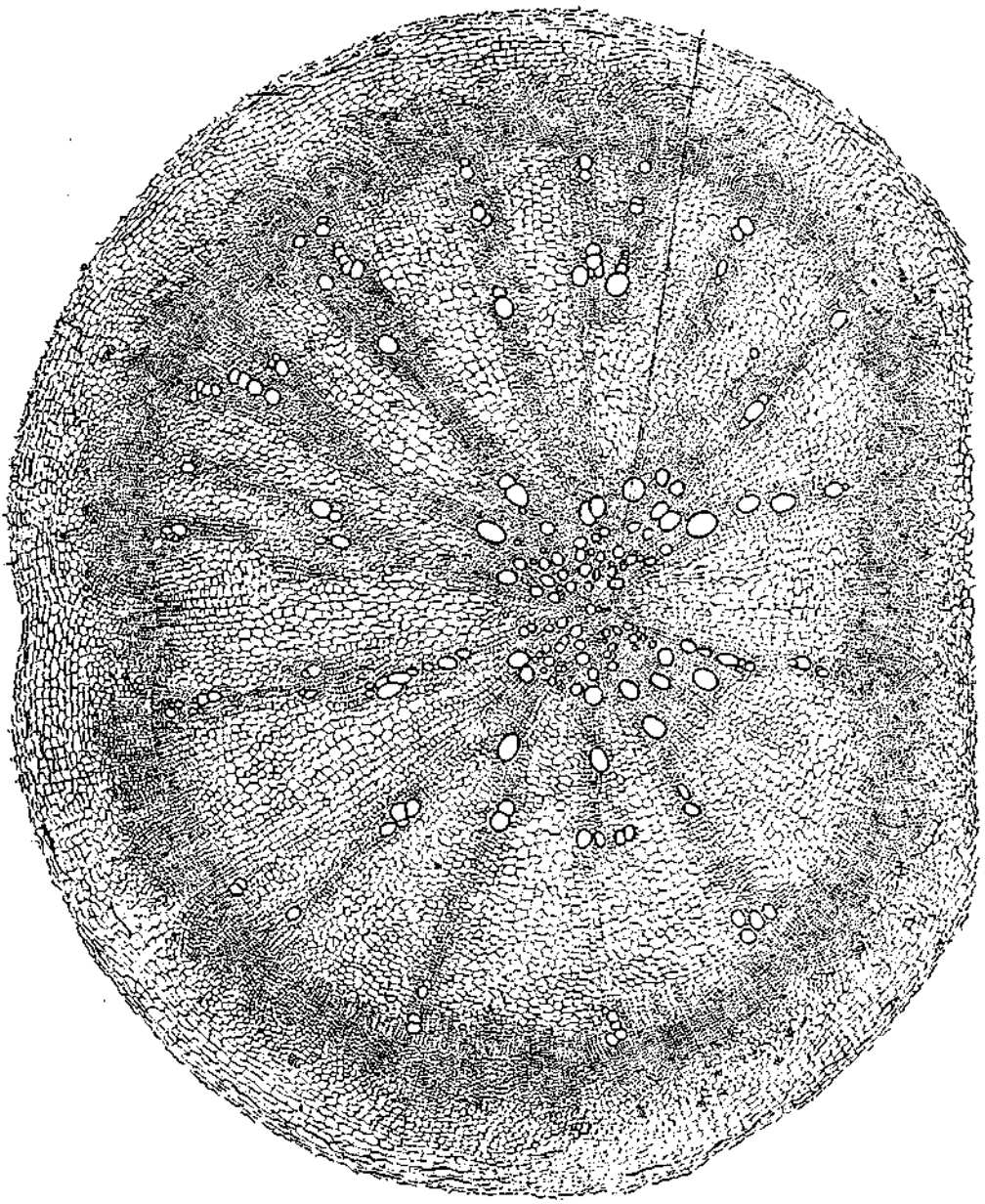


Рис. 77. Вторичное строение корня редьки (преобладает зона ксилемы).

незначительную внутреннюю часть «корнеплода». Механические ткани отсутствуют. Снаружи «корнеплод» защищён пробкой.

«Корнеплод» редьки, наоборот, отличается мощным развитием паренхимы вторичной ксилемы; вторичная кора занимает лишь узкую периферическую часть. Поэтому при надкусывании редька кажется твёрдой, а морковь — мягкой.

Млечники корня. Строение корня кок-сагыза. Во вторичной коре у некоторых растений, как кок-сагыз, тау-сагыз и др., широкое развитие получают млечники, которые, анастомозируя, образуют чехлы или же располагаются отдельными пучками. В этих млечниках много каучука. Членистые млечники могут образоваться как из перицикла, так и из камбия, т. е. они могут быть первичного и вторичного происхождения. Нечленистые млечники ведут своё происхождение ещё от зародыша семени, где имеется несколько исходных клеток, которые растут вместе с органами, ветвятся и достигают гигантских размеров. Новых нечленистых млечников никогда не образуется.

Нашими основными каучуконосными растениями являются кок-сагыз и отчасти тау-сагыз.

У тау-сагыза первые млечники образуются из перицикла и располагаются дугообразными участками над первичной флоэмой проводящего пучка. Кроме того, другие млечники возникают в первичной флоэме из прокамбия. Как перициклические, так и прокамбиальные млечники недолговечны, поэтому млечники первичного происхождения практического значения не имеют. Постоянно действующая млечная система у тау-сагыза — вторичного происхождения, т. е. она возникает из камбия.

Первичные млечники появляются у одно-двухдневного проростка в перицикле конуса нарастания стебля. Эти млечники переходят в корень вместе с перициклом и проводящим пучком. Образование млечников из прокамбия происходит параллельно образованию других элементов протофлоэмы. Первичная млечная система, после отодвигания её вторичной флоэмой корня к периферии, отрезается пробковым камбием и сбрасывается. Млечная система вторичной флоэмы достигает мощного развития. Млечники располагаются небольшими группами, закономерно связанными с группами вторичной флоэмы, примыкая к ситовидным трубкам. Млечный сок в корне тау-сагыза скопляется большими массами в особых вместилищах, образующихся от разрыва и растворения стенок млечников и смежных с ними участков тонкостенного луба.

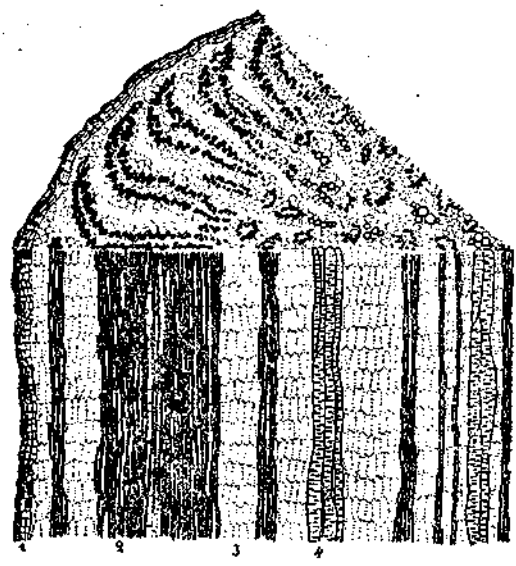


Рис. 78. Часть корня кок-сагыза (вторичное строение)

1 — пробка; *2* — млечники; *3* — паренхима коры корня; *4* — сосуды.

Корень кок-сагыза имеет крупноклеточную паренхиму первичной коры, эндодерму с пятнами Каспари, двухлучевой радиальной пучок; сердцевины нет. Вторичное строение начинается уже у всходов. К этому времени в перицикле образуется перидерма, и пробковый камбий сбрасывает первичную кору. Вторичная ксилема занимает небольшой объём. Паренхима ксилемы не одревеснеет. Многолетний корень кок-сагыза характеризуется наличием годичных колец в древесине (ксилеме). Вторичная кора достигает мощного развития по сравнению со вторичной древесиной. Паренхима крупноклеточная, рыхлая, богатая отложениями запасного инулина. Членистые млечники камбиального происхождения образуют во вторичной коре ряд концентрически развившихся в массе основной ткани сетчатых цилиндров. Основная ткань с ситовидными трубками не только образует широкие прокладки между этими

млечными цилиндрами, но и заполняет все промежутки в млечной сети. Эта сеть получается от многочисленных анастомозов между млечными сосудами. На поперечном разрезе корня отверстия млечных сосудов располагаются кон-

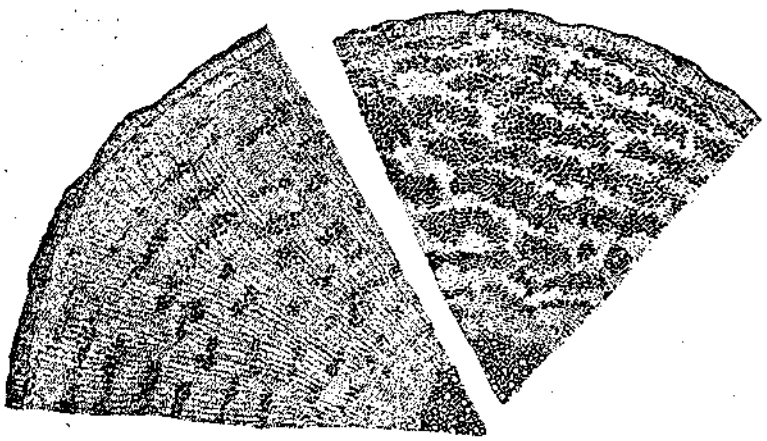


Рис. 79. Поперечные срезы корней двух форм кок-сагыза

слева — с малым числом млечников (малопродуктивная по каучуку форма); справа — с большим числом млечников (высокопродуктивная форма).

центрическими кругами (рис. 79), разделёнными паренхимой основной ткани. Число этих кругов доходит до восемнадцати.

Стареющая паренхимная ткань на периферии корня сильно разрыхляется, в ней возникают большие пустоты и трещины вследствие утолщения корня. Периферические млечники также стареют, сплющиваются, в них происходит коагуляция каучука. Возможно, что именно отмирание этих частей вторичной коры вызывает образование пробкового камбия, который отделяет разрушенную ткань от здоровой. Таким образом, корень кок-сагыза образует кольцевую корку, содержащую много каучука. Такая корка отрезается пробковым камбием ежегодно, причём каждый год образуется новый пробковый камбий. Это обстоятельство в значительной мере затрудняет получение крупного «корнеплода» у кок-сагыза. Положение осложняется ещё тем, что у некоторых форм при значительном утолщении корня он приобретает полицентрическое строение. Во вторичной коре образуются самостоятельные центральные цилиндры и в них свои камбиальные кольца, откладывающие свои круги млечников. Разрастаясь, они смыкаются краями (рис. 81); при этом все эти внутриродные пучки сохраняют связь с материнским пучком. Но в этих дополнительных пучках также закладываются свои сплошные кольца пробкового камбия. Следствием этого является расчленение материнского корня на ряд самостоятельных корней. У дикорастущего кок-сагыза описанное явление представляет собой способ вегетативного размножения (так называемая партикуляция, т. е. расчленение). Он выгоден для кок-сагыза и невыгоден для человека.

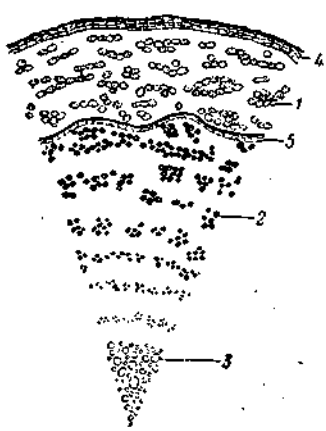


Рис. 80. Изменения в строении корня кок-сагыза

1 — разрушающиеся млечники; *2* — взрослые млечники; *3* — вторичная ксилема; *4* — пробка; *5* — заложение пробкового камбия во вторичной коре, приводящее к сбрасыванию периферической части корня (чехла) с коагулированным каучуком.

Явление полицентрии связано с отмиранием надземных побегов в течение ряда лет и нарушением поэтому питания.

Третичное строение корня. Третичное строение корня имеет место у видов свёклы (род Beta). Среди видов свёклы известны многолетние, двухлетние и однолетние виды. Двухлетние на первом году жизни образуют в почве так называемый корнеплод [1], утолщённый главный корень и «шейку» (гипокотиль), а над почвой «головку» с розеткой из прикорневых листьев. В этом утолщённом корне откладываются запасные питательные вещества. На втором году жизни из такого «корнеплода» вырастают удлинённые надземные побеги, дающие цветки и плоды. К «корнеплодам» относятся почти все культурные сорта свёклы (сахарная, кормовая и столовая), цикорий, морковь, репа, брюква и др.

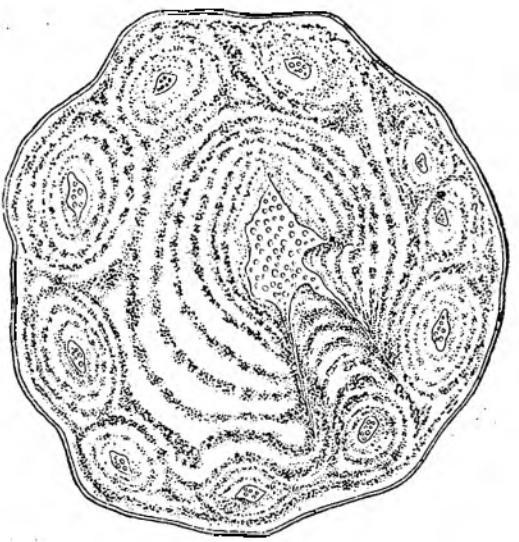


Рис. 81. Полицентрическая форма корня кок-сагыза. Заложение в периферической части коры отдельных цилиндров, приводящее к распаду корня на ряд отдельных корней (расчленению корня).

Первичное строение корня и нижней части гипокотиля у проростков сахарной свёклы в стадии двух семядольных листьев имеет своеобразный характер.

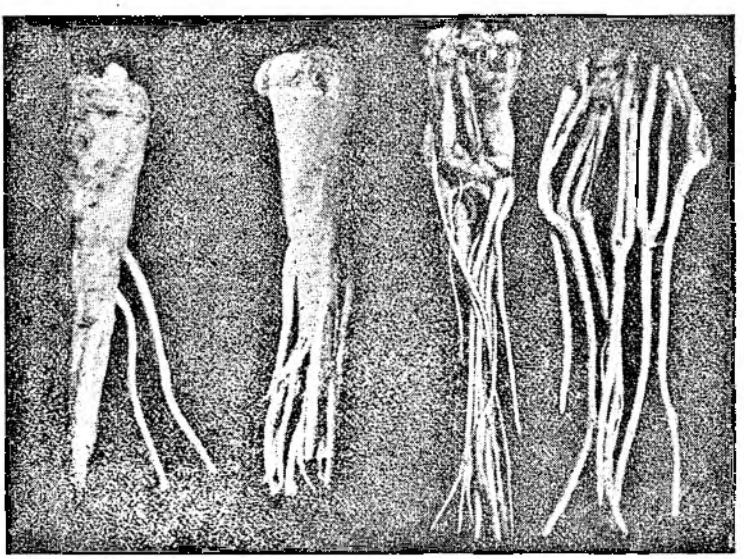


Рис. 82. Расчленение корня кок-сагыза на части в результате полицентрического строения.

[1] С точки зрения морфологии растений — совершенно неудачное название. Подобные искажения очень распространены, как, например, «клубнеплоды», «ягоды» малины и клубники, «куст» картофеля и др.

На поперечном разрезе картина следующая: проводящий пучок двулучевой (диархный), ксилема расположена по диаметру пучка и представлена спиральными и кольчатыми сосудами (протоксилема), сетчатыми и точечными сосудами (метаксилема). Первичная флоэма в виде небольших полулунных участков расположена в плоскости, перпендикулярной к ксилеме, и отделена от последней широкими прослойками паренхимной ткани, подковообразно охватывающими флоэму. Клетки первичной коры крупные, эндодерма с пятнами Каспари. Перицикл однослойный и непрерывный. Боковые корни в нём залагаются рано и развиваются в плоскости ксилемной пластинки и семядолей проростка. Таким образом, по направлению семядолей можно определить направление развития первых боковых корней.

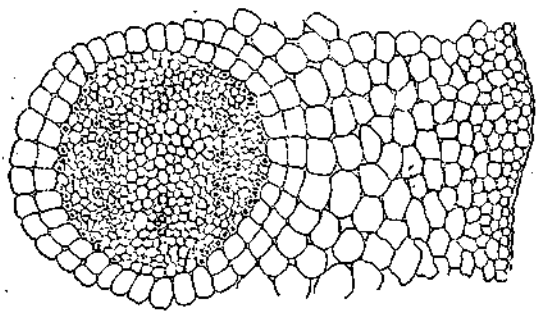


Рис. 83. Поперечный срез через проросток таусагыза: млечники только перициклические и протофлоэмные.

После появления у проростка первых настоящих листьев в корне и подсемядольном колене начинаются вторичные изменения, которые протекают также своеобразно. В паренхимной ткани под первичной флоэмой возникают две камбиальные дуги, которые упираются своими концами в перицикл. Участки перицикла, заключённые между двумя камбиальными дугами с одной и с другой стороны, составляют с ними одно делящееся кольцо овальной формы. Камбиальные части этого кольца, работая в тангентальном направлении (и изредка в поперечном, для увеличения числа клеток в кольце, чтобы не произошло разрыва кольца при утолщении корня), откладывают элементы вторичной ксилемы и флоэмы; при этом вторичная ксилема получает в итоге звездообразное строение, так как прослойки ксилемной паренхимы раздвигают радиальные ряды сосудов. Что касается участков перицикла, зажатых между двумя дугами камбия, то они откладывают только паренхимные клетки, образуя два больших паренхимных луча, разделяющих звездообразную вторичную ксилему на две половинки. В это же время начинается образование перидермы. Пробковый камбий закладывается либо по всему перициклу, либо в перициклической паренхиме, отодвинувшей эндодерму от перицикла. Первичная кора даёт трещины, отмирает и отрезается пробковым камбием.

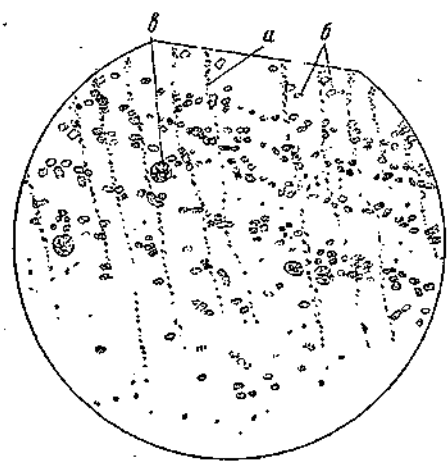


Рис. 84. Схема поперечного среза коры корня бересклета бородавчатого (Euonymus verrucosa)

а — гуттоносные вместилища; *б* — крахмальные зёрна в паренхиме; *в* — каменистые клетки.

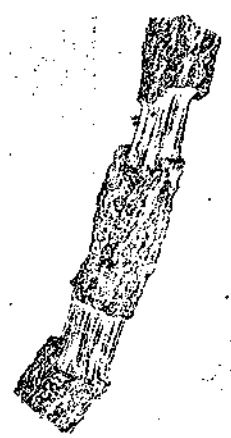


Рис. 85. Тяжи коагулированного каучука в корне кок-сагыза.

Вторичное строение корня и гипокотиля свёклы ещё не вызывает большого их утолщения. Значительное утолщение достигается новыми, третичными изменениями внутри «корнеплода».

Ещё до образования пробкового камбия клетки перицикла делятся не только в отрезках, входящих в камбиальное кольцо, но и во всей остальной зоне перицикла, образуя много паренхимных клеток.

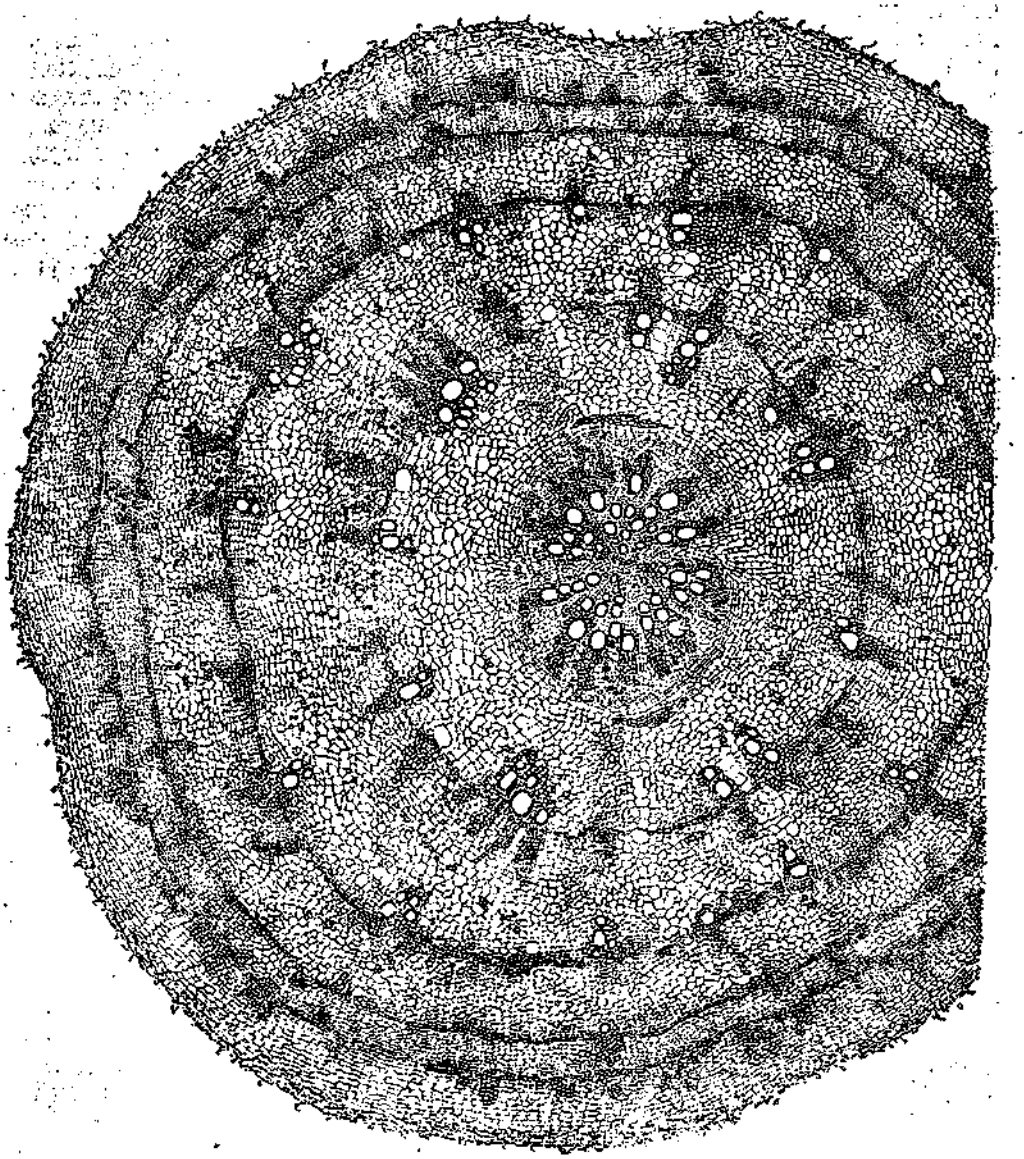


Рис. 86. Строение корня сахарной свёклы (третичное), с добавочными камбиальными кольцами.

К ним присоединяются массы новых клеток, появляющихся в результате начавшегося деления в периферических частях первичной флоэмы. Совокупность продуктов деления клеток перицикла и флоэмной паренхимы приводит к образованию первой кольцевой паренхимы (которую Табенцкий назвал лубоперициклической), образующейся между перициклом и эндодермой. С этого

и начинается процесс третичных изменений. В кольцевой паренхиме, спустя короткое время, начинается автономное деление клеток, приводящее к возникновению второго камбиального кольца. Продукты деления клеток этого второго камбия преобразуются в коллатеральные пучки открытого типа и в межпучковую паренхиму. При этом оказывается, что флоэмной (лубяной) паренхимы новой коры образуется значительно больше, чем ксилемной (древесинной), так что получается новая кольцевая паренхима, и в ней закладывается третье камбиальное кольцо. Описанный ритм повторяется и в дальнейшем, так что ныне в хороших селекционных сортах свёклы число камбиальных колец доходит до 8—12. И старые и молодые камбиальные кольца работают при третичном строении, хотя и с разной интенсивностью, т. е. молодые камбии работают продуктивнее. В результате совокупной деятельности всех меристематических колец получается мощный «корнеплод», в котором подавляющая масса принадлежит паренхимной ткани, служащей местом отложения запасных питательных веществ, главным образом в виде сахарозы, отчасти белков и других веществ (Табенцкий).

Рис. 87. Макроскопическая картина строения корня столовой свёклы.

Возникновение новых камбиальных колец в корнеплоде свёклы есть результат деятельности прикорневой розетки листьев.

Наблюдая через лупу поперечный разрез корня сахарной свёклы, нетрудно убедиться, что главная масса корнеплода состоит из широких прослоек паренхимы между рядами пучков и между самими пучками в каждом ряду. По направлению к периферии эти прослойки между рядами становятся более узкими. В этой массе основной ткани вокруг проводящих пучков и накапливается сахароза.

Строение корнеплода столовой и кормовой свёклы отличается от сахарной тем, что у первых сильно разрастаются зоны паренхимы между последовательными рядами пучков, клетки паренхимы крупные и, кроме того, размеры пучков у них также более крупны.

На продольном разрезе корнеплода проводящие пучки имеют вид длинных тяжей, идущих вдоль оси корнеплода и соединённых между собой ответвлениями.

Из диких видов рода Beta, растущих в СССР, известны многолетние виды B. trigyna и B. lomatogona. Корни первого вида весьма мощные, глубоко идущие; оба содержат сахар в количестве нескольких процентов, число камбиальных колец значительное, но они тесно сближены, а паренхима у них превращается в склеренхимную ткань, отчего корни становятся грубыми, деревянистыми. Наиболее интересным является дикий вид Beta macrorhiza, корни которого совершенно лишены механической ткани (Табенцкий).

Характер проводящей системы свёклы является специфическим для семейства маревых (Chenopodiaceae).

Физиологические функции корня. Исследованием золы растений и опытной их культурой установлено, что для жизни растений необходим ряд элементов. Часть последних воспринимается растением из воздуха, а не из почвы, как, например, углерод и кислород. Водород используется растением из воды, в процессе фотосинтеза.

Другая группа элементов добывается растением из растворов их солей в воде. Главнейшими из этих элементов являются азот, сера, фосфор, калий, кальций, магний, кремний, железо. Большое значение имеют также так называемые микроэлементы почвы — бор, марганец, алюминий, медь, цинк, кобальт и др.

В почвах соединения азота представлены тремя группами: органическими соединениями азота, солями аммиака и азотной кислоты. Минеральные соединения азота усваиваются быстро; для усвоения же органических корневые волоски не приспособлены, поэтому лишь распад органических веществ до минеральных форм азота мобилизует последние для усвоения высшими растениями. Все почвенные элементы воспринимаются растением в виде анионов и катионов; так, например, сера воспринимается в анионах серной кислоты, которые проникают в корни, а оттуда в листья, где они вместе с соединениями азота принимают участие в синтезе белков; фосфор воспринимается в анионах фосфорной кислоты. Для добывания энергии, для синтеза ферментов, белков и мн. др. фосфор играет существенную роль. Такие элементы, как калий, магний, кальций, воспринимаются в виде катионов. Калий влияет, прежде всего, на структуру и состояние коллоидов клетки.

Некоторые ионы являются антагонистами. Если какие-либо ионы ядовиты для растения, их необходимо нейтрализовать добавлением строго определённых доз иона-антагониста. Это достигается, например, соответствующими удобрениями. Большое значение имеет концентрация водородных и гидроксильных ионов. Повышенная кислотность почвы благоприятна для поглощения корнем анионов, усиление же щёлочности приводит к поглощению катионов.

Азот в газообразном состоянии непосредственно из воздуха высшим растением восприниматься не может. Только немногие низшие организмы — бактерии, некоторые грибы и синезелёные водоросли — обладают свойством фиксировать атмосферный азот, превращая его в неорганическое соединение азота.

Клубеньки на корне. Микориза. Помимо некоторых свободно живущих почвенных бактерий, способных усваивать азот воздуха, существуют бактерии, относящиеся к роду Rhizobium, внедряющиеся из почвы в клетки коровой паренхимы корня через незначительные щели, образующиеся при выходе наружу боковых корней. В этой паренхиме они живут и размножаются. В перицикле корня начинается деление клеток и разрастание паренхимной ткани, которая выпячивается с покровной тканью в виде наростов, называемых клубеньками. Внутри клубеньков находится множество клубеньковых бактерий, обладающих свойством фиксировать атмосферный азот, диффундирующий в почву и в клубеньки. Растения, с которыми сожительствуют клубеньковые бактерии, принадлежат лишь к одному семейству бобовых (Leguminosae). Бобовые растения воспринимают минеральные соединения азота, получающиеся в результате азотусвояющей деятельности бактерий, последние же питаются готовыми углеводами в клетках вторичной коры корня. Таким образом, устанавливается взаимно полезный симбиоз зелёного растения с незелёным. Открытие этих бактерий в клубеньках принадлежит Воронину, который (1866 г.), однако, еще не знал о их способности увеличивать запасы азота в почве.

В клубеньках бобовых растений недавно открыты три пигмента: красный, коричневый и зелёный. Красный оказался настоящим гемоглобином, т. е. пигментом крови животных. Количество его зависит от интенсивности света и от возраста бобового растения. В ясные солнечные дни клубеньки краснеют. Эти пигменты способны к взаимному замещению. Это открытие, принадлежащее Виртанену, служит новым подтверждением единства происхождения растительного и животного миров.

Значительно более распространён в природе симбиоз корней высших растений со многими видами почвенных грибов, образующих на поверхности молодых разветвлений корней чехлы из многочисленных грибных нитей, которые постоянно живут в почве, пронизывая её во всех направлениях, и составляют основное тело гриба. Те окончания корня, которые оплетены гифами гриба с поверхности, а весьма часто содержат их и в клетках коры корня, называются микоризой (грибокорнем).

Известны следующие типы микоризы: 1) наружная, или эктотрофная, когда гриб оплетает покровную ткань окончаний молодых корней и, проникая в межклеточники самых наружных слоёв коры, не образует клубков из нитей в полости клеток коры; наружная микориза в подобных случаях заменяет корням корневые волоски; последние, действительно, при сплошной наружной микоризе не развиваются; 2) внутренняя, или эндотрофная, микориза, нити которой внедряются внутрь клеток и там обра-

зуют клубки; 3) наружно-внутренняя, или экто-эндотрофная, когда гриб развивается и снаружи и внутри корня высшего растения. Возможно, что последний тип микоризы преобладает в природе. Наружная (а часто и наружно-внутренняя) микориза распространена среди древесных и кустарниковых растений (у видов клёна, дуба, тополя, орешника, липы, сливы, груши, берёзы, осины и др.). Внутренняя микориза установлена у очень большого числа видов растений травянистых и древесных. Многие злаки и другие однодольные (*лисохвост*, костёр, овсяница, плевел, орхидеи, лук, ирис), многие травянистые двудольные (горечавка, герань, калужница, земляника, иван-чай, тау-сагыз, кок-сагыз, клевер, донник, люцерна, колокольчик и др.), многие деревья и кустарники (грецкий орех, тутовое дерево, домашняя слива, виноград, кофейное дерево, хинное дерево, какао и др.) — все эти категории имеют внутреннюю микоризу. Некоторые семейства (крестоцветные, гречишные) как будто лишены микоризы. Ряд других семейств, как вересковые (Ericaceae), грушанковые (Pirolaceae), орхидные и др., вообще не могут существовать без микоризы. У таких растений, как вереск (Calluna vulgaris), брусника, черника, тау-сагыз, зачаток микоризы находится даже в зародыше семени. Другие растения, как орхидеи, должны для успешного роста и развития «заразиться» соответствующим грибом ещё в стадии проростка.

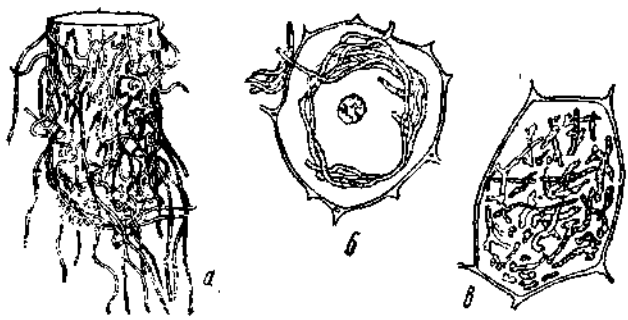


Рис. 88. Микориза
а — наружная; *б*, *в* — внутренняя.

Действительная природа микоризы впервые была выяснена в 1881 г. Каменским, впоследствии профессором Одесского университета. Изучая корни бесхлорофиллного растения Monotropa, он считал, что гриб способствует поглощению веществ корнями. Термин же «микориза» был предложен Франком лишь в 1885 г. Микоризный гриб, сожительствующий с зелёным растением, приносит ему следующие выгоды: а) быстро ферментирует трудно растворимые для клеток зелёного растения запасные питательные вещества, доводя их, как правило, до простых моносахаридов (глюкозы); б) возникающий при этом избыток жидких сахаров повышает всасывающую деятельность корня и листьев; в) снабжает корневую систему гормонами биоса, в частности тиамином (витамином B_1), обеспечивая мощное её развитие; г) если гриб относится к азотфиксирующему виду, то он доставляет зелёному растению азотные соединения. На большое значение микотрофного питания растений указывал Вильямс.

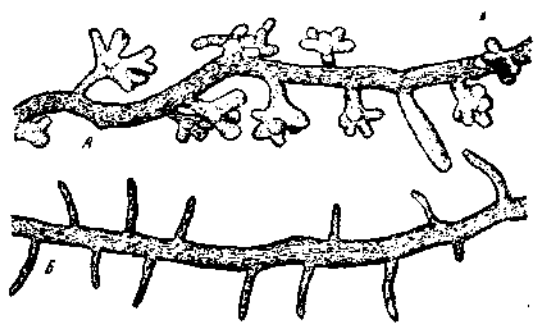


Рис. 89. *А* — молодой корень сосны с наружной микоризой; *Б* — он же без микоризы.

Явление микоризы ныне приобретает огромное практическое значение в связи с проведением гигантского сталинского плана защитных лесонасаждений в лесостепной и степной зонах европейской части СССР. Для успешного

развития дуба и других древесных пород необходимо заражать микоризой почву, сеянцы дуба и других пород.

Симбиоз корней высших растений с грибами сложился исторически. Отпечатки грибных нитей учёные распознали у ископаемых растений, давно вымерших на земном шаре (например, у псилофитов). Остатки древней растительности, ещё сохранившиеся в современной флоре, как плауны или виды Psilotum, требуют наличия микоризы. Голосеменные растения, куда входят наши хвойные породы, саговники, гинкго, представленные древесным типом, являются микоризными растениями. Большинство древесных покрытосеменных (цветковых) также сожительствует с почвенными грибами. Это сожительство развилось, повидимому, на торфянистых и перегнойных почвах, столь характерных для древней растительности. Азот этих почв мог стать доступным корням высших растений в значительной мере благодаря грибам, которые, пронизывая частицы этих почв, производят разложение перегнойных веществ и переводят азот, в них содержащийся, в доступные формы (аммонийные). В клетках коры корней, несущих внутреннюю микоризу, находят много сахарозы, которая не только усваивается грибом, но и откладывается им в запас. Эти же клетки коры оказываются богатыми фосфором и калием. Таким образом, гриб получает от корней углеводы и снабжает их важнейшими минеральными веществами. Становится понятной приуроченность определённых наших шляпочных грибов, среди которых так много съедобных, к определённым типам лесных насаждений. В берёзовом лесу характерны берёзовики, в осиновом — осиновики, в лиственничном — масленик подлиственничный. Микоризные грибы иногда, как видим, являются узкими специалистами и присасываются к определённому виду дерева. Нередко, однако, наблюдается широкая специализация, как у ядовитого мухомора, который сожительствует и с лиственными и с хвойными деревьями.

Рис. 90. Клубеньки на корне сои.

ПОБЕГ

Понятие о побеге. Стебель с расположенными на нём листьями называется побегом. Участки стебля, несущие лист (один или несколько), называются стеблевыми узлами, а участки стебля между узлами — междоузлиями. Междоузлия могут быть длинными, и тогда побеги называются удлинёнными; если же междоузлия короткие, побеги называются укороченными. Угол между стеблем и листом в месте его отхода называется листовой пазухой. Первый побег развивается из почки зародыша семени.

Почки. Всякий побег развивается из почки; следовательно, почка является зачатком побега. Главный и боковые стебли растут каждый своей верхушкой, где находится верхушечная почка. Направление роста стебля

обыкновенно вертикальное, обратное направлению главного корня. Оно обусловливается явлением отрицательного геотропизма. Направление роста бывает и горизонтальным, особенно у так называемых ползучих побегов (плетей). Наконец, стебли растут иногда книзу, отчего у деревьев получается так называемая плакучая форма, как, например, у особых пород берёзы, жёлтой акации, ивы, рябины и др.

Верхушечная почка — это верхушка стебля, прикрытая молодыми зачатками листьев, налегающими друг на друга. Эти листья отходят здесь от своих стеблевых узлов, но, вследствие ничтожной длины междоузлий в почке, они налегают друг на друга, обычно в черепичатом порядке.

Ниже расположенные по оси почки листья, как более старые по возрасту, будут более длинными и широкими, и потому целиком облекают почку. Изгиб листьев в сторону оси почки объясняется неравномерным ростом тканей *на обеих сторонах почечного листа* (на наружной стороне рост опережает).

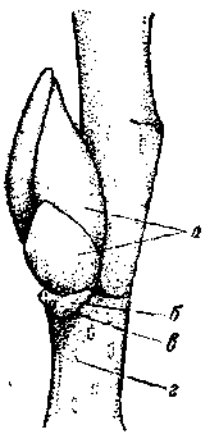


Рис. 91. Отрезок побега тополя

а — пазушная зимующая почка; *б* — листовой рубец; *в* — листовой след; *г* — чечевичка.

Самый кончик стебля называется конусом нарастания стебля. Он состоит из первичной меристематической ткани и защищён листьями, сложенными в почку. В основании конуса нарастания образуются маленькие боковые первичные бугорки. Из них-то и возникают новые, так называемые примордиальные листья. Всякий лист возникает, следовательно, из первичного бугорка почки. Эти бугорки закладываются в наружном слое меристемы.

В пазухах первичных бугорков верхушечной почки намечаются вторичные бугорки. Последние превращаются в боковые, *или* пазушные, почки, из которых развиваются боковые ветви.

Пазушные почки имеют такое же строение, как и верхушечная почка. Боковые ветви, следовательно, также растут своими верхушками, и на каждой боковой ветви конечная почка также является верхушечной.

В умеренных широтах с наступлением осени (а в тропиках — с наступлением засушливого периода) все почки, и боковые и верхушечные, вступают в сезонный покой, длящийся несколько месяцев. В умеренных широтах такие почки называются зимующими. Они могут быть вегетативными или цветочными, и в последнем случае весной они распускаются в цветки или даже в целые соцветия. На период покоя они защищены наружными твёрдыми, бурого цвета, чешуями, почти герметически закрывающими доступ извне во внутренние нежные части почки. Эти кроющие чешуи снабжены склереидами, покрыты толстым слоем кутикулы, а иногда и пробки, и с внутренней стороны нередко имеют железистые волоски, выделяющие бальзам. Названные приспособления позволяют свести к минимуму испарение с поверхности внутренних частей почки, а также предохранить от вымерзания, склёвывания птицами и пр. Весной почки распускаются в основном за счёт запасов, отложенных в корне, стволе и ветвях. В самих кроющих чешуях также имеются запасные вещества.

Покоящиеся почки совсем не выделяют фитогормонов, но во время набухания появляются ауксины, концентрация которых нарастает и достигает максимума в молодых побегах.

Многие пазушные почки остаются в состоянии покоя неопределённо долгое время, иногда много лет, и подрастают ежегодно лишь своей осью на стебле в согласии с его утолщением. Такие почки называются спящими почками. Они могут тронуться в рост, если удалить верхушечную почку или если она сама отмирает. Особо следует отметить спящие почки в стволах, погру-

жённые в древесину, обрастаемые ею и нарастающие у камбия по мере утолщения ствола. После поломки или срубания ствола над ними, они «просыпаются», образуя побеги.

Верхушечная почка оказывает тормозящее действие на пазушные почки; удаление её изменяет баланс ауксинов в пользу спящих почек, тормозные реакции нарушаются, и почки распускаются. Спящие почки также защищены кроющими чешуями.

Во влажных тропиках почки деревьев не имеют, за ненадобностью, защитных чешуй.

В пазухе листа, как правило, закладывается не одна, а две-три почки, которые могут располагаться на стебле либо горизонтально, либо вертикально. Две или одна из этих трёх скрыты в коре стебля. Если удалить внешнюю пазушную, появляется другая.

Большое значение в жизни растений и в практике растениеводства имеют придаточные почки (или адвентивные). Они могут закладываться в узлах и на междоузлиях стебля, а также на корнях (у корнеотпрысковых растений) и на листьях. Придаточные почки служат важным резервом вегетативного размножения цветковых растений, который и сами растения и человек для своих целей используют неограниченно. Местом заложения придаточных почек на стебле чаще всего является камбий, на корнях — пробковый камбий и перицикл, на листьях — иногда камбий жилок. На стволах деревьев придаточные почки возникают в изобилии и иногда скученно, так что, прорастая, образуют массы побегов («волчки»). Они могут оставаться и в спящем состоянии, образуя (при совокупном массовом подрастании в толще ствола) массивные наружные наплывы, «капы», например, у грецкого ореха, берёзы, клёна и др. Эти капы очень ценятся в столярном производстве, так как дают красивую древесину. Заложение придаточных почек можно вызывать искусственно (см. главу о вегетативном размножении).

Рис. 92. «Волчки» (побеги из придаточных почек) на стволах тополя.

Кроме верхушечного роста стебля, обусловленного непрерывно действующей меристемой конуса нарастания, существует ещё так называемый вставочный, или интеркалярный, рост стебля. Он наблюдается над самыми стеблевыми узлами, в основании междоузлий, в частности у злаков, и объясняется тем, что здесь сохранились участки вторичной меристемы. Вставочный рост служит также для образования междоузлий в почке и их роста под ней. У злаков эта форма роста более интенсивна и длительна, что

и составляет их особенность в этом отношении. Если под действием ливня, града, бури стебли полегают, то они способны потом снова принять вертикаль-

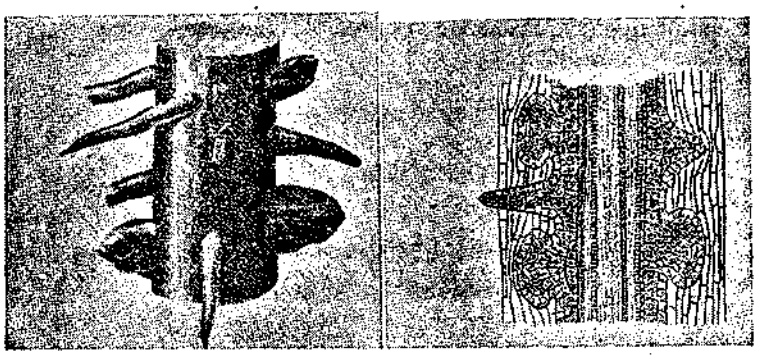


Рис. 93. Образование придаточных почек (и боковых корней) в перицикле корня.

ное положение благодаря начавшемуся росту на одной стороне узла. Стебель даёт изгибы и, укрепляемый коленхимой, направляется снова кверху. Интеркалярный рост наблюдается также в основании листьев.

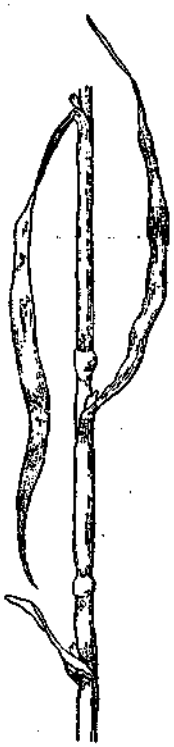


Рис. 94. Часть стебля злака с узлами и междоузлиями.

Ветвление побегов. Рост стебля обыкновенно влечёт за собой ветвление его (у двудольных и хвойных растений в особенности). Ветви развиваются из пазушных почек. Боковые ветви построены и растут так же, как и главный стебель, т. е. каждая из них представляет собой побег с верхушечной и пазушными почками; из последних в свою очередь развиваются боковые ветви третьего порядка и т. д. Соответственно этому главный стебель называют осью первого порядка, развившиеся из его пазушных почек ветви называются осями второго порядка и т. д.

Ветвление имеет свои закономерности, и определённым группам растений присущ тот или иной тип ветвления. Различают следующие системы ветвления:

а) Дихотомическое ветвление, когда точка роста вильчато разделяется на две новые и в дальнейшем это же повторяется; у низших многоклеточных растений (водорослей и др.) рост тела совершается путём деления верхушечной клетки. При усложнении организации растения появилось разветвление тела, что наблюдается также ещё у низших растений. Следствием этого явилось возникновение многих точек роста, так как каждая ветвь имеет свою точку роста. При дихотомическом ветвлении верхушка ветви разделяется на две равнозначные и одинаковые новые ветви.

Этот тип разделения инициальной клетки свойствен некоторым высшим растениям, как мохообразные, некоторые папоротникообразные (плауны), а также многим низшим из водорослей, грибов и лишайников.

б) Моноподиальное ветвление, когда образуется главная ось, которая растёт своей верхушкой из года в год, иногда в течение всей жизни растения. Боковые ветки при этом развиваются из боковых почек главного стебля и также обнаруживают моноподиальное ветвление. Главный стебель растёт и утол-

щается значительно сильнее боковых и у деревьев образует высокий прямой ствол. Подобным ветвлением отличаются ель, пихта, лиственница, сосна, кедр, бук и др. Такие стволы очень ценятся в лесотехническом деле, кораблестроении и пр. Иногда, однако, боковые моноподии развиваются сильнее главного, и тогда крона имеет короткопирамидальный вид.

Рис. 95. Схемы ветвления: слева — дихотомического, в середине — моноподиального, справа — симподиального.

в) Симподиальное ветвление, когда верхушечная почка главного (или бокового) стебля спустя некоторое время замирает или сильно отстаёт в росте, а вместо неё начинает развиваться боковая почка, заложившаяся непосредственно под верхушечной и отклоняющая главную ось. Она растёт часто в вертикальном направлении, как бы продолжая рост главного стебля. Эта боковая ветвь, в свою очередь, вскоре прекращает свой верхушечный рост, и под конусом нарастания начинает распускаться новая боковая почка. Таким образом, при симподиальном ветвлении главный ствол остаётся коротким, а его продолжение слагается из осей последующих порядков, сменяющих друг друга. Вся система первоначально имеет более или менее коленчатый характер. Боковые ветви развиваются также по типу симподиев, и в результате крона дерева имеет раскидистый характер. Таким ветвлением отличаются берёза, ива, яблоня, груша, слива, персик, абрикос, вишня, инжир, клён, грецкий орех, цитрусовые и вообще большинство наших лиственных древесных и кустарниковых пород. Из травянистых растений симподиальное ветвление свойственно томату, картофелю, хлопчатнику и др. Листья, из пазух которых развивались последовательно оси, опадают и оставляют рубец. По этим рубцам легко узнавать симподии.

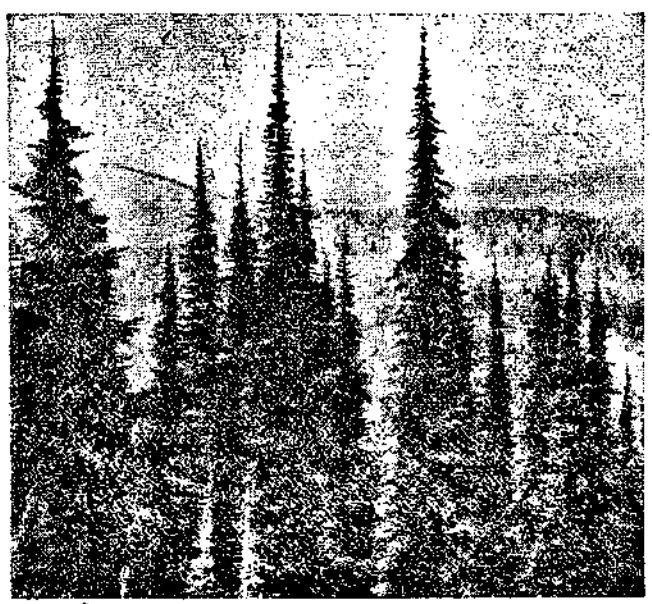


Рис. 96. Деревья ели (моноподиальное ветвление).

Последовательное отмирание верхушечных почек следует рассматривать, как весьма целесообразное эволюционное приспособление. Всякая верхушечная почка тормозит распускание пазушных почек, поэтому каждое последовательное отмирание верхушечных почек на осях растения и отмирание замещающих их почек улучшает для других пазушных почек баланс ауксинов и способствует заложению в массовом количестве новых почек. Интенсивное распускание большого числа почек делает побеги укороченными, а всё

это вместе взятое обеспечивает развитие на кроне огромного количества листьев, т. е. фотосинтезирующей поверхности. Более того, симподии отличаются заложением цветочных почек и являются «урожайными» ветками.

Недаром «чеканка» (удаление верхушек стеблей — приём, предложенный Лысенко) приводит к лучшей урожайности и скороспелости. После чеканки боковые почки быстро распускаются и закладываются новые почки.

Изучение систем ветвления имеет огромное практическое значение. В пределах рода растения одни виды моноподиальны и поэтому позднеспелы, дают мало цветков; другие виды — симподиальны полностью или частично, поэтому они более скороспелы и дают много цветков. Изучив хорошо систему ветвления, можно регулировать урожайность.

Моноподиальное ветвление может удовлетворять другим требованиям человека (например, когда нужен прямоствольный строительный материал).

У одного растения оба типа ветвления наблюдаются нередко. Так, например, хлопчатник имеет и моноподиальное и симподиальное ветвление на одном растении; при этом моноподиальные ветви его бесплодны, оставаясь только ростовыми ветвями, а симподиальные несут на себе цветки и впоследствии плоды.

г) Ложнодихотомическое ветвление заключается в том, что под верхушечной почкой образуются две супротивно расположенные пазушные почки, которые вместе трогаются в рост, образуя развилок, а верхушечная почка перестаёт расти. Это наблюдается у омелы, гвоздики, сирени, конского каштана.

Крона дерева, в результате последовательного ветвления, состоит из ветвей разных порядков. Низшие порядки ветвления — это ветви второго, третьего порядков. Чередование порядков, следовательно, отсчитывается от низших к высшим. В кроне вполне взрослого, хорошо плодоносящего, дерева один из порядков имеет наибольшее число ветвей, причём оказывается, что одновозрастные деревья какой-либо разновидности (или биотипа в пределах вида) имеют наибольшее число ветвей в кроне у одного и того же порядка. Это можно считать закономерностью морфологического развития цветкового растения. Однако эти закономерности идут гораздо дальше, в основе своей они имеют то положение, что у животного все основные органы тела одновозрастны, а у растения — разновозрастны; например, есть побеги старые, среднего возраста и молодые. Эта разновозрастность в пределах одного растения в конце концов создаёт определённый и закономерный ритм развития растения. В основе этого ритма лежит закон развития, отражённый прежде всего в теории стадийного развития Лысенко (см. стр. 182) и затем в теории возрастной цикличности Кренке. Установлены следующие закономерности в пределах кроны дерева: а) долговечность и энергия роста уменьшаются от низших порядков к высшим; б) длина междоузлий и величина листовой пластинки уменьшаются от низших порядков к высшим; в) осмотическое давление в клетках листа, наоборот, увеличивается от низших порядков к высшим; г) число вегетативных почек уменьшается, а число цветочных почек увеличивается от низших порядков к высшим; д) цветение и созревание плодов начинаются раньше на ветвях высших порядков; последними зацветают ветви самых низших порядков, причём здесь цветки часто бывают недоразвиты, и многие из них опадают ещё в виде бутонов; е) опадение цветков уменьшается от низших порядков к высшим; процент нормальной пыльцы, скрещиваемость, а потому и образование плодов повышаются в том же направлении; форма плода при этом также изменяется (например, из удлинённой переходит в округлую); ж) число семян в плоде, средний вес семени и их всхожесть также увеличиваются от низших порядков к высшим; укореняемость так называемых черенков также повышается в этом направлении; з) сохранность сочных плодов (так называемая «лёжка»), содержание в сочной части плода растворимых сахаров повышаются от низших порядков к высшим (Гусева).

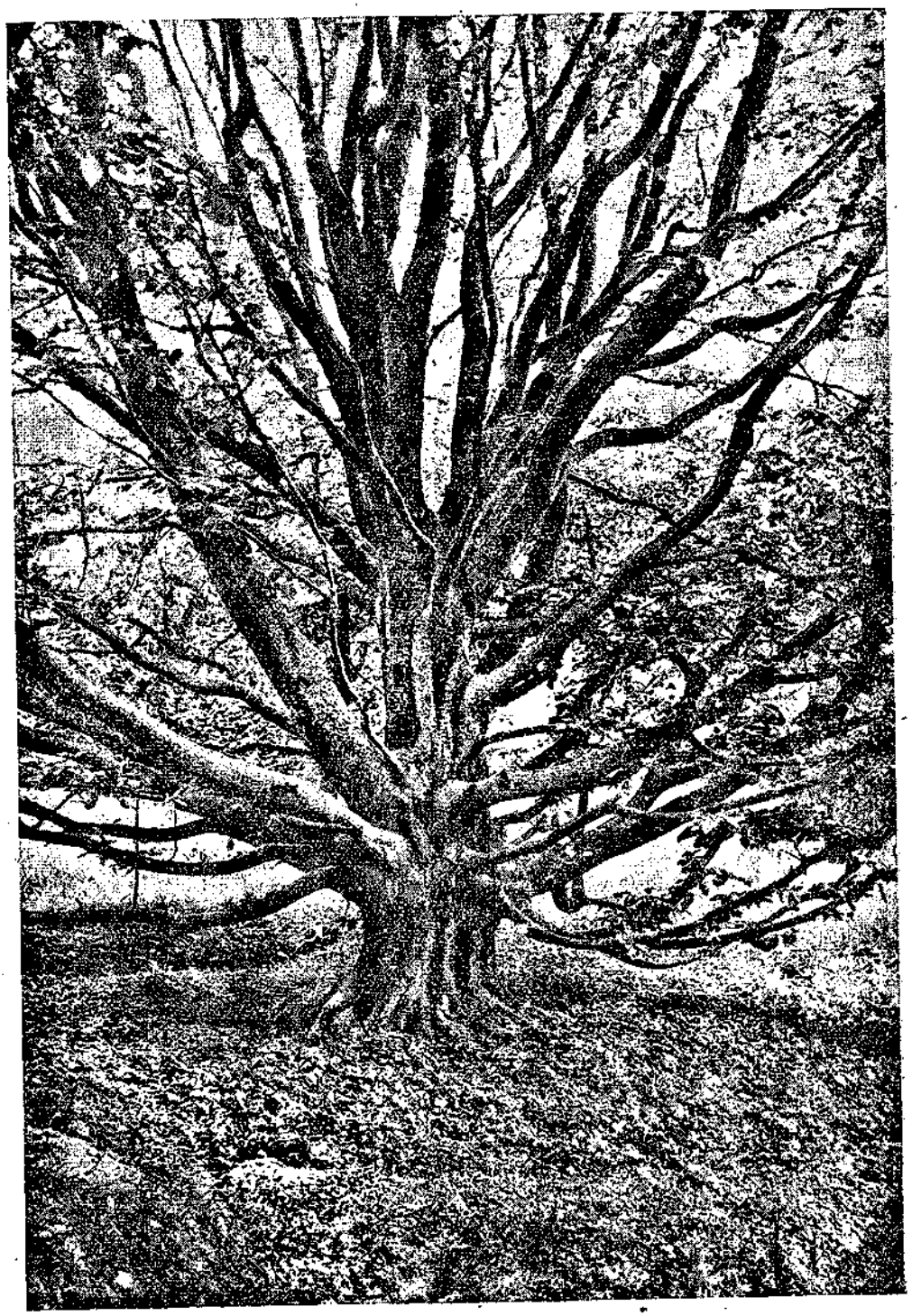


Рис. 97. Дерево граба (симподиальное ветвление).

Приведя эти закономерности, надо оговорить следующее: формулу «от низших порядков к высшим» надо понимать условно в том отношении, что с какого-то высокого порядка начинается уже падение, т. е. одновершинная кривая имеет некоторое падение в правой части.

Листорасположение. Листья укреплены на стеблевых узлах. Если каждый стеблевой узел несёт только один лист, то такое листорасположение называется о ч е р е д н ы м. Если на узле развиваются два листа, то они располагаются напротив друг друга, и поэтому само расположение называется с у п р о т и в н ы м (например, у ваточника, гортензии, ночной красавицы, у представителей семейства губоцветных и пр.); наконец, когда на каждом стеблевом узле имеются три, четыре и более листьев, расположенных кольцеобразно, получается м у т о в ч а т о е листорасположение.

При супротивном расположении листьев на стебле каждая пара вышестоящих листьев не затеняет ниже расположенную пару листьев вследствие того, что она имеет перпендикулярное к нижней направление. Незатеняющее положение наблюдается и при очередном и даже при мутовчатом расположении.

О ч е р е д н о е листорасположение имеет различные варианты. Очередные листья располагаются на различной высоте данного побега по с п и р а л и, которая получается, если их соединить линией. Спираль получается крутая или отлогая, в зависимости от длины междоузлий.

Рис. 98. Листорасположение очередное.

Следя за оборотами спирали, можно обнаружить на разных отрезках её два листа, расположенных один над другим по вертикальной прямой. Эта линия, соединяющая листья в продольных рядах на стебле, называется о р т о с т и х о й. Между концами ортостихи остальные листья располагаются по спирали, через известные промежутки, а количество оборотов спирали между двумя листьями, расположенными на одной и той же ортостихе, называется л и с т о в ы м ц и к л о м. Угол на горизонтальной проекции листового цикла, соответствующий отрезку спирали между двумя следующими друг за другом листьями, называется у г л о м р а с х о ж д е н и я. Взяв произвольно какой-либо лист на побеге, проведём линию от листа к листу винтообразно, пока не подойдём к листу, который расположен прямо по отвесу над тем листом, от которого мы начали вести спираль. Подсчитаем число листьев на спирали в листовом цикле. Это число может оказаться различным — 2, 3, 5 и более. В зависимости от этого составляют формулу очередного листорасположения в виде дроби, где числителем ставится число оборотов спирали в листовом цикле, а знаменателем — число листьев в этом цикле.

Формулы листорасположения образуют обыкновенно правильный математический ряд: если сложить числители двух смежных дробей, то получится числитель следующей дроби; точно так же сумма знаменателей двух последовательных дробей равна знаменателю следующей дроби. В результате получается правильный ряд, известный в математике под названием ряда Фибоначчи: $\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \frac{5}{13}$ и т. д.

Листорасположение у злаков, берёзы, винограда выражается формулой $\frac{1}{2}$, а угол расхождения будет равен 180° (половина окружности); для осок (виды

Carex), тюльпана, ольхи соответствующие величины будут $\frac{1}{3}$ и 120° (одна треть окружности); для груши, смородины, сливы $\frac{2}{5}$ и 144°; для капусты, редьки,

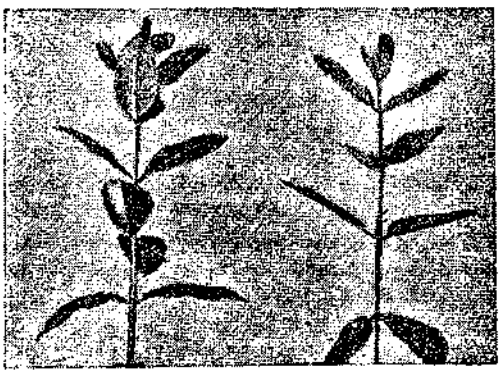


Рис. 99. Листорасположение супротивное (у ваточника).

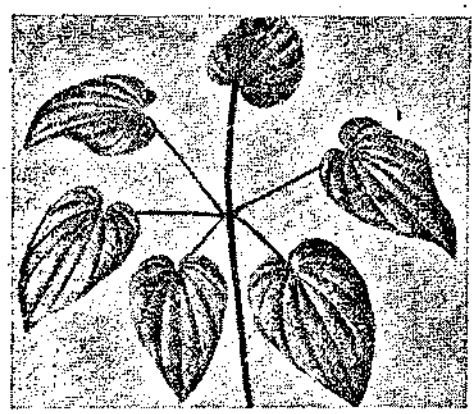


Рис. 100. Листорасположение мутовчатое (у диоскореи).

льна $\frac{3}{8}$ и 135°; для ели, жасмина, бадана и др. $\frac{5}{13}$ и 138° и т. д. Следует отметить, что нередко наблюдаются смещения в листорасположении.

Листорасположение можно выразить также в виде диаграммы: стебель изображается в виде проекции конуса; на плоскости получаются обороты спирали, на которых ставят точки расположения листьев.

Укороченные и удлинённые побеги. Длина междоузлий бывает различной. Иногда междоузлия настолько коротки, что трудно распознавать их; и тогда кажется, что листья расположены на таком укороченном стебле не последовательно, в восходящем порядке, а расходятся пучком из одного «кольца». Примером такого укороченного побега является, прежде всего, почка, а для взрослых побегов — кочан капусты, розетка прикорневых листьев на «головке» сахарной свёклы в первый год жизни (листья по спирали расположены на головке «корнеплода»), моркови, одуванчика, кок-сагыза, цикория; розетка листьев у разных представителей семейства толстянковых (Crassulaceae), как у видов молодила (Sempervivum) и др.; укороченные побеги у таких растений, как американская агава, мексиканские юкки; розетки многих крестоцветных и т. п.

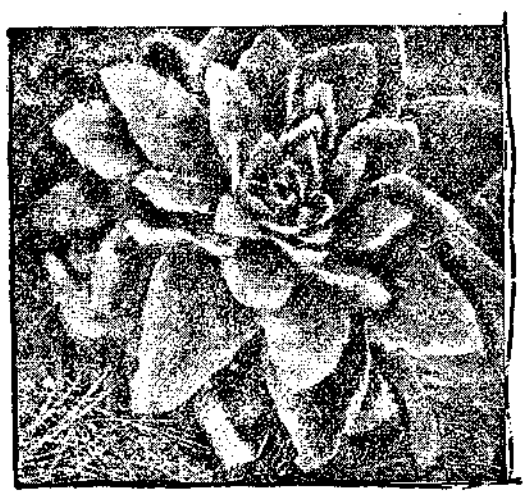


Рис. 101. Укороченный побег (прикорневая розетка).

Большинство наших плодовых деревьев и ягодных кустарников — яблоня, груша, смородина, крыжовник и др. — образует при наступлении периода плодоношения укороченные побеги, которые и составляют главную часть кроны дерева. Они имеют обыкновенно симподиальное ветвление, и на таких укороченных симподиях в изобилии образуются цветки, а впоследствии и плоды.

Недаром садоводы называют их «плодушками». Ежегодный прирост на таком побеге настолько незначителен, что листовые рубцы располагаются тесно один за другим. Удлинённые побеги обыкновенно являются бесплодными или малоплодными. Длина междоузлий бывает значительной, особенно у лиан. Помещая растение с укороченными побегами во влажную оранжерейную обстановку, можно вызвать значительное удлинение междоузлий, и, наоборот, выращивая растение с удлинёнными побегами в сухом и знойном климате, можно вызвать появление у него укороченных побегов.

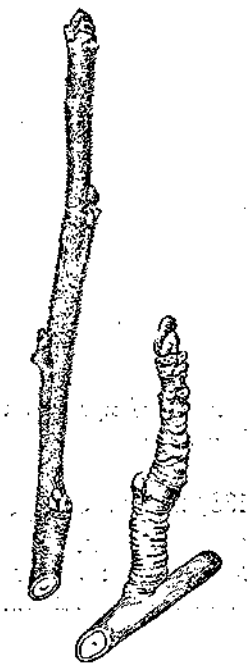


Рис. 102. Удлинённый и укороченный однолетние побеги яблони.

Стебли бывают безлистными, представляющими собой как бы одно междоузлие. Таковыми являются стрелки, безлистные стебли, несущие в верхней части соцветие или цветок, например, у лука, бадана, подорожника, примулы, кок-сагыза и др.

Форма и длина стебля. Стебли в поперечном разрезе имеют различные очертания. Они бывают округлыми, плоскими, ребристыми, многогранными. Широкие плоские стебли, сильно бороздчатые, нередко представляют собой ненормальное разрастание тканей, известное под названием фасциации. Оно наблюдается у многих культурных и диких травянистых и древесных растений в семействах бобовых, мальвовых и др. Четырёхгранные стебли свойственны целым семействам, как, например, губоцветным. Наиболее распространены округлые и ребристые стебли. У злаков стебель (надземная часть) называется соломиной. Он обычно полый в середине (кроме узлов). Полые стебли распространены в семействах зонтичных, тыквенных и др.

Большое распространение имеют так называемые лазающие и вьющиеся стебли, объединяемые в группу лиан. Среди лиан имеются деревянистые и травянистые. Вследствие недостаточного развития арматурных элементов, обусловленного быстротой роста, они нуждаются в опорах. Вьющиеся побеги спиралью обвивают опору своими стеблями, причём у одних растений витки спирали направлены по часовой стрелке, как, например, у хмеля, полевой гречишки (Polygonum convolvulus), а у других — против часовой стрелки, как у вьюнка, турецкого боба (Phaseolus multiflorus), кирказона, пуэрарии и др. Существуют, однако, и нейтральные растения, стебли которых вьются и направо и налево.

Из многолетних деревянистых лиан следует прежде всего указать на виноград, лимонник (Schizandra chinensis), актинидию, некоторые виды ломоноса (Clematis), а также на глицинию (Wistaria chinensis), мощную и красивую китайскую лиану, культивируемую у нас на юге. На Черноморском побережье Грузии, Абхазии и в Сочи сильно распространилась японская лиана «кудзу» (Pueraria hirsuta), стебли которой, стелясь на почве, укореняются в узлах, а взбираясь на деревья — завиваются вокруг опоры.

Среди вьющихся растений много однолетних, например, некоторые ипомеи. Ещё больше существует многолетних травянистых растений, стебли которых зимой отмирают; весной же у них появляются новые стебли, как, например, у вьюнка.

Лазающие лианы используют опоры путём развития различных приспособлений: в виде усиков, многократно закручивающихся вокруг опоры и обладающих свойствами пружины, как, например, виноград, бриония (Bryonia alba), люффа и др.; в виде поясных ложных придаточных корней, как некоторые филодендроны (Monstera); в виде крючков или же корешков, которыми они

прикрепляются к опоре или врастают в неё, как, например, плющ (Hedera helix), хмель, который, кроме того, ещё обвивает опору.

Если лианы теряют опоры, они сваливаются на землю всей своей массой. Многолетние лианы, отличаясь светолюбивостью, развивают под пологом леса немного листьев, но, выбравшись на верхушки деревьев, развивают массу листьев. Особенно богаты лианами тропические леса и леса влажных субтропиков.

Рис. 103. Лазающая лиана (Hedera helix) на сосне.

Ползучие стебли известны под названием п л е т е й и у с о в. Плети отличаются сравнительно короткими междоузлиями, облиственностью; большинство из них способно укореняться в узлах. Усы характеризуются длинными междоузлиями и конечной почкой, способной укореняться (например, у земляники, ползучего лютика). Плети стелются по почве в разных направлениях. Иногда ползучие стебли, располагаясь радиально от корня, образуют большой круг, как, например, у сорного портулака (Portulaca oleracea). У батата укореняются все узлы, а плети достигают у некоторых сортов 10 *м* длины.

Длина стеблей бывает различной. Самые длинные стебли (до 300 *м*) установлены у индийских ротангов. Толщина лианы при этом незначительная — до 4 *см*, и большая часть стебля лежит на земле.

Кущение злаков. Кущение злаков представляет собой образование побегов и придаточных корней из подземных стеблевых узлов у рыхлокустовых форм (см. стр. 480) и из надземных узлов — у плотнокустовых; узлы располагаются при этом очень сближенно, почти соприкасаясь между собой, так что междоузлия едва заметны. В таком укороченном состоянии эти междоузлия и остаются в течение вегетации. В пазухах листьев этих узлов кущения развиваются боковые почки, которые превращаются в надземные побеги, междоузлия которых сильно вытягиваются. Эти вторичные подземные побеги, направляясь к поверхности почвы, могут из выше расположенных узлов давать снова побеги, в результате чего одно растение пшеницы, ячменя, овса и других может иметь несколько десятков надземных стеблей, возникших из подземных стеблевых узлов; у диких злаков из узлов кущения возникают также подземные корневища. Помимо этого, из узлов кущения появляются придаточные корни, которые в массе своей и составляют мочковатую корневую систему злаков. Узел кущения однолетних злаков — единственный орган, обладающий свойством восстанавливать всё растение. К нему притекают запасные питательные вещества.

Обыкновенно у подавляющего большинства злаков соломина неветвистая. Бамбуки относятся к ветвящимся злакам.

Классификация растений в связи с типами побегов и продолжительностью жизни. Растения делят на деревья, кустарники, полукустарники и травянистые.

Деревьями называют крупные растения с сильно развитыми многолетними стеблями, с главным стволом, несущим крону; наличие вторичного прироста в толщину относится также к характерным чертам деревьев.

Кустарники отличаются от деревьев тем, что главный ствол у них отсутствует или слабо выражен, ветвление начинается почти у поверхности почвы и высота их не превышает 4—6 *м*. К кустарникам можно отнести барба-

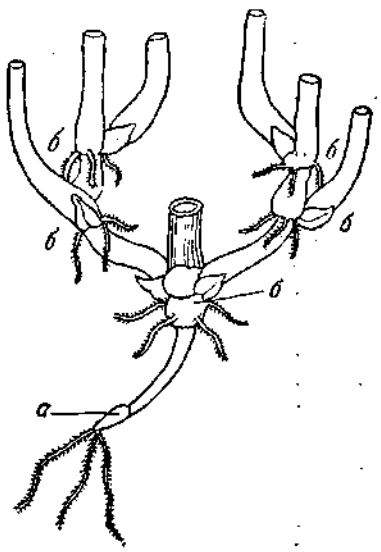


Рис. 104. Схема кущения злака

а — зерновка с зародышевыми корнями;
б — узлы кущения с придаточными корнями.

рис, кизильник, иргу, шиповник, малину, смородину, крыжовник, сирень, и др. Нередко выделяют ещё группу кустарничков, отличающихся от кустарников высотой не более 1 *м*. К ним относятся многие пустынные растения.

Полукустарники отличаются от кустарников тем, что побеги их в нижней части остаются многолетними и покрываются пробкой, а в верхней части являются однолетними и зимой отмерзают или отсыхают. К полукустарникам относятся многие виды полыни, астрагала, зверобоя и др.

Травянистые растения характеризуются отмиранием надземных стеблей в конце вегетационного периода. Они бывают однолетними, двухлетними и многолетними.

Однолетние травянистые растения начинают и завершают свой жизненный цикл в течение одного вегетационного периода. К ним относится большинство наших полевых культурных растений: хлебные злаки, горох, соя, фасоль, арахис, подсолнечник, лён, конопля и др. Однако необходимо отметить, что нередко признанные однолетники оказываются способными вегетировать на второй и даже на третий год. Это установлено для отдельных рас культурной ржи, ячменя, львиного зева и др. В этом отношении необходимы наблюдения и исследования.

Двухлетними растениями являются такие, которые на первый год развивают только розетку прикорневых листьев, а стебли с цветками и плодами

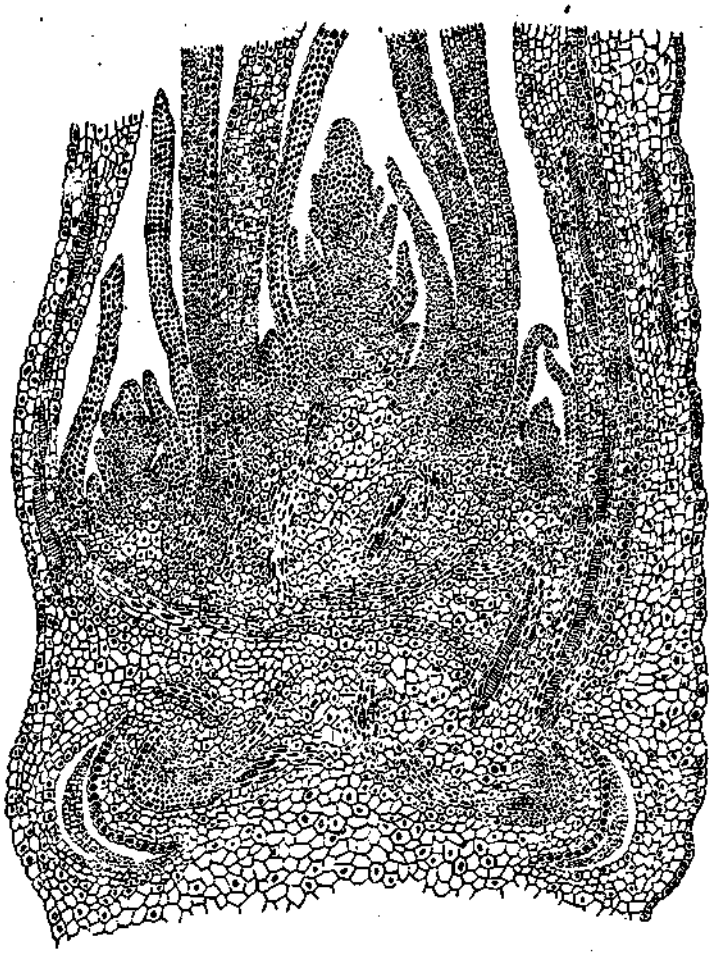


Рис. 105. Продольный разрез через узел кущения 18-дневного растения озимой ржи; виден начинающий дифференцироваться колос.

появляются на втором году жизни, после чего растения погибают. Сюда относятся свёкла, морковь, цикорий и пр., ворсовальная шишка, анизет (Pimpinella anisetum); многие сорные растения, как чертополох, коровяк; некоторые лекарственные растения, как белена, алтей; кормовые, как донник (Melilotus officinalis); множество дикорастущих из семейства крестоцветных, мальвовых и др.

Рис. 106. Кущение одного растения куриного проса (Echinochloa crus galli).

Многолетние травянистые растения характеризуются долговечными подземными частями и ежегодным отмиранием надземных частей. Среди многолетних трав можно встретить такие, которые способны жить по нескольку

десятков лет, например, у тау-сагыза установлены столетние экземпляры. Ежегодно подземные части дают новые надземные побеги.

Все перечисленные типы растений изображаются следующими знаками: деревья и кустарники — ♄; многолетние травы — ♃; двухлетние — ☉; однолетние — ☉.

Возраст и высота деревьев. Долговечность деревьев особенно высока в тропическом и субтропическом поясах земного шара. Одному из африканских баобабов (Adansonia digitata) сосчитано было 5150 лет.

Долговечность растений определяется следующими приблизительными цифрами:

Мамонтово дерево (Sequoia gigantea)	до 5000 лет
Кипарис (Cupressus fastigiata)	» 3000 »
Ливанский кедр (Cedrus Libani)	» 3000 »
Тисс (Taxus baccata)	» 3000 »
Каштан (Castanea sativa)	» 2000 »
Можжевельник (Juniperus communis)	» 2000 »
Дуб (Quercus robur)	» 1200 »
Ель (Picea excelsa)	» 1200 »
Сибирский «кедр» (Pinus sibirica)	» 1200 »
Липа (Tilia grandifolia)	» 1000 »
Лиственница (Larix europaea)	» 600 »
Тополь белый (Populus alba)	» 300—600 »
Бук (Fagus silvatica)	600—900 »
Маслина (Olea europaea)	700 »
Сосна (Pinus silvestris)	500 »
Орех грецкий (Juglans regia)	300—400 »
Шиповник (Rosa canina)	400 »
Груша (Pirus communis)	300 »
Яблоня (Malus domestica)	200 »
Черешня (Cerasus avium)	100—400 »
Виноград (Vitis vinifera)	80—100 »
Шиповник (остальные виды)	13— 14 »

Сравнительная таблица высоты деревьев

Эвкалипт (Eucalyptus amygdalina)	до 155 *м*
Секвойя (Sequoia gigantea)	» 142 »
Пихта (Abies pectinata)	» 75 »
Ель (Picea excelsa)	» 60 »
Лиственница (Larix europaea)	» 53 »
Сосна (Pinus silvestris)	» 50 »
Тополь белый (Populus alba)	» 40 »
Чинар (Platanus orientalis)	» 30 »

Самое высокое дерево на земном шаре зарегистрировано в Австралии — миндальный эвкалипт (Eucalyptus amygdalina), который ещё 20 лет назад имел высоту 155 *м* и в окружности у основания 30 *м*. Почти такой же высотой отличаются мамонтовы деревья (Sequoia gigantea). Эти деревья носят также названия: вашингтония, велингтония, секвойя. Эвкалипты в диком виде составляют обширные леса в Австралии, а мамонтовы деревья сохранились в диком виде только в горах Калифорнии. Там было зарегистрировано дерево высотой 142 *м*, а в окружности у основания 36 *м*. Этому гиганту дали образное название «Отец леса». Когда его спилили и ствол выдолбили внутри, то оказалось возможным проехать в коляске с лошадьми внутри него и выехать наружу в дыру от одной из веток. В Англии известен был дуб в возрасте 1500 лет. Долговечность и размеры английских дубов и германских лип воспеты во многих старинных произведениях, в поговорках, прозвищах и пр. В Воронежской области, вероятно, еще сохранились дубы, посаженные Петром Великим. В Грузии до сих пор сохранились тысячелетние тиссовые рощи. В Малой Азии автору приходилось видеть деревья каштана окружностью 20 *м*, чинары — 15 *м*. В дуплах таких гигантов обычно устраиваются ночлежные приюты, чайные, загоны для овец.

ЛИСТ

Важнейшим органом для жизни зелёного высшего растения является лист — орган фотосинтеза, газообмена и транспирации. Помимо этих трёх его основных функций, лист может служить хранилищем запасных питательных веществ, органом вегетативного размножения, движения и т. п. Ни один орган растения не является столь изменчивым, столь пластичным в эволюционном отношении, как зелёный лист.

Листья расположены на стеблях. Лист у цветковых растений образуется из меристемы клеток конуса нарастания стебля.

На некотором расстоянии от верхушки конуса нарастания образуются боковые складки в некоторых пунктах наружных слоёв клеток. Эти поверхностные складки представляют собой так называемые первичные бугорки конуса нарастания, являющиеся зачатками листьев. В образовании листа принимают участие клетки туники и корпуса, по прежней терминологии — клетки дерматогена, периблемы и отчасти плеромы. В этом отношении существует большое разнообразие. Так, у пшеницы лист образуется исключительно из клеток дерматогена путём периклинного деления их. У других растений в образовании листа основное значение принадлежит субэпидермальным [1] слоям клеток конуса нарастания.

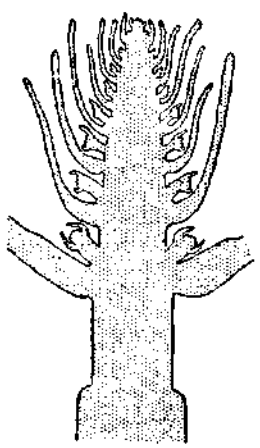


Рис. 107. Схема верхушки стебля с конусом нарастания, примордиальными листьями и пазушными почками.

Лист растёт сперва верхушкой, потом основанием. Вскоре после появления зачаток листа дифференцируется на такие части, как пластинка, черешок и, нередко, прилистники. Из верхней части зачаточного листа развиваются листовая пластинка и черешок, а из нижней части — влагалище листа и разрастающееся основание черешка у места прикрепления к стеблевому узлу. Черешок развивается обычно после образования пластинки вследствие вставочного роста. Утолщение черешка происходит благодаря делению клеток его основной ткани. У листьев вставочный рост локализуется в основании листа.

Черешок листа служит органом ориентировки листа по отношению к солнцу, а также имеет механическое значение для ослабления ударов по листовой пластинке от дождя, града, ветра и пр. Он обычно несёт на себе пластинку или же несколько малых пластинок (листочков). Частями листа являются иногда листовое влагалище и прилистники. Лист может состоять из одной только пластинки и в этом случае называется сидячим. При этом сидячий лист иногда охватывает стебель своим основанием — получается стеблеобъемлющий лист; или он своими основаниями переходит на междоузлие стебля и образует низбегающий лист; или сидячий лист в нижней части «пронзён» стеблем, образуя пронзённый лист; или, наконец, два супротивных листа срастаются своими основаниями и тогда называются сросшимися.

У многих растений лист тянется, от места своего прикрепления у стеблевого узла, в виде влагалища, охватывающего междоузлие; недалеко от следующего узла лист разворачивается в пластинку, отклоняющуюся от стебля под углом. Эта охватывающая часть листа называется листовым влагалищем. Такой лист типичен для злаков, некоторых зонтичных, причём у последних влагалище образует у основания вздутие, называемое ложным

[1] Субэпидермальный слой — слой клеток, лежащих под эпидермисом.

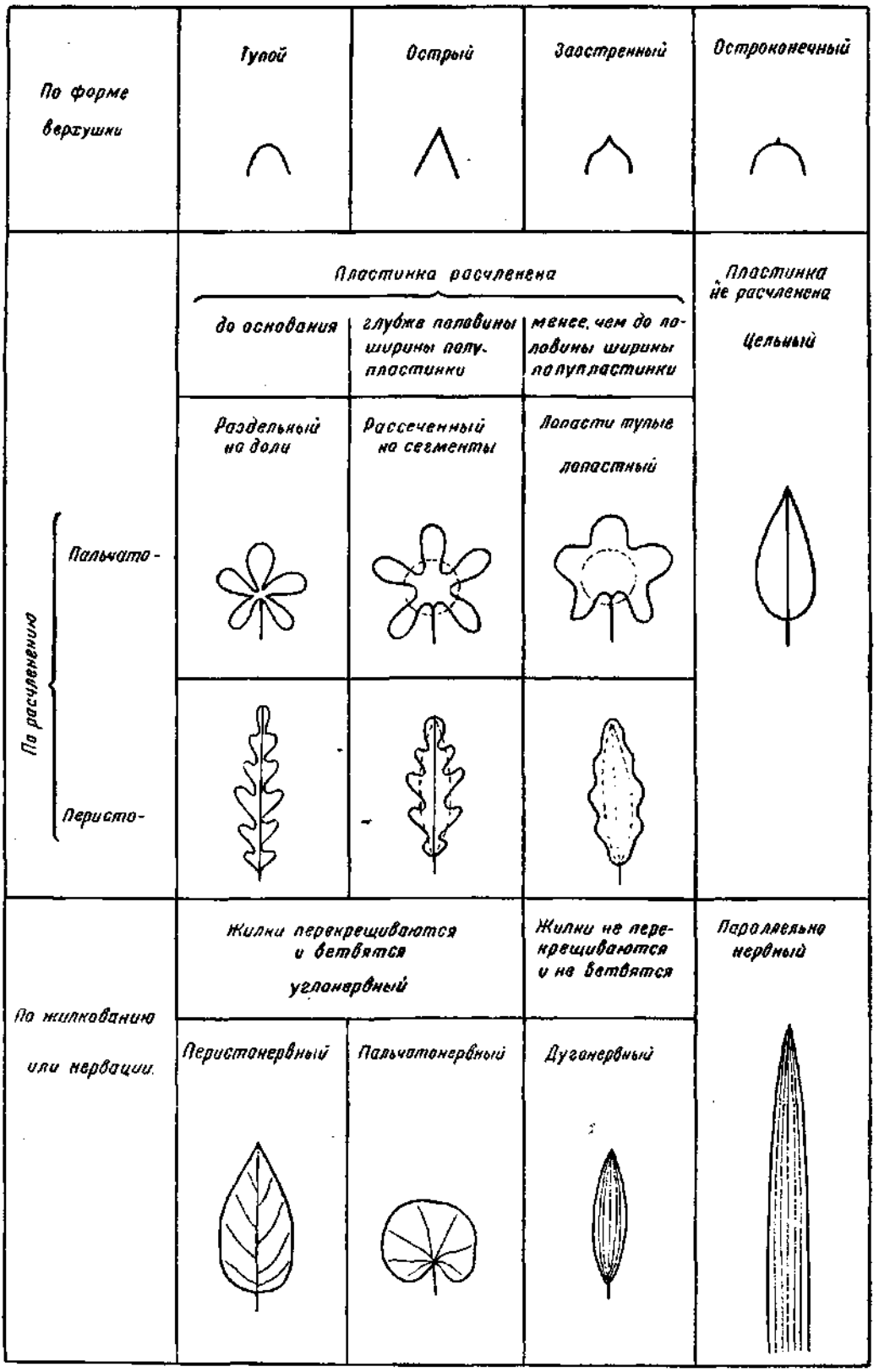


Рис. 108. Различные формы простого листа.

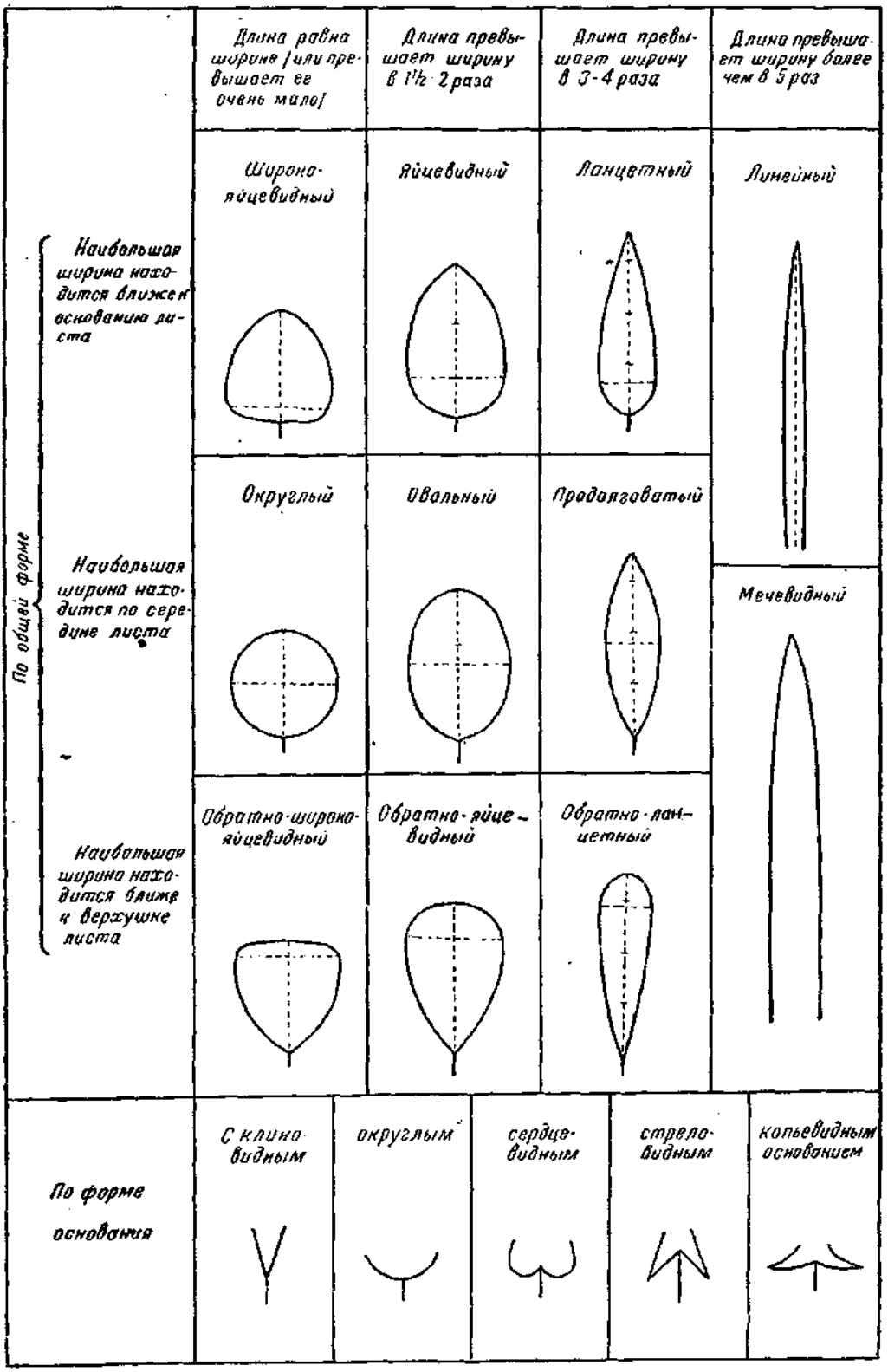


Рис. 109. Различные формы простого листа.

раструбом (см. ниже о раструбе). У злаков в месте перехода влагалища в пластинку образуется маленький плёнчатый бесцветный вырост, который называется язычком (ligula), а края листовой пластинки в этом месте часто образуют так называемые ушки (auriculae), более или менее охватывающие стебель. Однако существуют виды и формы злаков и без язычка и без ушков. Язычок — орган, возникший, как вырост листа; наличие его даёт возможность лучшего освещения пластинки, так как он способствует отгибу листа; это имеет для ассимиляции столь существенное значение, что обладатели язычка —

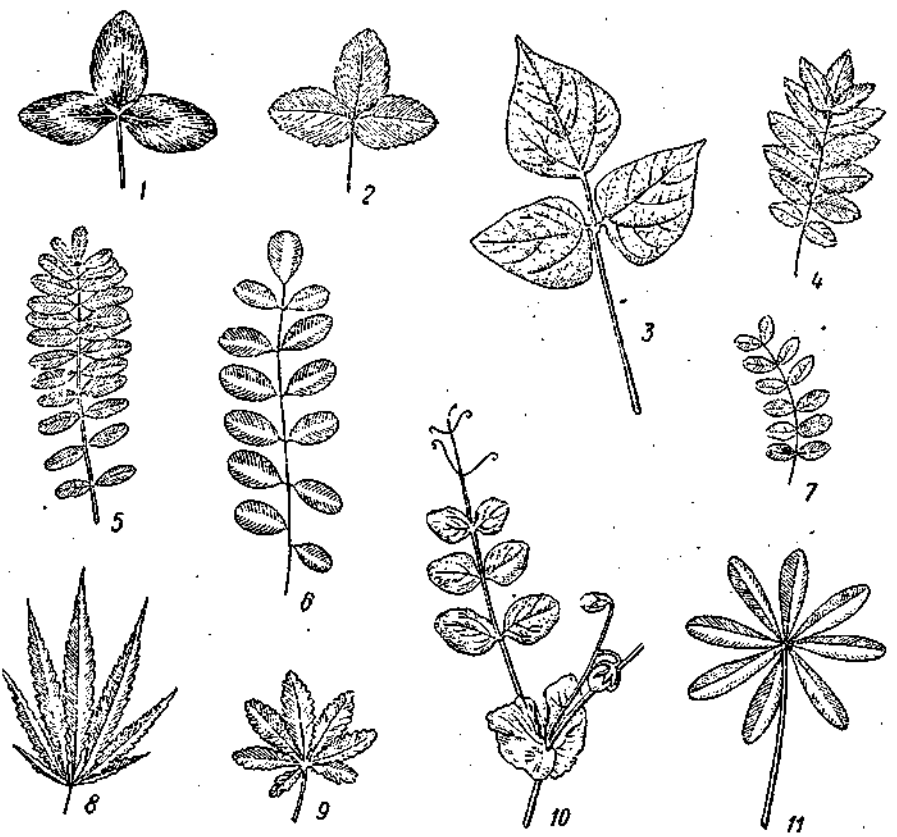


Рис. 110. Сложные листья: различные формы тройчатого, пальчатого и перистосложного листа

1 — лист красного клевера; *2* — люцерны; *3* — сои; *4* — непарноперистый лист рябины; *5* — эспарцета; *6* — ложной акации; *7* — парноперистый лист; *8* — пальчатосложный лист конопли; *9* — лапчатки; *10* — перистый лист гороха с усиками и крупными листовидными прилистниками; *11* — пальчатосложный лист люпина.

злаки — вытеснили в болота осоковые, лишённые язычка. Кроме того, язычок предохраняет от проникновения влаги, а также спор грибов, личинок насекомых и т. п. в трубку влагалища, где над узлами бывает эмбриональная ткань стебля. Считают, что язычок возник путём срастания двух изменённых прилистников.

Прилистниками называются особые маленькие (иногда крупные) придатки в основании листа, принимающие различную форму. Обыкновенно они являются парными. Крупные листоподобные прилистники имеются у гороха, мелкие треугольные пластинки — у хлопчатника, прилистники в виде колючек — у «белой акации» (Robinia pseudacacia). Иногда прилистники срастаются

вместе в настоящий р а с т р у б, в виде полой трубочки вокруг основания каждого междоузлия над листом (семейство гречишных).

Ч е р е ш о к обычно имеет плоскую или желобчатую форму и, как и весь лист, не является осевым органом. Трубчатый или цилиндрический черешок встречается редко. Пример растения с трубчатым черешком — дягиль (Archangelica officinalis), а с желобчатым — петрушка (Petroselinum sativum). Лист может быть разделён на две более или менее симметричные половины лишь одной плоскостью. Если черешок прикрепляется не к основанию пластинки, а к средней части её, лист называется щитовидным (например, у настурции, лотоса).

Листья бывают п р о с т ы е и с л о ж н ы е. С л о ж н ы м л и с т о м называется такой, на черешке которого имеется несколько листовых пластинок. Они прикрепляются к главному черешку своими собственными черешочками, нередко самостоятельно, поодиночке, опадают, и называются л и с т о ч к а м и. Примерами сложного листа служит лист конопли, люпина, клевера, конского каштана, грецкого ореха. П р о с т о й лист имеет одну пластинку. От простого к сложному листу существуют разнообразные переходные формы, различаемые по характеру и степени изрезанности пластинки.

П р о с т ы е листья по очертанию пластинки бывают о в а л ь н ы м и, я й ц е в и д н ы м и, о б р а т н о я й ц е в и д н ы м и, п о ч к о в и д н ы м и, п р о д о л г о в а т ы м и, л а н ц е т н ы м и, м е ч е в и д н ы м и, л и н е й н ы м и и пр. (рис. 109).

Если края листовой пластинки не имеют никаких выемок, лист называется ц е л ь н о к р а й н и м. Если выемки по краю листа неглубокие, лист называется ц е л ь н ы м. Цельные листья различаются по характеру выемок и выступов между последними. Так, если выемки острые, а выступы округлённые, лист называется г о р о д ч а т ы м (как у шалфея, будры и др.); если выемки клиновидные, а выступы острые, треугольные, лист называется з у б ч а т ы м (у бука, лещины и др.); если выступы косоугольные и острые, получается п и л ь ч а т ы й лист (у груши).

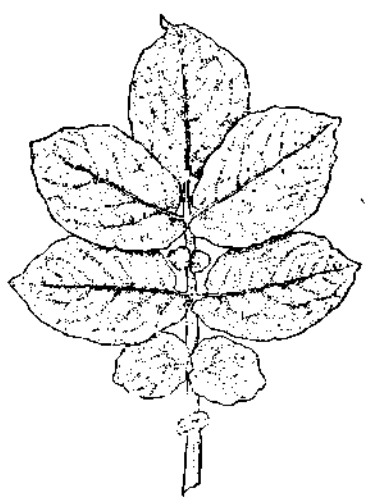


Рис. 111. Простой лист картофеля (прерывчато-перисторассечённый).

По форме верхушки пластинки листья бывают т у п ы е, о с т р ы е, з а о с т р ё н н ы е и о с т р о к о н е ч н ы е (рис. 109).

По форме основания пластинки различаются листья к л и н о в и д н ы е, с е р д ц е в и д н ы е, к о п ь е в и д н ы е, с т р е л о в и д н ы е и др.

Помимо перечисленных категорий цельного листа, различают ещё л о п а с т н ы е, р а з д е л ь н ы е и р а с с е ч ё н н ы е листья. Л о п а с т н ы м называется лист, у которого вырезы по краям пластинки доходят до одной четверти её ширины (у дуба), а при бо́льшем углублении, если вырезы достигают более четверти ширины пластинки, лист называется р а з д е л ь н ы м (у мака). Лопасти раздельного листа называются д о л я м и.

Р а с с е ч ё н н ы м называется лист, у которого вырезы по краям пластинки доходят почти до средней жилки, образуя с е г м е н т ы пластинки.

Раздельные и рассечённые листья могут быть п а л ь ч а т ы е и п е р и с т ы е, д в а ж д ы п а л ь ч а т ы е и д в а ж д ы п е р и с т ы е и т. д. Соответственно этому различают п а л ь ч а т о - р а з д е л ь н ы й лист (у кле-

щевины, аралии), перисторассечённый лист (у репейника); непарно-перисторассечённый (или прерывчато-перисторассечённый) лист у картофеля. Он состоит из конечной доли, нескольких пар боковых долек, между которыми располагаются ещё меньшие дольки.

Если пластинка удлинённая, а доли или сегменты её треугольные, лист называется струговидным (у одуванчика); если боковые доли неравновеликие, к основанию уменьшающиеся, а конечная доля крупная и округлённая, получается лировидный лист (у редьки, горчицы).

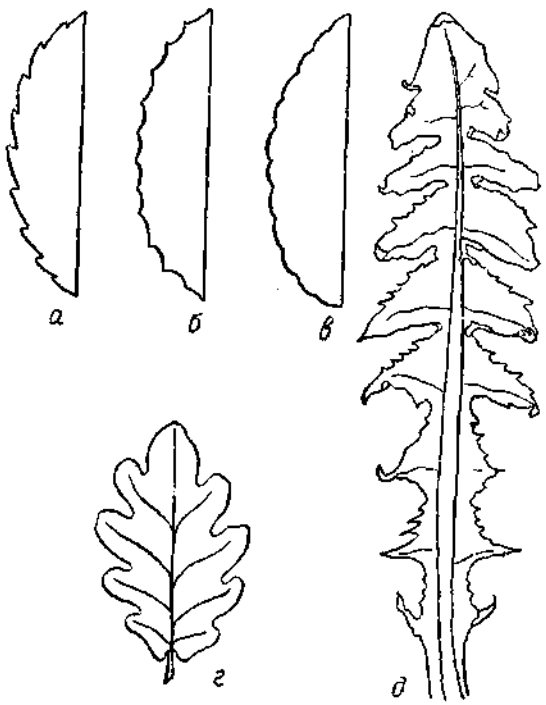


Рис. 112. Варианты неровности края и выемчатости пластинки листа

а — пильчатый край; *б* — зубчатый; *в* — городчатый; *г* — перисторасчленённый лист дуба; *д* — струговидно-рассечённый лист одуванчика.

Что касается сложных листьев, то среди них различают тройчатосложные, пальчатосложные и перистосложные листья. Если сложный лист состоит из трёх листочков, он называется тройчатосложным, или тройчатым (у клевера, люцерны, сои, лупинарии и др.). Если черешочки листочков прикрепляются к главному черешку как бы в одной точке, а самые листочки расходятся радиально, лист называется пальчатосложным (у люпина, конопли, конского каштана). Если на главном черешке боковые листочки расположены с обеих сторон по длине черешка, лист называется перистосложным.

Если такой лист заканчивается наверху непарным одиночным листочком, получается непарноперистый лист (у эспарцета, «белой акации», вики, рябины и др.). Если же конечного листочка нет, лист называется парноперистым (у арахиса, рожкового дерева). Иногда у непарноперистого листа все боковые листочки редуцируются и остаётся только конечный, сильно развивающийся непарный листочек, так что лист кажется неопытному глазу простым, а не перистым (у апельсина).

Если каждый листочек перистосложного листа, в свою очередь, является сложным, то получается дважды перистосложный лист (у гледичии, серебристой акации и т. д.).

Подобно листьям, прилистники также могут расчленяться. У многих растений прилистники сохраняются короткое время и скоро опадают; у некоторых, наоборот, разрастаясь, сохраняются на всю жизнь и в ассимиляции играют большую роль (у гороха).

Жилкование («нерватура»). На каждом листе легко заметить многочисленные жилки, особенно отчётливые и рельефные на нижней стороне листа. Эти жилки являются проводящими пучками. Так как лист есть орган фотосинтеза и транспирации, жилки обеспечивают проведение водных растворов в толщу листа и отток ассимилятов из него. В крупных жилках и по краям листа,

а особенно в черешке, развиты механические ткани. Там, где они плохо развиты, пластинки листа легко разрываются, как у банана.

Исходная часть всех жилок листовой пластинки находится в черешке листа, откуда выходит у многих растений основная, главная жилка, разветвляясь потом в толще пластинки. По мере удаления от главной, боковые жилки всё утончаются. Самые тонкие большей частью находятся на периферии, а также вдали от периферии — посредине участков, окружённых мелкими жилками.

Существует несколько типов жилкования. У однодольных растений жилкование бывает дугонервным, при котором от стебля или влагалища вступает в пластинку ряд жилок, дугообразно направленных к вершине пластинки. Примерами являются листья купены, ландыша, тюльпана и др. У большинства злаков имеет место параллельнонервное жилкование. Дугонервное жилкование существует также у некоторых двудольных растений, например, у подорожника (Plantago). У двудольных растений жилки образуют сильно разветвлённую сеть и соответственно этому различают жилкование сетчатонервное, как у листьев большинства двудольных растений, особенно древесных; дланевиднонервное, как у листьев хлопчатника, винограда, клёна; перистонервное, наиболее распространённое среди двудольных растений; дихотомическое, свойственное одному из реликтовых голосеменных растений гинкго (Ginkgo biloba). У двудольных растений, следовательно, лист лучше обеспечивается проводящими пучками. Однако и у однодольных растений имеется связь между параллельными жилками.

Величина листа. Наибольших размеров листья достигают у тропических пальм. Самые крупные листья имеют бразильская пальма (Raphia taedigera), листья которой достигают 22 *м* длины и 12 *м* ширины, а также африканская винная пальма (Raphia vinifera). Гигантские листья её имеют до 15 *м* длины. В нашей флоре наиболее крупные листья свойственны многолетним травянистым, а не древесным растениям. Крупные листья имеют борщевик (виды Heracleum), подбел (виды Petasites), а из деревьев — айлант (Ailanthus).

Группы категорий. Различают три группы листьев: низовые, срединные и верховые. Такая дифференциация определяется ещё в почке. Низовые листья представляют собой твёрдые почечные чешуи бурого или беловатого цвета. Они являются защитными чешуями почки и имеются также на корневищах и клубнях. У луковиц они являются наружными сухими чешуями. Низовые листья при развитии почки обычно опадают.

Срединные листья являются типичными для данного вида. Они составляют оснастку стебля. Верховые листья расположены в области цветков или соцветия, они бывают окрашенными или бесцветными. Их называют в одних случаях прицветниками или прицветничками, в других — листовой обвёрткой, покрывалом (как у ароника) и т. п. Семядольные листья причисляются к низовым листьям.

Гетерофилия. Мозаичность. Под названием гетерофилии понимается явление разнолистности у многих растений. Лист принадлежит к органам весьма пластичным, легко реагирующим на изменение внешних условий. Под влиянием условий освещения и питания, тепла, влажности и т. п. форма листа изменяется, иногда в резкой степени.

Изменчивость формы листа проявляется на одном и том же растении. Так, например, у водных цветковых растений, как стрелолист, водяной лютик и др., листья подводные резко отличаются от тех, которые развились на поверхности воды. В зависимости от среды, на одном и том же растении один лист может иметь одну форму, а другой — иную. У стрелолиста различная форма листьев объясняется возрастными изменениями; так, например, выращенные из семян растения стрелолиста вне водных условий всё-таки образовали первые листья линейные, затем — почковидные, а в дальнейшем — стреловидные. У эвкалипта (Eucalyptus viminalis) на молодых побегах листья располагаются обычно супротивно, а затем это супротивное листорасположение на более старых побегах заменяется очередным, и по своей форме супротивно расположенные листья резко отличаются от очередных, т. е. наблюдается типичная гетерофилия. Не столь резкую разнолистность можно наблюдать, например, у множества других древесных пород. Листья пнёвой и корневой поросли после рубки ствола резко

отличаются и по форме и по величине от характерных листьев кроны. Это объясняется обильными резервами питания, отложенными в корневой системе.

Надо отличать разнолистность экологическую от филогенетической (эволюционной). Последняя заключается в том, что резко различные морфологические категории листьев на одном растении отражают историю данного вида. Так, например, у растения из семейства крестоцветных, принадлежащего к виду Lepidium perfoliatum, листья имеют резко различную форму — от нижних двоякопериcто-рассечённых до верхних цельных и стеблеобъемлющих. Можно думать, что предки данного вида имели перистораздельные листья, так как нижние листья считаются филогенетически более древними (в индивидуальном развитии растения они также более старые).

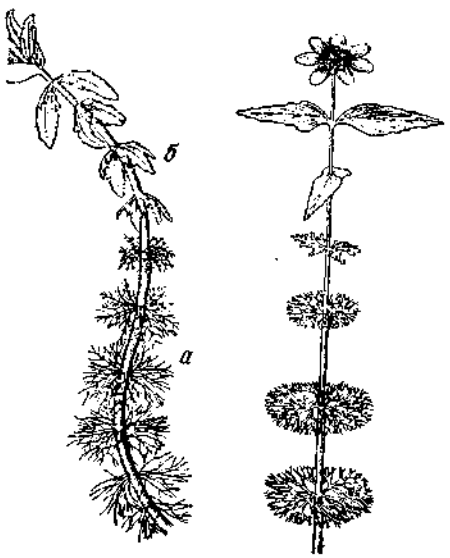


Рис. 113. Разнолистность

Слева — Limnophylla heterophylla; справа — Bidens Beckii; *а* — подводные, *б* — надводные листья.

Экологическая разнолистность хорошо демонстрируется на круглолистном колокольчике (Campanula rotundifolia), распространённом в сосновых лесах на открытых полянах. Прикорневые листья у этого вида имеют довольно длинные черешки и округлые листовые пластинки, последующие же листья на стебле сидячие и имеют узкую линейную форму. Округлые листья нормально развиваются только при основании стебля. Если затенить взрослое растение, уже имеющее первые цветочные бутоны, то прежде всего начнётся отмирание бутонов и возвращение к вегетативной фазе развития. Возникающие новые боковые стебли из пазушных почек будут развивать только округлые листья на всём растении вместо узких линейных. Гебель, экспериментируя с влиянием света на это растение, сделал вывод, что изменение формы листьев вызывается нарушением баланса между минеральными и органическими веществами в растении. Ему удавалось сильно повышать в растении всасывающую работу корня и таким образом создавать перевес минеральных веществ в растении над органическими; такое соотношение веществ даже при хорошем освещении вызывало образование большого числа округлых листьев и в верхней части стебля. Наоборот, создавая перевес органических веществ над минеральными, листья получались линейными даже в условиях слабого освещения. Таким образом, дело заключается не в одном свете, а и в условиях питания, в обмене веществ.

Между листьями в кроне многих деревьев существует разница, если исследовать крону по ярусам. На одном дереве иногда можно найти и цельные и глубоко надрезанные лопастные листья. Очень изменчива также форма листа у тутового дерева.

Листья многих растений постоянно ориентируют поверхность пластинки перпендикулярно к лучам солнца. Это свойство выражено у хлопчатника. Во время восхода солнца пластинки листьев торчат вертикально на черешках, в полдень они принимают горизонтальное положение.

С другой стороны, листья многих растений поворачиваются к солнцу не широкой, а узкой стороной пластинки, избегая сильной радиации (у эвкалипта, латука и др.).

Реакция листьев на свет хорошо выражается явлением листовой мозаики. Она заключается в таком расположении листьев, при котором они не затеняют друг друга. Мозаика проявляется у ряда растений в стадии розетки, когда небольшое число прикорневых листьев должно обеспечить растение органическим питанием. Классическими объектами для наблюдения листовой мозаики являются розетки прикорневых листьев. Хорошо выражена мозаика у взрослого амаранта (Amaranthus blitus), у остролистного клёна (Acer platanoides), у видов плюща, у пальм, у агав и др. Форма листа у картофеля тоже может быть объяснена мозаикой.

Как органы фотосинтеза, листья развиваются иногда в огромном числе на растении, особенно у деревьев и многих лиан. Количество листьев зависит от

вида и расы растения, от возраста, климата, сезона. В пределах кроны дерева их сотни тысяч. Некоторые лианы, опутав крону дерева, развивают такое множество собственных листьев, что листьев опорного дерева почти и не видно. У полевых культурных растений общая листовая поверхность в 20—100 раз превышает занимаемую ими земельную площадь.

Наружная поверхность листьев бывает голая или опушённая. Опушённость более свойственна нижней стороне листа. Цвет, длина, плотность, форма волосков (или шипиков) очень разнообразны. Голые листья бывают глянцевые и матовые. Глянцевые свойственны растениям жарких мест.

Анатомическое строение листа. Лист образуется, как указано выше, из первичного бугорка конуса нарастания стебля. Сперва возникает зачаток листа (примордий). Появлению каждого листового зачатка предшествует поперечное разрастание участка конуса, образующее две (у растений с супротивными листьями) или одну (при очередном листорасположении) так называемую «опору листа». Каждая опора листа состоит из листового бугорка и отрезка оси стебля. Бугорок (зачаток листа) состоит из активно делящихся клеток первичной меристемы. Дифференциация, следующая за первой фазой развития листа, состоит в образовании срединного прокамбиального тяжа. Прокамбий развивается как вверх, в зачаток листа, так и вниз, в опору листа, в результате чего образуются вертикальные листовые следы. Таким образом, лист и стебель гистогенетически [1] связаны между собой. Тяжи прокамбия образуются из срединного слоя клеток меристемы листового зачатка. Из остальных слоёв меристемы образуются кожица и мякоть листа, получившая название м е з о ф и л л а.

Толща листа состоит, главным образом, из основной ткани (мезофилла), кроме того — проводящей и механической тканей, представленных в жилках листа. Механические ткани укрепляют не только жилки (проводящие пучки), но и мезофилл листа, т. е. они развиваются часто и вне жилок. Крупные жилки — это проводящие пучки коллатерального типа.

В листе, занимающем более или менее горизонтальное положение, флоэма находится снизу, а ксилема сверху. Переходя в листовой след, флоэма окажется снаружи, а ксилема внутри стебля.

В тонких жилках листа ситовидные трубки имеют увеличенные спутничные клетки и слабо выраженные ситовидные пластинки или последние отсутствуют. Возможно, что функция их здесь изменена и они являются только аккумуляторами сахаров. По мере того как жилки подходят к краям пластинки, сперва выпадает флоэма, потом сосуды, и остаются одни трахеиды, слепо заканчивающиеся в паренхиме.

Задача основных жилок — доставлять мезофиллу воду с растворёнными в ней неорганическими веществами и отводить из него по флоэме продукты фотосинтеза. Поэтому жилки во всех направлениях пронизывают мезофилл листа.

Внутреннее строение листа является важнейшим экологическим признаком (т. е. отражающим влияние внешней среды).

Мезофилл нередко состоит из двух хорошо различимых под микроскопом категорий основной ткани (у тыквенных, подсолнечника, свеклы и мн. др.). Это есть выражение дорзовентрального строения листа. В этих случаях часть мезофилла, расположенная под кожицей верхней стороны листа, обращённой к солнцу, состоит из длинных цилиндрических клеток, располагающихся перпендикулярно к поверхности листа, но параллельно солнечным лучам. Они составляют в листе п а л и с а д н у ю (или столбчатую) паренхиму. Клетки её располагаются в один, иногда в два, три и даже более ярусов, в зависимости от климатических условий произрастания, типичных для данного вида растения. В условиях жаркого южного лета с переменной облачностью отобрались виды

[1] Г и с т о л о г и я — учение о тканях; г и с т о г е н е з — последовательная дифференциация.

дорзовентрального строения, но с несколькими ярусами палисадных клеток в листе, например, из древесных — у видов миндаля (Amygdalus communis и др.), у цитрусовых, из травянистых — у шалфея и мн. др.

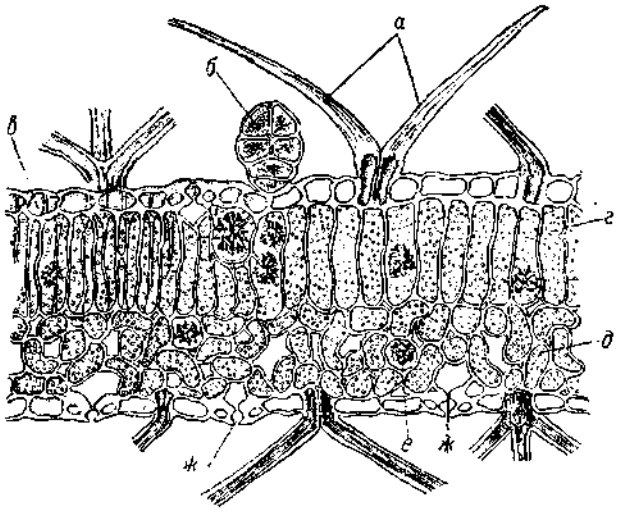


Рис. 114. Поперечный срез листа алтея (Althaea)

а — волоски на кожице; *б* — выделительные клетки; *в* — кожица; *г* — палисадная паренхима; *д* — губчатая паренхима; *е* — друза; *ж* — устьица.

Длина палисадных клеток в 3—20 раз превышает ширину и колеблется от 30 до 150 микронов и более. Иногда один ряд удлинённых клеток достигает середины мезофилла (например, у хлопчатника). Стенки клеток очень тонкие, поры на них незаметны. В постенном слое цитоплазмы развиваются многочислен-

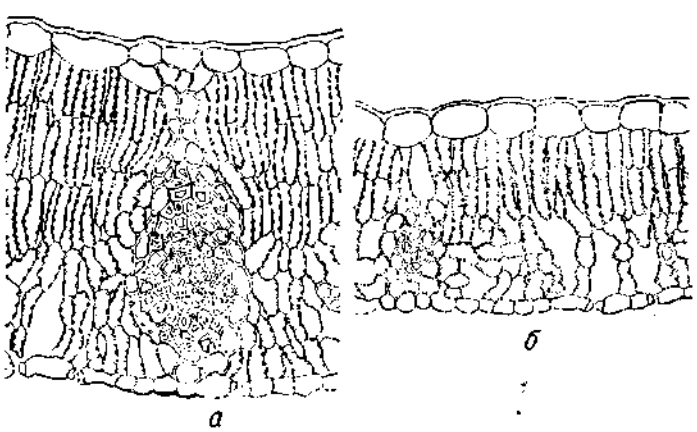


Рис. 115. Строение мезофилла листа дуба

а — освещённого, *б* — теневого.

ные хлоропласты, расположенные в один слой. На поперечном разрезе клетки выглядят округлыми, поэтому дают неполное смыкание, оставляя межклеточники для свободного газообмена и транспирации. Хлоропласты в дневные часы собираются у тех участков клеточной оболочки, которые прилегают к межклеточникам, т. е. поближе к диффундирующей в клетку углекислоте, которая ещё

в оболочке растворяется в воде. Солнечные лучи рассеиваются в цитоплазме, что имеет большое значение, так как хлоропласты многих растений избегают

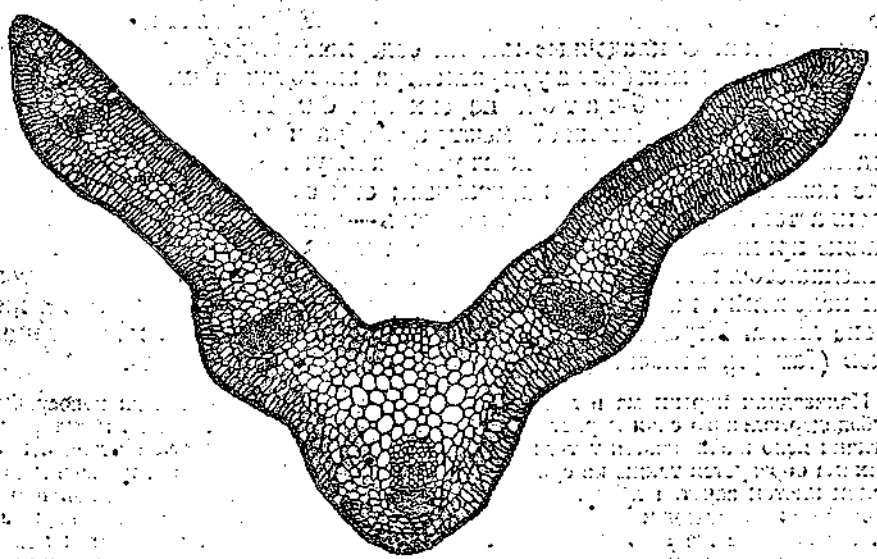


Рис. 116. Строение листа тау-сагыза.

яркого, прямого солнечного света; в этом случае они поворачиваются к источнику света узкой стороной стромы.

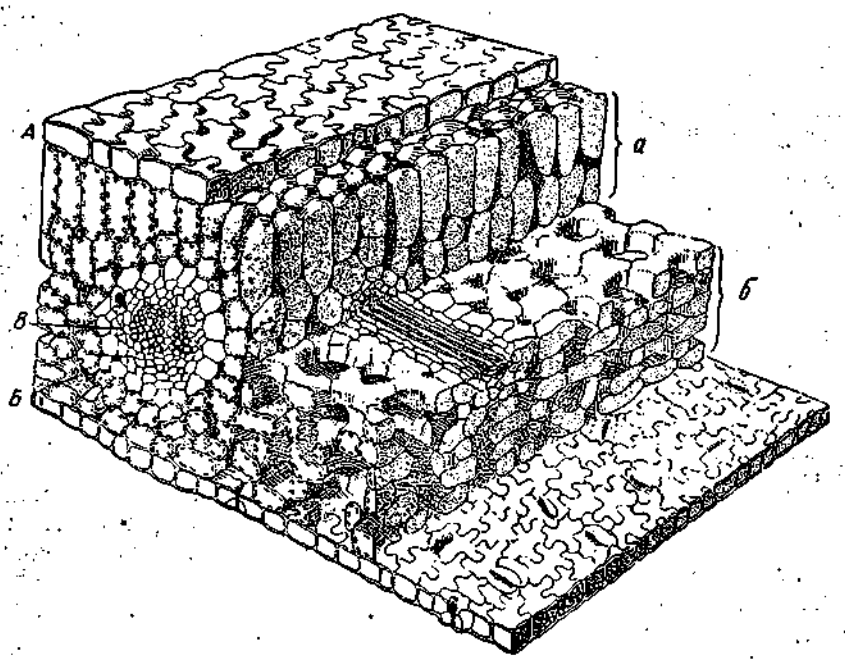


Рис. 117. Строение листа на различных разрезах

А — верхняя кожица; *Б* — нижняя кожица; *а* — палисадная паренхима; *б* — губчатая паренхима; *В* — жилка.

Первый слой палисадных клеток вплотную опирается либо на второй ярус таких клеток (нередко менее вытянутых), либо (также вплотную) — на особые обкладочные клетки, благодаря которым жилки окружены ещё чехлами из этих клеток, как промежуточных «станций» транспорта и метаболизма [1] продуктов фотосинтеза. Обкладочные клетки содержат хлорофилловые зёрна [2].

Нижняя часть мезофилла у дорзовентрального листа имеет другое строение и носит название губчатой паренхимы. Само название показывает, что это — рыхлая ткань. Клетки её имеют разнообразную форму — большей частью неправильно сферическую или изогнуто-овальную. Число этих клеток в мезофилле намного меньше, чем палисадных; они содержат меньшее количество хлоропластов. Тем не менее, губчатая ткань — тоже ассимиляционная, и клетки ее также примыкают к обкладочным или непосредственно к флоэме.

Межклеточные полости в губчатой ткани крупные и сообщаются с воздушными полостями, находящимися под многочисленными устьицами на нижней стороне листа. Нередко встречается складчатая паренхима, характерная для злаков (бамбук, волоснец) и особенно хвойных (см. дальше).

Палисадная паренхима в листе дорзовентрального типа образуется непосредственно из субэпидермального слоя меристематических клеток листового зачатка. Клетки палисадной ткани ясно наблюдаются тотчас после начала образования пластинки листа. Губчатая паренхима образуется также из субэпидермального или же из срединных слоёв меристематических клеток зачатка листа. Деление клеток для образования палисадной паренхимы продолжается дольше, чем деление для образования губчатой паренхимы и нижнего эпидермиса. Разрастание же клеток эпидермиса более продолжительно, чем клеток мезофилла. В результате такого неравенства в росте различных слоев появляются натяжения и давления, обусловливающие расхождение клеток губчатой ткани и в меньшей степени — палисадной. Таким образом, возникают физиологически целесообразные полости и межклеточные ходы в мезофилле листа.

У растений, листья которых отличаются более или менее вертикальным положением, дорзовентральность нарушается, и лист в гистологическом отношении становится изолатеральным [3]. Дифференциация мезофилла на палисадную и губчатую ткани не происходит. С обеих сторон такого листа паренхимные клетки почти одинаковой длины, крупных межклеточников нет. Изолатеральное строение можно наблюдать у листьев ириса, латука, лебеды, льна, эвкалипта и др. Некоторые растения, как кислица (Oxalis acetosella), имеют мезофилл, состоящий из одной губчатой ткани, что объясняется теневым (под пологом леса) образом жизни кислицы. Наоборот, лист фисташки, вегетирующей в условиях безоблачного знойного лета, состоит почти из одних палисадных клеток, расположенных в пять

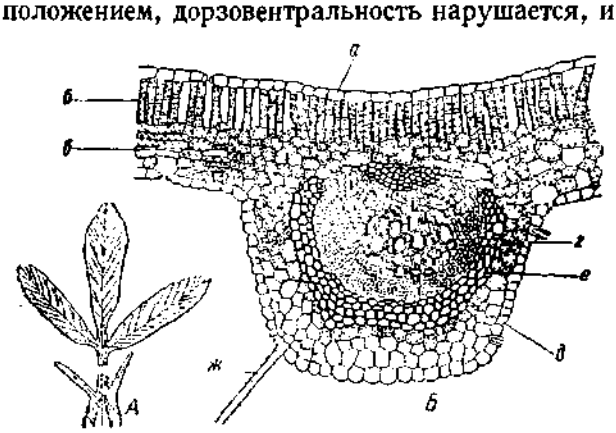


Рис. 118. Строение листочка люцерны (Medicago sativa)

А — тройчатый лист; *Б* — анатомическое строение листочка: *а* — кожица; *б* — палисадная паренхима; *в* — губчатая; *г* — ксилема жилки; *д* — флоэма жилки; *е* — склеренхима жилки; *ж* — волосок.

[1] Метаболизм — обмен веществ.

[2] «Собирательные» клетки здесь не упоминаются, так как роль их отрицается рядом исследователей.

[3] Одинаковым с обеих сторон.

рядов. Чрезвычайное разнообразие экологических условий в природных зонах вызывает и разнообразное внутреннее (и внешнее) строение листа. У погруженных в воду цветковых растений мезофилл листа представлен почти одной губчатой, сильно воздухоносной тканью, так как солнечный свет в воде рассеянный. У элодеи лист состоит всего из двух слоев клеток (кроме самой средней части листа); жилка только одна.

В зоне тундры СССР растет карликовый кустарничек водяника (Empetrum *nigrum*), листья которого завёрнуты своими краями, образуя внутреннюю полость трубки, причём устьица находятся внутри этой полости, будучи там защищены. Это, как увидим дальше, свойственно и многим степным злакам.

В мезофилле некоторых растений развиваются опорные клетки (например, у чая). Существуют клетки для резервирования запасной воды, которые называются водоносными идиобластами, как у бобовых растений, злаков и др.

Крупные водоносные клетки сосредоточены в мезофилле суккулентов — в листьях агавы, алоэ и пр.

У многих растений под кожицей листа образуются вместилища выделений (см. стр. 89). Выше излагалось также о возникновении месекретного каучука в клетках палисадной ткани. Наконец, у многих растений известны клетки для локализации растворов дубильных веществ.

Механические ткани сопровождают пучки преимущественно в крупных жилках листа. У растений засушливых зон они развиты сильнее; представлены они склеренхимой и колленхимой. Роль механической ткани выполняют также сосуды и трахеиды с утолщёнными стенками. Механическая ткань, сопровождающая жилки, образуется обычно из субэпидермальных слоёв клеток листового зачатка (точнее — из перицикла или из флоэмы). Механическая ткань под кожицей часто представлена колленхимой.

Склеренхима у листьев некоторых древесных однодольных растений отличается ценными техническими качествами.

Листья многих пальм дают волокно, имеющее на мировом рынке широкое распространение. Листья пальмы Raphia ruffia дают замечательный подвязочный материал, применяемый в садоводстве и известный под названием рафии.

Хорошее склеренхимное волокно добывается из листьев различных агав, особенно из сизала (Agave sisalana).

Драцена (Cordyline australis), давно разводимая на Черноморском побережье Грузии, даёт волокно из листьев, конкурирующее по качествам с конским волосом. Ценное склеренхимное волокно добывается из листьев новозеландского льна (Phormium tenax), размножаемого в Батумском районе.

Многие злаки содержат технически годные механические ткани (например, селин в Туркмении — Aristida Karelini).

Особенности анатомического строения листа злаков. Лист злака состоит обыкновенно из листового влагалища и листовой пластинки. Анатомическое строение листовой пластинки представляется в следующем виде. Клетки эпидермиса отличаются неоднородностью. Основную массу составляют так называемые продольные клетки, имеющие прямоугольную форму и обычно извилистые боковые стенки. Наружная стенка такой клетки сильно кутинизирована и пропитана кремнезёмом, пузыревидно выпукла и нередко имеет придаток в виде шипика или сосочка. Клетки эпидермиса, расположенные над механической тканью листа, значительно меньше как по длине, так и по ширине, чем продольные клетки, расположенные над паренхимой листа. Помимо этого, встречаются короткие изогнутые клетки с окремневшими боковыми стенками.

Между выпуклыми рёбрами пластинки нередко имеются ещё моторные или двигательные, веерообразно расположенные (на поперечном срезе) клетки кожицы, тонкостенные, с крупными вакуолями. Эти клетки имеют крупные полости с большим количеством клеточного сока. Во время засухи клетки,

теряя воду, спадаются и стягивают кверху края листа, образуя из пластинки листа трубочку. Это бывает, например, у степных злаков (особенно у ковылей); так как устьица у них расположены на верхней стороне листа, то они оказываются внутри листовой трубки, чем снижается испарение. Во влажную погоду клетки насыщаются водой, и листовая пластинка выпрямляется. Эти клетки способствуют ещё раскрыванию листа в почке.

Замыкающие клетки устьиц узко вытянутые, с сильно утолщёнными в средней суженной части стенками. К каждой из замыкающих клеток снаружи примыкает особая побочная клетка. Устьица расположены правильными рядами на нижней или на верхней (у скручивающихся) стороне листа, но количествен-

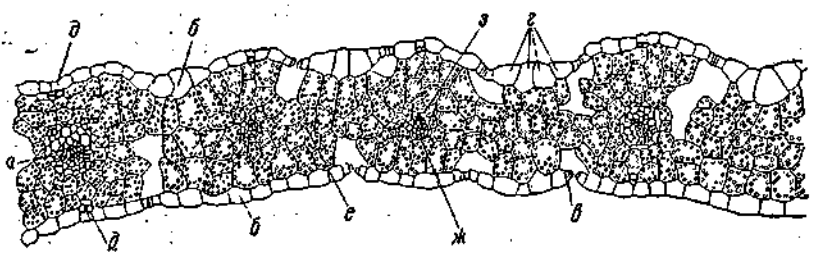


Рис. 119. Поперечный срез листа пшеницы

а — жилка; *б* — кожица; *в* — устьице; *г* — двигательные клетки; *д* — склеренхима; *е* — хлоренхима; *ж* — флоэма; *з* — ксилема.

ное распределение их при этом различное. Замечается, что чем сильнее развивается механическая ткань, тем меньше остаётся устьиц.

Тип мезофилла является систематическим признаком в двух подсемействах злаков (просовидных и мятликовидных): 1) хлорофиллоносные вытянутые клетки расположены (в форме розеток) вокруг проводящих пучков, имея характер ассимилирующих обкладочных клеток; клетки внутреннего яруса крупнее и содержат более крупные пластиды; этот тип свойствен кукурузе, просу, сорговым, т. е. просовидным (Panicoideae); 2) хлорофиллоносная паренхима однородно заполняет всё то пространство между верхней и нижней кожицей, которое не занято пучками и механической тканью; этот тип свойствен пшенице, ячменю, овсу, пырею, рису, полевице, овсянице, мятлику, ковылю и др., т. е. мятликовидным (Pooideae). Проводящие пучки в листе окружены особым защитным влагалищем, клетки которого по характеру утолщения оболочек напоминают эндодерму, при этом внутренние стенки пробковеют.

Механическая ткань представлена тяжами склеренхимы. Склеренхима бывает не связанной с сосудистыми пучками; так, у некоторых видов волоснеца и ковыля образуется еще сплошной пояс склеренхимы под нижним эпидермисом. Эпидермис при этом мелкоклетен и утолщен.

Строение хвои. Хвоя представляет собой игольчатый лист многих хвойных деревьев, как сосна, кедр, ель, пихта и др. Эпидермис хвои состоит из клеток с сильно утолщёнными стенками. Под ним расположены клетки склеренхимы. Устьица находятся в глубоких выемках, заполняющихся зёрнышками воска. Мезофилл состоит из своеобразных клеток со складчатыми стенками. Складки оболочки заходят внутрь клетки; так как цитоплазма с хлоропластами прилегает к стенкам клетки, то этими складками увеличивается площадь расположения и число хлоропластов, а это влечёт за собой увеличение фотосинтезирующей поверхности. В складчатой паренхиме имеются смоляные ходы. Эндодерма содержит в своих клетках много запасного крахмала. Сосудистые пучки иногда сопровождаются механической тканью.

Основные физиологические функции зелёного листа. К таковым относятся фотосинтез, газообмен и транспирация. Элементарные данные о фотосинтезе изложены в главе о растительной клетке. Необходимо отметить, что зелёные растения не испытывают на земле недостатка в солнечной энергии. За 7 миллиардов лет существования нашей планеты солнце не ослабило заметно своей лучистой энергии. Зелёные растения используют лишь 1—2% всей энергии, падающей на зелёный экран. Зато углекислый газ, имеющийся в атмосфере, для культурных растений, для урожайности их дефицитен. Простые эксперименты показывают, что при искусственном повышении содержания углекислоты в воздухе (это делалось в специальных камерах, а также в теплицах) повышается как содержание в листьях первичных продуктов фотосинтеза, так и урожайность плодов и семян.

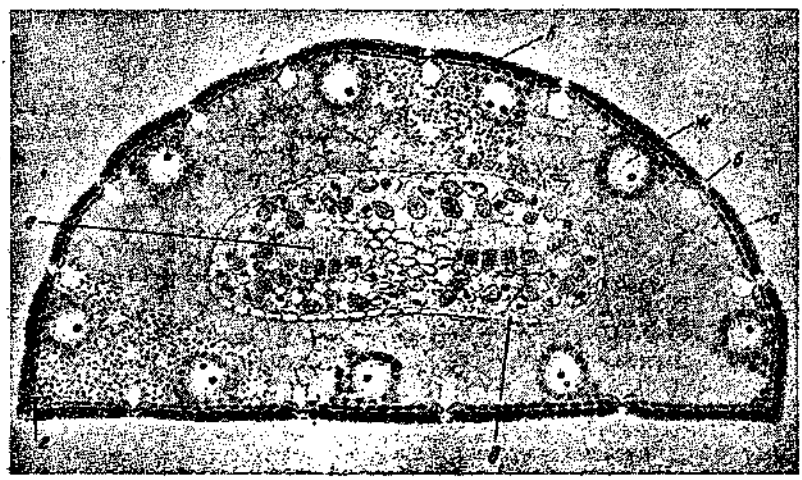
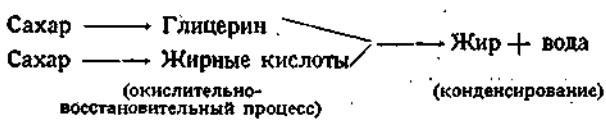


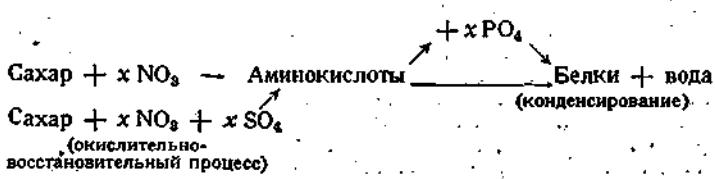
Рис. 120. Поперечный разрез через хвою сосны

а — кожица с кутикулой; *б* — устьица; *в* — склеренхима; *г* — складчатая хлоренхима; *д* — крахмалоносная эндодерма; *е* — проводящий пучок; *эк* — смоляной ход.

Первичными продуктами фотосинтеза являются углеводы. Но в зелёном листе происходит также первичный синтез жиров и белков. Первичные жиры образуются в результате превращения сахаров, с одной стороны, в глицерин, с другой — в жирные кислоты. В дальнейшем три молекулы жирной кислоты и одна молекула глицерина конденсируются в жир и воду. Схематическую формулу можно представить в таком виде:



Первичный синтез белковых веществ происходит в зелёном листе при взаимодействии неорганических соединений азота и продуктов ассимиляции углерода. Схематически это также можно изобразить, примерно, в таком виде:



В этой схеме буквой *x* обозначаются ионы солей азотной, серной и фосфорной кислот.

Следующая таблица даёт представление о содержании продуктов фотосинтеза в зелёном листе (на сухое вещество).

	Глюкоза	Сахароза	Крахмал	Белок	Жир
	в процентах				
В листьях сахарного тростника	2,8	**18,2**	14,4	13,0	6,5
В листьях риса	2,4	6,9	**22,7**	13,1	5,6
В листьях бобов (Vicia Faba)	2,0	4,7	9,1	**24,8**	8,5
В листьях клещевины	1,5	4,0	8,0	10,2	**14,4**

В этой таблице растения отобраны по признаку наибольшего содержания в их листьях одного из важнейших первичных продуктов фотосинтеза; так, в листьях сахарного тростника много сахарозы, в листьях риса много крахмала, бобы богаты белками, а клещевина — жиром. Следовательно, уже по листьям можно судить о биохимической направленности органического синтеза у вида растения.

Зелёный лист у многих растений является не только местом образования первичного крахмала (ассимиляционного), но и местом отложения вторичного крахмала (запасного). Такие субтропические растения, как маслина, мирт, благородный лавр, магнолия, мандарин, лимон и др., запасают в течение зимы в своих неопадающих листьях большое количество крахмала (который используется во время цветения) ввиду наличия двух периодов энергичного роста побегов в течение весны и лета.

Издавна известно разделение растений на светолюбивые и теневыносливые, или, как их правильнее теперь называют, *световые* и *теневые*. Оказалось, по исследованиям Любименко, что так называемый *световой порог*, с которого начинается фотосинтез, для теневых растений значительно ниже, чем для световых. У теневых растений нередко отсутствует палисадная ткань, однако пластиды у них более крупные, более светочувствительные, и концентрация хлорофилла значительно превышает таковую в пластидах световых растений; в итоге количество хлорофилла у теневых растений больше, чем у световых. Поэтому многие теневые растения успешно ассимилируют и в условиях слабого освещения. К теневым растениям относятся бук, липа, пихта сибирская, тисс, бересклет, хинное дерево, клюква, брусника, кислица и др.

Типичными световыми растениями являются сосна, дуб, лиственница, рябина, грецкий орех, многие злаки и пр.

Растения, происходящие из различных широтных зон земного шара, по-разному реагируют на длину дня при перенесе их в другие, не свойственные им, широты. Все растения разделяют, по их реакции на продолжительность освещения, на растения длинного дня, на растения короткого дня и на нейтральные к этому фактору. Растения короткого дня (хлопчатник, кукуруза, просо, сорго и др.), перенесённые на север, где летом день продолжительный, реагируют удлинением вегетационного периода, и наоборот; многие из них при этом даже не зацветают, например, индо-китайские хлопчатники (некоторые сорта не зацветают даже в Ташкенте). Но если искусственно укоротить им день (затенением на короткий период), они после этого нормально развиваются. Наоборот, пшеница (растение длинного дня) быстро созревает при круглосуточном освещении. Такое явление называется *фотопериодизмом*.

Транспирация есть физиологически регулируемый процесс испарения растением влаги; этим она резко отличается от простого физического *испарения* с какой-либо поверхности; испаряют воду живые клетки, ткани и органы, способные *регулировать* этот процесс. В зелёном растении наибольшую составную часть тела имеет вода. Но без отдачи воды из живых клеток растение обойтись не может, так как на суше оно живёт в условиях недостаточной насыщенности окружающей атмосферы водяными парами. Переход воды из жидкого состояния в тканях в парообразное состояние есть выражение этой отдачи. Известно, что даже в условиях сильных морозов и снег, и лёд, и оголённые деревья испаряют воду; даже твёрдая вода переходит в парообразное состояние, если окружающий воздух не насыщен влагой. Растения в избыточно влажных местностях, окружённые атмосферой, сильно насыщенной водяным паром, испаряют очень мало; у многих из них выработалось приспособление удалять избыточную влагу из органов в жидком виде (гуттация через водяные устьица) благодаря корневому давлению; под пологом некоторых таких растений падает своеобразный дождь. К таким деревьям в тропиках относится Caesalpinia pluviosa; в наших широтах Холодный наблюдал в днепровской пойме у прибрежных деревьев вербы проливной дождь в яркий, солнечный день; Титов наблюдал в Казахстане в ясные дни дождь из листьев ив, растущих у оросительных каналов. Но такие явления в растительном мире несравненно более редки, чем произрастание растений в условиях неизбежного и часто весьма интенсивного испарения. Клетки растений, чтобы оставаться живыми, должны удерживать определённое количество воды для нормальной жизнедеятельности коллоидов; поэтому у растений, живущих на суше, выработались многочисленные приспособления для устойчивости против чрезмерной транспирации: устьица с замыкающими клетками, кутикула, пробка, опушение, восковой налёт и др., и тем не менее в условиях степи, полупустыни

и пустыни растения испаряют огромные количества воды. Устьица в этих условиях не могут в дневные часы оставаться постоянно закрытыми, ибо тогда прекратится фотосинтез — углекислый газ попадает внутрь листа через устьичные щели. Растение в борьбе за жизнь как бы балансирует между двумя противоречивыми (в крайних условиях существования), но неизбежными процессами — фотосинтезом и транспирацией.

Но транспирацию принципиально нельзя рассматривать, как неизбежное зло, ибо она обеспечивает зелёные листья и стебли водными растворами неорганических соединений, без которых фотосинтез все равно ничего не дал бы для жизни и эволюции на земле. Испарение с поверхности межклеточников в зелёных листьях есть, грубо выражаясь, насос, поднимающий водные растворы из почвы через корень в эти же листья. Кроме того, транспирация понижает температуру растения, в знойном климате спасает его от перегрева. Охлаждение растения в результате испарения происходит благодаря затрате тепловой энергии на преодоление сил сцепления между молекулами воды и на преодоление атмосферного давления на выделяющийся пар, который путём диффузии и конвекции распространяется в атмосфере [1].

Итак, испарение совершается с поверхности клеток; общая площадь этой поверхности в межклеточниках получается огромная; водяной пар через обширные полости в губчатой паренхиме устремляется к устьицам, и выход его наружу регулируется замыкающими клетками.

Процессу транспирации сопутствует связанный с ним процесс всасывания воды из почвы. Чем больше отдали воды живые клетки, тем сильнее их сосущая сила. Зелёный лист должен обладать системой, обеспечивающей не только расход, но и приход воды. Поэтому у растений, обитающих в засушливых зонах, общая длина жилок в листе, доставляющих воду, достигает значительной величины, в то время как у растений в обеспеченных влагой местностях общая длина жилок во много раз меньше; у водных же цветковых растений, как валлиснерия и др., проводящие пучки совсем отсутствуют, и всасывание воды происходит через поверхность растения.

Другое приспособление состоит в том, что сосущая сила клеток листа возрастает по ярусам кроны, и, чем выше расположен лист, тем более высоким осмотическим давлением обладают его клетки.

Подача воды в листья из корней обеспечивается благодаря сложению трёх сил: сосущей силы клеток, сцепления водных молекул в водопроводящей системе растения и отчасти корневого давления. На процесс транспирации растение затрачивает не менее 80% лучистой энергии в тепловой её форме.

Долговечность листьев. Листопад. Растения, особенно деревья и кустарники, делят, между прочим, на вечнозелёные и листопадные. Это вообще верно по отношению к растению в целом. Но вечнозелёных листьев не бывает. Растения кажутся вечнозелёными потому, что одни листья у них опадают, а другие заново появляются. Листья таких культивируемых в наших субтропиках растений, как чай, цитрусовые, маслина, эвкалипт, магнолия и мн. др., могут жить год или несколько лет, после чего опадают. Вечнозелёные растения распространены и в умеренных широтах, и даже в тундре; к ним относятся прежде всего хвойные растения (кроме лиственницы), а из цветковых — бадан, брусника, вереск, багульник и др. Продолжительность жизни листа (хвои) нашей сосны от 3 до 5 лет, тисса — от 6 до 10 лет, пихты — от 3 до 10 лет.

Листопадные многолетние растения отличаются тем, что ежегодно, с наступлением неблагоприятного для вегетации сезона, все листья на них омертвевают и опадают. Даже под тропиками листопад вполне закономерное явление на тех территориях, где чередуются дождливый и засушливый сезоны в году.

С наступлением в умеренных широтах понижения температуры почвы снабжение водой растения, фотосинтез и транспирация становятся затруднительными. Сами листья к этому времени стареют и становятся балластом для растения. Это старение вызывается отложением большого количества минеральных веществ на оболочках клеток вследствие испарения, а также в протопластах клеток вследствие неполного использования минеральных веществ при органическом синтезе. Таким образом, сбрасывание испаряющей поверхности имеет для растения ещё и оздоровительное значение.

---

[1] По этой же причине кожа нашего тела охлаждается в результате потения. Есть много любителей пить горячий чай в жаркое время дня, так как после основательного потения наступает более или менее длительное ощущение прохлады.

Осенние листья постепенно желтеют или краснеют вследствие разрушения хлорофилла и более длительной сохранности других пигментов (ксантофилла, антоциана и др.).

Омертвение листьев вызывает образование отделяющего слоя, перерезающего черешок в его основании. Листья вследствие этого опадают. Листопад, следовательно, есть закономерное явление, физиологически ритмичное.

Осенний листопад в лесу имеет важные биологические последствия. Опавшие листья — хорошее органическое и минеральное удобрение. Ежегодно в наших лиственных лесах опавшие листья служат материалом для минерализации, производимой почвенными бактериями и грибами. Кроме того, опавшая листва стратифицирует семена, опавшие до листопада, предохраняет корни от вымерзания, препятствует развитию мохового покрова и т. д.

Классические работы Гордягина показали, что после листопада оголённые побеги всё же продолжают испарять, особенно молодые, однолетние. Некоторые виды деревьев сбрасывают не только листья, но и эти годовалые побеги. Наибольшее количество воды испаряется у некоторых видов древесных пород через листовые рубцы, которые оказываются наиболее уязвимыми местами на дереве.

СТЕБЕЛЬ

Понятие о стебле. Стебель является частью растения, морфологически и функционально связывающей между собой основные органы питания — корень и листья. Он обладает верхушечным ростом, который потенциально является неограниченным, фактически же зависит от ряда внешних и внутренних условий. Как осевой орган, стебель имеет радиальное строение. В его тканях закладываются различного рода боковые почки, вследствие чего он способен к ветвлению и образованию большого числа листьев, увеличивая этим общую ассимиляционную поверхность растения. В течение некоторого периода стебель является также органом ассимиляции, но в ещё большей мере он служит для отложения запасных питательных веществ.

Различают первичное и вторичное строение стебля.

Первичное строение стебля получается в результате дифференцирования тканей из первичной меристемы конуса нарастания стебля.

Ганштейн в 1868 г. предложил гипотезу, согласно которой верхушка стебля у цветковых растений состоит из нескольких слоёв делящихся клеток, вертикально расположенных друг над другом и составляющих промеристему стебля. По этой гипотезе, в конусе нарастания существуют три зоны делящихся клеток: дерматоген, периблема и плерома (см. стр. 105).

Однако это схема, приложимая к развитию корня, не оправдывает себя на развитии стебля. Так, например, доказано, что у пшеницы и овса мезофилл листа образуется из клеток дерматогена путём периклинного деления их. Кроме того, в конусе нарастания стебля слои периблемы и плеромы являются часто неразличимыми, в ряде же случаев, когда они различимы, поведение их не соответствует этой схеме.

В приложении к стеблю лучше разработана теория туники и корпуса. Согласно этой теории, существуют две зоны меристематической ткани конуса нарастания, а именно: а) туника, состоящая из одного или нескольких поверхностных слоёв клеток; б) корпус, или срединная масса делящихся клеток конуса; при этом клетки туники окутывают корпус. В этих зонах существуют два противоположных способа деления и роста клеток. В тунике происходит только антиклинное деление, сопровождаемое поверхностным ростом, вследствие чего каждый слой клеток туники остаётся отдельным делящимся

слоем. В клетках корпуса плоскости деления проходят в разных направлениях, поэтому расположение клеток не послойное, а беспорядочное, рост же массы клеток является не поверхностным, а объёмным; в самой центральной части корпуса деление клеток только периклинное. Таким образом, в корпусе имеет место увеличение количества клеток вследствие деления различными плоскостями. Сохранение равновесия между поверхностным и объёмным ростом требует постоянного приспособления одного к другому, которое достигается ритмичностью деления.

Туника образует кожицу и у ряда растений несколько наружных слоёв первичной коры. Корпус образует все остальные внутренние зоны стебля. Число слоёв клеток туники бывает различно. Так, например, у тутового дерева туника двурядная, у пшеницы — однорядная, а у одного вида калины (Viburnum rufidulum) — четырёхрядная.

Первичное строение стебля слагается в результате дифференцирования тканей, происшедших из меристематических клеток конуса нарастания. Снаружи такой стебель покрыт эпидермисом, на котором устьица расположены значительно реже, чем на эпидермисе листа. Под эпидермисом находится первичная кора, состоящая из нескольких или многих рядов паренхиматических клеток. Это — обычно зелёная, в наружных слоях ассимиляционная ткань, более или менее рыхлая, прерываемая в разных местах межклеточниками. Более глубокие слои коры хлорофилловых зёрен не имеют. Наружные слои первичной коры у многих растений превращаются в колленхиму, которая образует или сплошное кольцо, или залегает участками. В ребристых стеблях, как у тыквы, борщевика, шалфея и др., она заходит и в рёбра. Утолщения клеток колленхимы бывают и уголковые и пластинчатые. Если колленхима образует под эпидермисом замкнутое кольцо, паренхимные слои первичной коры располагаются внутрь от него. Если колленхима сосредоточена участками, паренхима заполняет промежутки между ними, подходя к эпидермису. Периферическое положение колленхимы позволяет молодому стеблю оказывать во время ветра, бурь, дождя и т. п. сопротивление на изгиб, так что сгибающийся стебель потом снова выпрямляется подобно пружине. Кроме колленхимы, в первичной коре очень часто развивается склеренхима, залегающая то во внутренней части первичной коры, прилегая к стеблевой эндодерме, то, наоборот, неглубоко под эпидермисом, заменяя колленхиму.

Самый внутренний слой первичной коры стебля, как и в корне, образует эндодерму, которую здесь именуют иногда крахмалоносным влагалищем. Клетки этого слоя содержат много крахмала, а радиальные стенки клеток порой одревесневают или слегка пробковеют. Иногда одревеснение переходит на внутренние стенки. Здесь также бывают неутолщённые пропускные клетки.

Значение этого крахмалоносного влагалища недостаточно выяснено. Габерландт считал его органом равновесия стебля, в котором подвижные крахмальные зёрна играют роль статолитов. Крахмал этот во всяком случае специфичен. Так, он обычно не потребляется, как запасный; многие растения, лишённые крахмала (цикорий, сахарная свёкла и др.), в эндодерме черешков образуют этот «неприкосновенный» крахмал.

Внутрь от эндодермы расположен центральный цилиндр (стела). Самая наружная часть его является перициклом. Если он состоит из 1—2 рядов клеток (в толщину), то клетки его паренхимны, и он даёт начало новым клеткам паренхимной ткани, радиальных лучей, а также в нём возникают придаточные почки и придаточные корни. Если он многослоен, то состоит из прозенхимных клеток, становящихся склеренхимными (первичными лубяными волокнами).

Сердцевина занимает центральную часть цилиндра. Паренхимные клетки её, несколько вытянутые по оси стебля, к самому центру стебля мельчают. Нередко они разрыхляются, отмирают и заполняются воздухом, вследствие

чего вся ткань кажется белой (у подсолнечника, кукурузы, бузины). Отмирание сердцевины происходит иногда очень рано, когда рост этого участка стебля ещё не закончился, что влечёт за собой разрыв сердцевины и образование полого стебля. Только на узлах последнего эта полость прерывается перегородками. Такие полые стебли известны у тыквенных растений, у зонтичных, у георгины, пшеницы и др. Сердцевина соединяется с первичной корой первичными сердцевинными лучами, состоящими также из паренхиматических клеток.

Проводящие пучки развиваются из прокамбия. Последний возникает непосредственно под конусом нарастания. Вследствие замедленного деления клеток в области корпуса (плеромы), при непрекращающемся росте их, эти клетки вытягиваются по оси стебля и образуют либо продольные прокамбиальные пучки, либо сплошное прокамбиальное кольцо. Из прокамбия дифференцируются первые элементы проводящей ткани в виде сосудов, трахеид и ситовидных трубок с клетками-спутницами. При первичном строении стебля (как и корня) ксилема состоит из протоксилемы и метаксилемы, а флоэма из протофлоэмы и метафлоэмы.

Первыми сосудами оказываются спиральные и кольчатые. Так как это совершается ещё в почке, где междоузлия сильно укорочены, то при удлинении этих междоузлий спиральные и кольчатые сосуды легко вытягиваются. Ксилема обращена к внутренней части стебля, а флоэма — кнаружи.

В первичной коре стебля многих однолетних растений возникают, как уже указывалось, тяжи склеренхимных волокон, называемых в практике лубяными

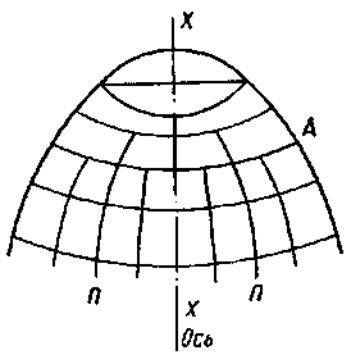


Рис. 121. Схема актиклинного *(А)* и периклинного *(П)* деления клеток.

Рис. 121а. Вертикальный разрез через верхушку стебля вероники (Veronica). Видны конус нарастания, примордии, вторичные бугорки, прокамбий, сердцевина.

волокнами. Эти волокна у льна, конопли и мн. др. имеют перициклическое происхождение (см. стр. 81). Некоторые считают, что они возникают из элементов протофлоэмы (см. рис. 46), из облитерированных ситовидных трубок.

У однодольных растений прокамбиальные пучки нацело превращаются в замкнутые коллатеральные пучки. У двудольных и голосеменных растений от прокамбия сохраняется узкая полоска клеток, продолжающая откладывать дополнительные участки флоэмы и ксилемы внутри пучка. Тогда пучки являются открытыми, а полоски деятельных клеток в пучках называются п у ч к о в ы м к а м б и е м. Так как камбий откладывает кнаружи флоэму, а внутрь стебля — ксилему, то самые старые части флоэмы будут находиться на внешней части пучка, а самые старые части ксилемы — на внутренней части пучка, т. е. ближе к сердцевине. Промежутки между пучками заполнены, как уже было сказано, паренхимной тканью, образующей первичные сердцевинные лучи.

Центральный цилиндр стебля (стела) связан с листьями листовыми следами. Последние, переходя из черешков листьев в стебель, загибаются вниз. Из одного черешка может выходить несколько листовых следов (число их можно подсчитать на листовой подушке, после опадения листа). Спускаясь по коре стебля, листовые следы, пройдя одно или несколько междоузлий, на некотором расстоянии сливаются с другими следами, образуя синтетические пучки, которые вступают в центральный цилиндр. Листовые следы, таким образом, осуществляют связь стелы с листьями (см. раздел об эволюции стелы на стр. 352).

Строение стебля однодольных. В стебле травянистых однодольных, а также древесных (пальм и некоторых других растений) прокамбиальные пучки полностью дифференцируются, вследствие чего проводящие пучки получаются замкнутые, без сохранения в них пучкового камбия (как остатка недифференцированного прокамбия). Поэтому стебель однодольных может утолщаться только до

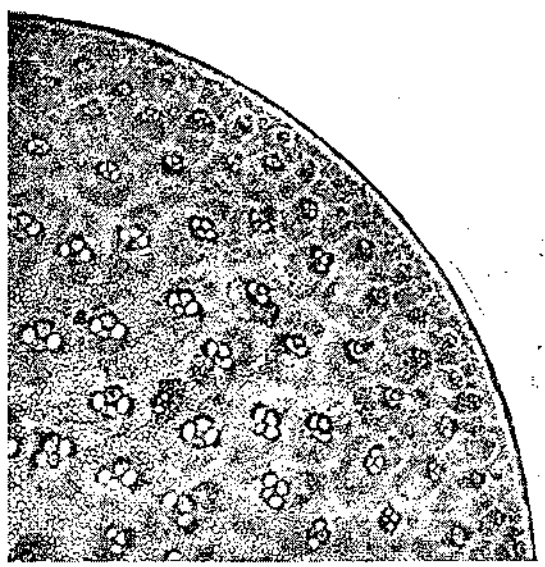


Рис. 122. Поперечный разрез через ветвь бамбука (Bambusa latifolia) (по Раздорскому).

того момента, когда пучки ещё не окончательно сформировались. У пальм возможно ещё некоторое утолщение стебля, но не за счет деления прокамбия и камбия, а за счёт разрастания сформировавшихся клеток. Замкнутые пучки на поперечном разрезе стебля расположены не по кругу, как у двудольных и хвойных растений, а как бы разбросанно в массе основной паренхимы. На самом деле они большей частью расположены спирально, соответственно листорасположению. Это особенно характерно для лилейных, пальм, отчасти некоторых злаков (бамбуков и др.). Пробкового камбия однодольные также не образуют.

У злаков с тонкой и полой соломиной (рожь, пшеница, пырей и др.) пучки расположены более правильно, почти по окружности, притом на периферии стебля. Сердцевина у многих злаков ещё в раннем развитии соломины разрывается, так что стебель становится полым. У кукурузы сердцевина разрыхляется и становится белой. Это же можно наблюдать у некоторых сортов пшеницы. Механическая ткань образует склеренхимное кольцо под эпидермисом, оставляя участки хлорофиллоносной паренхимы и, кроме того, укрепляет пучки либо с наружной стороны, полукругом обрамляя их, либо окружает

пучок со всех сторон. В виде мостиков склеренхима перебрасывается от пучка к пучку, а также радиальными ответвлениями доходит до эпидермиса. Периферическое положение склеренхимы придаёт прочность соломине, обусловливая её сопротивление на изгиб. Однодольные могут иметь различно размещённую склеренхиму, происшедшую независимо от проводящих пучков, или из отдельных прокамбиальных тяжей, или из основной паренхимы. Число пучков в нижней части стебля большее, нежели в верхней, потому что каждый пучок выходит от соответствующего листа и продолжается вниз.

В стеблевых узлах соломины злаков происходит переформирование и слияние пучков, идущих из листа, из междоузлий и из пазушных спящих почек. Таким путём образуются перегородки в стеблевых узлах злаков, хорошо заметные в полых соломинах.

Разбросанное положение пучков в стебле однодольных может быть объяснено, если проследить прохождение этих пучков на продольном разрезе. Особенно наглядным объектом является стебель пальмы.

У голосеменных и двудольных растений расположение в стебле проводящих пучков имеет между собой то общее, что пучки расположены в междоузлиях на одной и той же глубине от поверхности стебля, так как их положение в отношении оси и поверхности стебля остаётся всё время без изменения. Вследствие этого на поперечном разрезе они все образуют кольцо. У однодольных расположение пучков отличается (от сейчас описанного) в том отношении, что они проходят в стебле на разном расстоянии от его «оси». Вследствие этого отдельные части пучков лежат в разных плоскостях, а на поперечном разрезе они оказываются разбросанными по всей поверхности среза стебля.

У пальмы из каждого листа входит в стебель целая группа листовых следов, которые проникают глубоко внутрь, а затем, низбегая по стеблю, проходят не отвесно, как у двудольных, а под углом к «оси» стебля, по направлению к его поверхности. Пройдя несколько междоузлий, они присоединяются к пучкам, вышедшим из листа, сидящего на стебле ниже. Таким прохождением пучков объясняется разбросанность их на поперечном срезе стебля.

У листьев пальм в сильнейшей степени развиваются механические ткани как в черешках, так и в пластинках. Стволы пальм покрыты обычно чехлами из черешков отмерших листьев.

Особые случаи утолщения стебля у однодольных. К этой группе растений принадлежат акклиматизированные в наших субтропиках (от Сочи до Батуми, а также на южном берегу Крыма) деревянистые лилейные, как драцена, юкка и алоэ. Они отличаются разветвлённым стеблем. Первичное строение стебля у них слагается по обычному типу, свойственному, например, пальмам и другим однодольным. При этом образуются замкнутые проводящие пучки, расположенные ближе к середине стебля. Все они из стебля переходят в листья. Помимо этого, в верхушке стебля, в периферической зоне основной (паренхимной) ткани, клетки этой ткани по всей окружности начинают несколько вытягиваться и делиться тангентальными перегородками, образуя деятельное кольцо утолщения; оно называется так потому, что осуществляет значительное утолщение стебля. Возникающие в нём вторичные проводящие пучки являются концентрическими и отличаются от первичных тем, что флоэма у них помещается внутри и окружена со всех сторон ксилемой. Кроме того, в первичных пучках ксилема представлена сосудами, а во вторичных — трахеидами. Основная ткань, в которую погружены сформировавшиеся вторичные пучки, постепенно одревеснеет.

Вторичное строение стебля. При первичном строении имеет место некоторый рост стебля в длину и отчасти в толщину. Рост в вышину слагается из двух процессов: верхушечного нарастания и вставочного роста междоузлий, причём у трав (особенно у гигантов) появление камбия может очень затягиваться; в этих случаях происходит усиленное развитие метаксилемы (многие зонтичные и сложноцветные). Разрастание и растягивание клеток и молодых пучков также способствуют росту в длину. Что касается роста в толщину, то он в первичном строении стебля заканчивается сравнительно скоро, пока пучки не станут замкнутыми.

У двудольных и хвойных растений происходит вторичное утолщение стебля. У деревьев и кустарников, раз начавшись, оно с некоторыми сезонными перерывами продолжается десятки и сотни лет.

Вторичное утолщение находится в связи с увеличивающимся из года в год притоком продуктов ассимиляции. У многолетних двудольных и голосеменных растений ветвление приводит к оснащению стеблей всё большим и большим количеством листьев и, следовательно, к увеличению массы продуктов ассимиляции. У вечнозелёных однодольных, как пальмы, общая листовая поверхность, достигнув известной величины, более не увеличивается. Новые листья появляются, но старые погибают, в соответствии с этим стебли пальм не имеют вторичного строения; утолщение ствола у них происходит за счет разрастания клеток паренхимы.

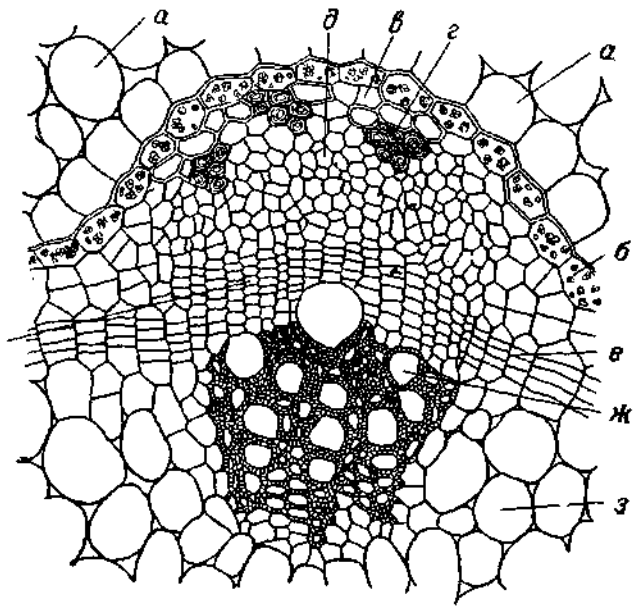


Рис. 123. Поперечный разрез через проводящий пучок клещевины (Ricinus communis)

а — паренхима первичной коры; *б* — эндодерма; *в* — перицикл; *г* — первичная склеренхима; *д* — флоэма пучка; *е* — камбий; *ж* — ксилема пучка; *з* — клетки ксилемной паренхимы.

Во вторичном строении стебля различают два основных типа. Различие между этими типами заложено ещё в верхушке побега, в конусе нарастания. У одних растений, как травянистых, так, особенно, у древесных, исходным моментом для вторичного утолщения является заложение сплошного прокамбиального цилиндра (а на поперечном разрезе — кольца), из которого образуются впоследствии замкнутые цилиндры (на срезе—кольца), из ксилемы и флоэмы с сердцевинными лучами. В этом случае трудно обнаружить, где кончается первичное строение и начинается вторичное, так как прокамбиальный цилиндр откладывает в радиальных направлениях как проводящие пучки, так и радиальные паренхимные лучи. У других растений под конусом нарастания зарождается не сплошной цилиндр прокамбия, а отдельные прокамбиальные пучки.

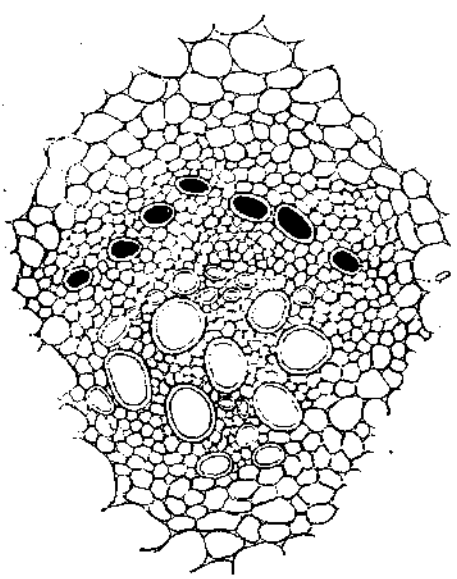


Рис. 124. Пучок в стебле опийного мака (Papaver somniferum) с млечниками.

Рассмотрим вначале второй тип.

Вторичное утолщение совершается здесь благодаря деятельности первичной и вторичной меристем. Первичная меристема, как указывалось, сохраняется в виде узких участков пучко-

вого камбия в открытых пучках стебля. Эти пучки возникли из отдельных прокамбиальных пучков под конусом нарастания. Сохранившиеся полоски камбия находятся между ксилемой и флоэмой, продолжая откладывать элементы последних. При этом наиболее молодые части флоэмы и ксилемы будут прилегать к камбию, а наиболее старые — к периферии пучка. Пучки расположены в стебле кольцеобразно, но не образуют сплошного кольца (на поперечном разрезе), так как между пучками имеются прослойки из паренхимы первичных сердцевинных лучей.

Продолжающаяся деятельность пучкового камбия оказывает действие на зону клеток первичных сердцевинных лучей, разделяющих пучки. Паренхимные клетки лучей в местах примыкания к пучковому камбию превращаются из постоянных в делящиеся. В этих местах возникает вторичная меристема. Пучковая и межпучковая меристемы соединяются своими концами и образуют сплошное камбиальное кольцо на поперечном разрезе стебля, а по вертикали — сплошную камбиальную трубку.

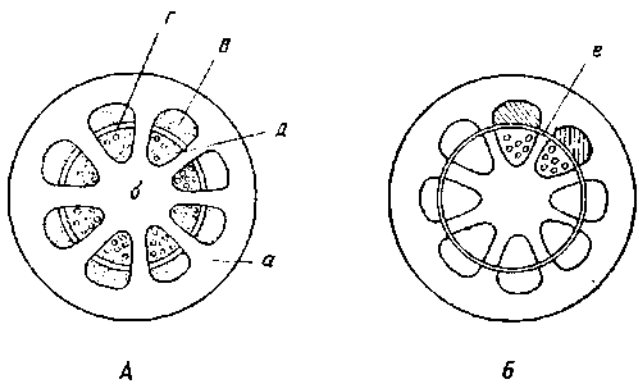


Рис. 125. Образование общего камбиального кольца (схема поперечного среза)

А — первичное строение; *Б* — образование кольца камбия: *а* — кора; *б* — сердцевина; *в* — первичная флоэма; *г* — пучковая часть камбия; *д* — первичная ксилема; *е* — межпучковая часть камбия.

Деятельность камбиального кольца происходит неоднородно на всей окружности. Пучковые участки кольца откладывают всё новые и новые элементы ксилемы и флоэмы, межпучковые же откладывают почти только паренхиму, которая к средине от него, т. е. в зоне, соответствующей ксилеме, одревеснеет. Пучки в результате работы камбия достигают иногда огромных размеров и сливаются. Отличительной чертой камбиальных клеток служит способность их делиться главным образом в тангентальном направлении, поэтому камбий образует правильные радиальные слои клеток. Наоборот, клетки прокамбия делятся в разных направлениях, и образующиеся из него ткани не обнаруживают правильной слоистости.

Описанный тип вторичного строения можно наблюдать у клещевины, подсолнечника, топинамбура, ломоноса (Clematis recta) и у многих других растений.

Вторичное строение многих древесных двудольных растений, изредка и травянистых, возникает из сплошного прокамбиального цилиндра, закладывающегося под конусом нарастания (на поперечном срезе эта меристема имеет кольцеобразный характер или же прямоугольный). Заложившись, он откладывает элементы прото- и метаксилемы внутрь стебля и прото- и метафлоэмы — к поверхности стебля. В дальнейшем он так же работает, как камбиальный цилиндр. Разница, следовательно, лишь онтогенетическая. Иногда бывает, что цилиндр (на поперечном срезе имеющий форму кольца) получается неоднородным; проводящие пучки, преобладая, местами разделены прослойками меха-

нической ткани, или же, наконец, механическая ткань развивается настолько сильно, что проводящие пучки как бы вкраплены в неё (например, у Saponaria

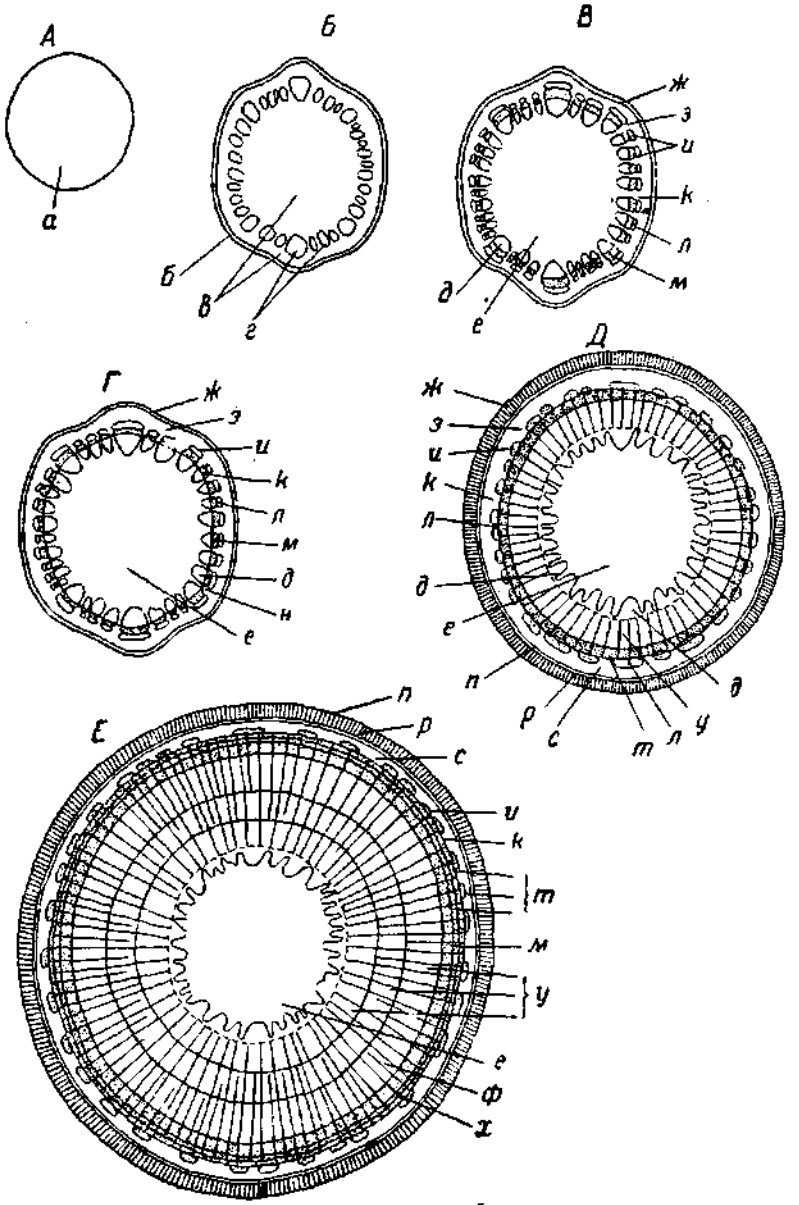


Рис. 126. Схема поперечного разреза стебля бузины (первичное и вторичное строение)

а — меристема; *б* — туника; *в* — корпус; *г* — прокамбий; *д* — первичная ксилема; *е* — сердцевина; *ж* — кожица; *з* — кора; *и* — первичная склеренхима; *к* — паренхима; *л* — первичная флоэма; *м* — пучковая часть камбия; *н* — межпучковая часть камбия; *п* — пробка; *р* — пробковый камбий; *с* — феллодерма; *т* — вторичная флоэма; *у* — вторичная ксилема; *ф* — ксилемная часть сердцевинного луча; *х* — флоэмная часть сердцевинного луча. *А, Б, В, Г, Д, Е* — последовательные фазы развития стебля.

officinalis). Механическая ткань в данном случае образуется прямо из прокамбия. Это строение можно наблюдать также у укропа, валерьяны, пастушьей сумки, чистотела и др.

Наконец, существует ещё особый тип вторичного строения, когда образуется второй меристематический цилиндр (на поперечном срезе кольцо) в перимедулярной (периферической) зоне сердцевины стебля, состоящей из паренхимной ткани. Это новое кольцо образует внутреннюю флоэму, размещающуюся к центру от первичной ксилемы. Этот тип вторичного строения свойствен некоторым представителям семейств паслёновых (Solanaceae), ластовневых (Asclepiadaceae), миртовых (Myrtaceae); среди последних особенно типичен эвкалипт. Опыты доказали, что по этой внутренней флоэме движение пластических веществ происходит интенсивно. В клубне картофеля такое строение приводит к утолщению центрального цилиндра.

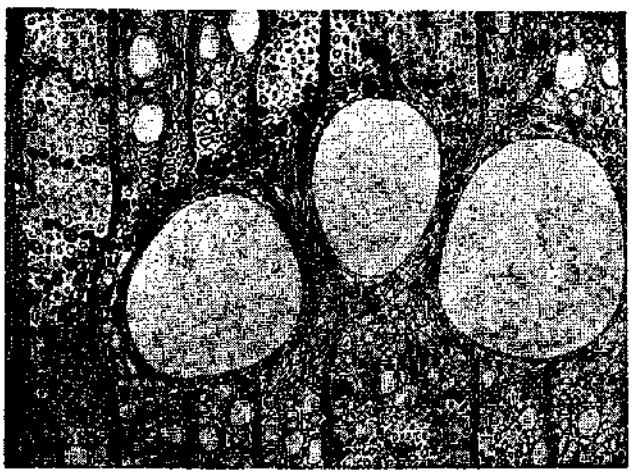


Рис. 127. Поперечный срез древесины дуба (пример крупных сосудов).

Камбий. Клетки камбия имеют очень характерную форму. Это сильно вытянутые, узкие четырёхгранные призматические клетки с двускатными или односкатными поперечными стенками. Радиальные стенки толще тангентальных и имеют круглые первичные поры, которые потом на образовавшихся из камбия элементах ксилемы развиваются в окаймлённые поры, а во флоэме — в ситовидные пластинки. Длина клетки в несколько сот или десятков раз превышает её ширину. Средняя длина камбиальной клетки у двудольных равна 0,6 *мм*, а у голосеменных — 3,6 *мм*. В процессе эволюции длина камбиальной клетки уменьшается. Клетка камбия является одноядерной. Ядро занимает центральное положение. Число и размеры вакуолей зависят от сезона; весной их больше и они крупнее.

Деление клеток камбия совершается большей частью в тангентальном направлении. Камбий развивает энергичную деятельность весной.

Деление камбиальных клеток не имеет строгой последовательности в отношении откладывания элементов ксилемы и элементов флоэмы. Ксилемные элементы откладываются значительно чаще и, следовательно, в значительно большем количестве, поэтому масса стебля состоит преимущественно из древесины. Одна клетка флоэмы возникает после образования нескольких клеток ксилемы. В сумме это и приводит к тому, что на флоэмную часть стебля приходится сравнительно узкий пояс периферии стебля, а почти весь мощный объём ствола выполнен ксилемой. К этому надо добавить, что флоэмная часть снаружи отмирает и от этого уменьшается в своих размерах. Так как преимущественное развитие древесины отодвигает камбиальное кольцо к периферии стебля (особенно в стволах деревьев), оно подвергается растяжению, и поэтому число клеток в кольце должно увеличиваться. Это совершается таким образом, что камбиальные клетки время от времени делятся радиальными перегородками. Явление это характерно для цветковых растений. Камбий у них я р у с н ы й, отслаиваемые им тангентальные клетки образуют правильные радиальные ряды. Деление радиальными перегородками также не нарушает ярусности. У хвойных перегородки получаются односкатные, так что дочерние клетки, имея

заострённые концы, при скользящем росте и этим способом расширяют кольцо клеток, вклиниваются между соседними. Камбий у них неярусный.

При вторичном утолщении всё, что откладывается камбием внутрь ствола, будет составлять вторичную древесину (вторичную ксилему с радиальными паренхимными лучами); те слои, которые выделены камбием по другую сторону, т. е. к периферии стебля, образуют вторичную кору (вторичную флоэму с радиальными паренхимными лучами) [1].

Элементы вторичной древесины. Вторичная древесина состоит из трёх типов тканей: основной (паренхимной), механической и проводящей. Соотношение этих типов бывает различным, в зависимости от вида растения и от ряда других причин. Общей особенностью этих элементов ксилемы является одревеснение клеточных стенок, которое в большинстве случаев распространяется и на паренхимные клетки.

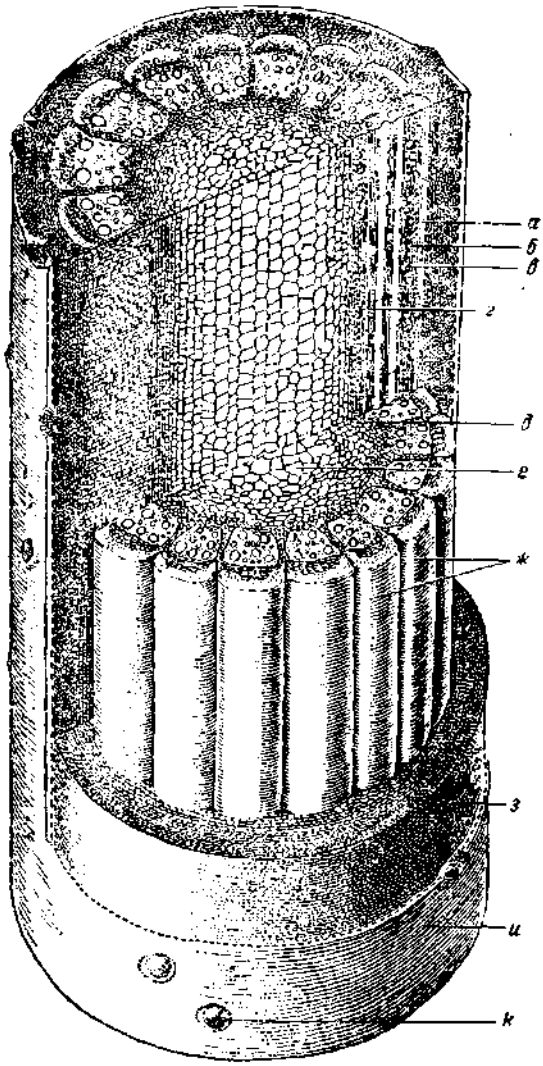


Рис. 128. Объёмное схематическое изображение вторичного строения стебля винограда

а — перицикл; *б* — флоэма; *в* — камбий; *г* — ксилема; *д* — сердцевинные лучи; *е* — сердцевина; *жс* — проводящие пучки; *з* — кора; *и* — кожица с кутикулой; *к* — чечевичка.

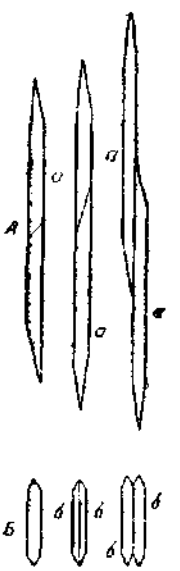


Рис. 129. Деление клеток камбия

А — голосеменных растений (скользящий рост); *Б* — покрытосеменных.

а) Основная ткань представлена во вторичной ксилеме древесинной паренхимой, заменяющими волокнами и ра-

[1] Так как только первичные паренхимные лучи действительно связаны с сердцевиной, термин «сердцевинный луч» к ним вполне приложим. Вторичные лучи названы радиальными.

диальными лучами. Она функционирует преимущественно как запасающая ткань.

Клетки древесинной паренхимы образуются не непосредственно из камбия, а из продуктов его деления (дочерних клеток), в которых появляются поперечные перегородки. Древесинная паренхима, в зависимости от вида растения, имеет различное размещение во вторичной ксилеме. Установлено несколько вариантов древесинной паренхимы, из которых укажем только два: диффузная, если части её равномерно распределены в массе других элементов; вазицентрическая, образующая паренхимные обкладки сосудов и трахеид.

Хотя стенки клеток одревесневают, однако не настолько сильно, чтобы вызвать отмирание протопласта. Клетки остаются живыми, и у молодых ветвей даже способными, при известных условиях, переходить в состояние деления. На стенках имеются простые круглые поры. В зимнее время эти клетки содержат запасные питательные вещества в виде жирного масла или крахмала. С началом весны продукты гидролиза этих веществ по сосудам передвигаются в распускающиеся почки.

Заменяющие волокна представляют собой сильно вытянутые одревесневающие клетки, возникшие из камбия обычным путём, без появления в них поперечных перегородок. Физиологическое значение их такое же, как и клеток древесинной паренхимы.

Радиальные лучи вторичной ксилемы состоят из крупных прямоугольных паренхимных клеток, частично живых, вытянутых в поперечном к оси стебля направлении. Стенки их также одревесневают. Число лучей бывает значительным. Лучи в вертикальном направлении (вдоль высоты стебля) не являются непрерывными и имеют небольшую высоту, всего лишь в несколько рядов клеток у хвойных растений и в 1—30 рядов клеток у двудольных древесных пород. Первичные сердцевинные лучи значительно выше. Кроме того, они значительно длиннее вторичных, тянутся от первичной коры до самого центра стебля (до бывшей сердцевины), в то время как вторичные кончаются слепо на различном отдалении от центра. Стебли пронизаны на различных высотах сердцевинными лучами, идущими перпендикулярно к оси стебля. На поперечном разрезе стебля они отчётливо видны в виде радиусов. В ксилеме лучи служат для проведения воды и органических веществ в горизонтальном направлении.

Радиальные (сердцевинные) лучи характеризуются наличием межклеточных ходов, благодаря которым устанавливается, при посредстве чечевичек, газообмен между наружной атмосферой и тканями внутри стебля.

б) Механическая ткань в ксилеме (древесине) представлена либриформом. Клетки либриформа узко прозенхимные, толстостенные, одревесневшие. Концы клеток заострённые. На стенках имеются редко расположенные косые щелевидные поры. Протопласт обычно отмирает, но иногда частично сохраняется, так что в клетках откладывается на зимнее время крахмал, и тогда стенки у такого запасающего либриформа тонкие. У многих древесных пород главная масса древесины состоит из либриформа, что придаёт ей большую прочность. У хвойных пород либриформ отсутствует. Обыкновенно клетки либриформа перегородок внутри не имеют, но встречается и перегородчатый либриформ (например, в древесине винограда) с тонкими, поздно появляющимися, поперечными перегородками. Клетки его являются запасающими и содержат крахмал.

Плакучие формы деревьев содержат в ветвях мало либриформа.

в) Проводящая ткань ксилемы состоит из сосудов и трахеид. У хвойных растений сосуды обычно отсутствуют, поэтому, при отсутствии также и либриформа, древесина хвойных представлена преимущественно трахеидами. Они являются здесь не только проводящими элементами,

но имеют и механическое значение. У трахеид вторичной древесины мы обыкновенно находим окаймлённые поры (в первичной древесине трахеиды спиральные). Благодаря тому, что они возникают почти всегда лишь на радиальных стенках клеток, получаются правильные вертикальные ряды их. Трахеиды хвойных на зиму закупориваются не тиллами, а торусами окаймлённых пор.

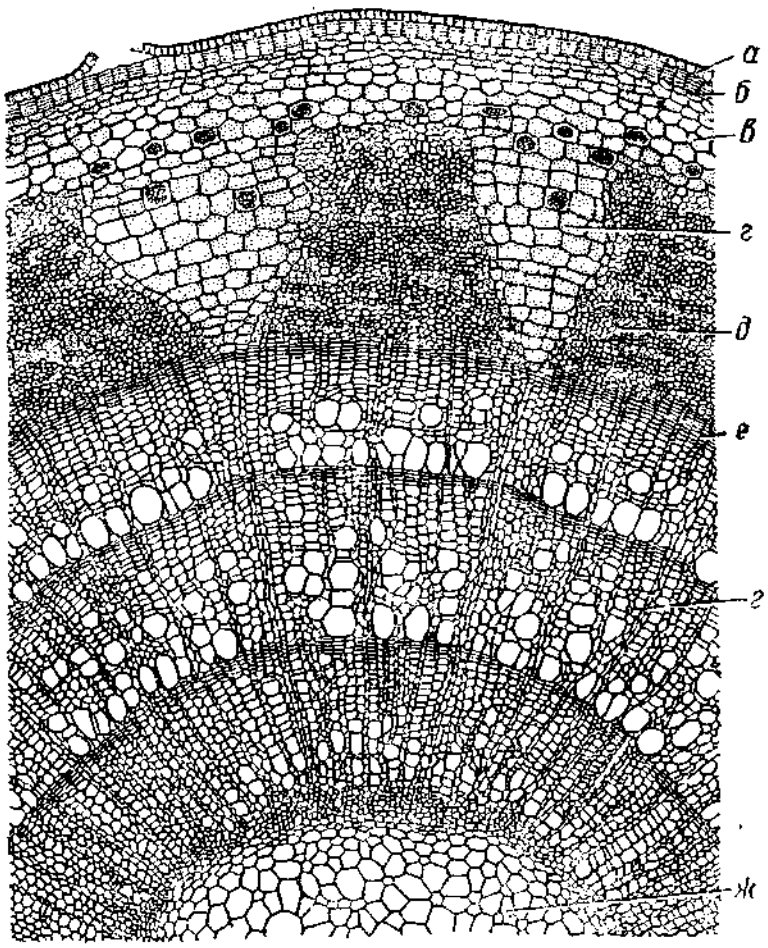


Рис. 130. Строение трёхлетней ветки липы

а — кожица; *б* — пробка; *в* — первичная кора с друзами в некоторых клетках; *г* — сердцевинный луч; *д* — лубяные волокна, среди них ситовидные трубки изображены более тёмными; *е* — камбий; *ж* — сердцевина. Между камбием и сердцевиной — годичные слои.

У лиан трахеиды почти или полностью отсутствуют, преобладают же широкополостные сосуды. В центральной части ксилемы мы находим более старые по возрасту спиральные и кольчатые сосуды, длинные и с узким просветом, относящиеся к первичной ксилеме. Вторичная же ксилема содержит чаще широкие сосуды — точечные у древесных, сетчатые и лестничные у травянистых, с характерными для них порами. У ряда древесных пород широких сосудов не бывает (клён, берёза). При этом у них не наблюдается закупоривания тиллами.

Вторичная ксилема характеризуется наличием г о д и ч н ы х с л о ёв. Происхождение их связано с периодичностью в деятельности камбиального кольца. К концу осени камбий вступает в период покоя. Весной, с началом

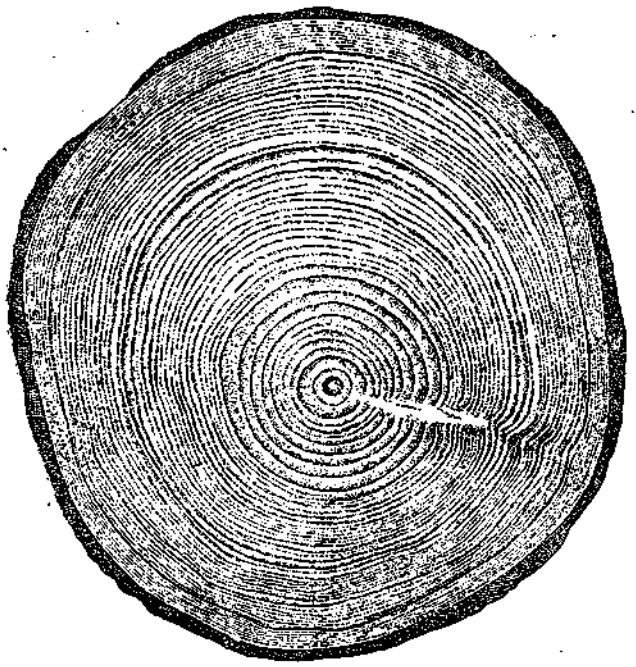


Рис. 131. Годичные слои ствола ели на поперечном срезе.

сокодвижения, он становится весьма активным и откладывает широкополостные и тонкостенные клетки. Сосуды, образующиеся из этих клеток, отличаются широкими просветами (у дуба, каштана, лоха, гледичии, ясеня). Такая весенняя древесина с очень крупными просветами сосудов называется кольцепоровой, в отличие от рассеянно-поровой, где сосуды нешироки и равномерно рассеяны по годичному слою в целом (берёза, тополь, клён). С конца лета образуемые камбием клетки становятся узкими и толстостенными. В этот отрезок времени среди продуктов камбия преобладают трахеиды. Правда, у клёна, берёзы и других сосуды получаются равномерно узкие как весной, так и летом. Всё же во второй половине лета идёт преимущественно образо-

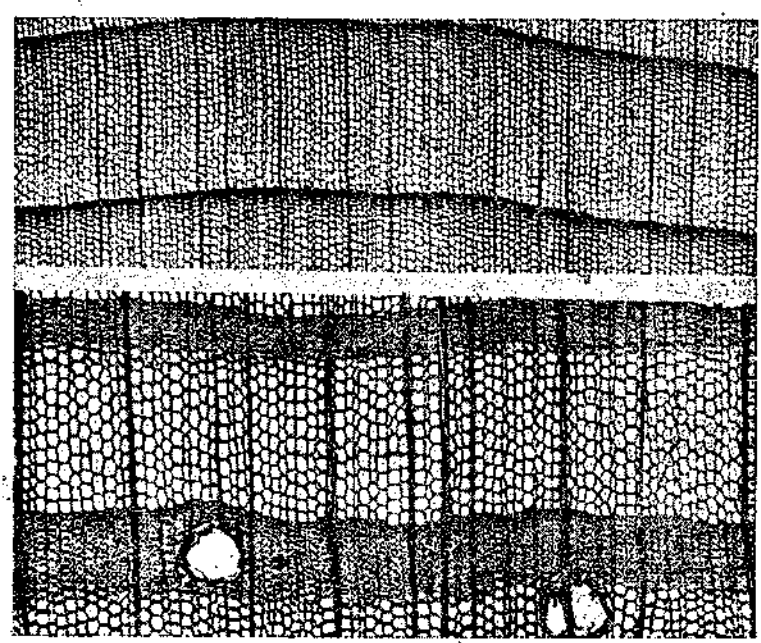


Рис. 132. Весенняя и осенняя древесины туи (сверху) и сосны (внизу).

вание толстостенных механических элементов. Так образуется граница годичной продуктивности камбия. Исследования показывают, что в середине лета,

вследствие изменения внешних условий и от роста листьев, наступает перерыв деятельности камбия, чем, вероятно, и объясняется резкая граница между светлой и тёмной частями годичного кольца.

Весной следующего года молодые слои опять резко отличаются от прошлогодних осенних.

По годичным кольцам, хорошо видимым простым глазом, относительно легко (особенно с помощью ручной лупы) может быть определён возраст дерева. Каждому кольцу обычно соответствует один год. Но и это не является правилом. У ряда растений одному году может соответствовать несколько колец (ложных), например, у апельсина (три кольца), которые соответствуют периодам усиленного роста в году. У цитрусовых ежегодно наблюдается чередование сезонов прироста и затухания последнего.

Ширина колец зависит в значительной степени от условий обитания расте-

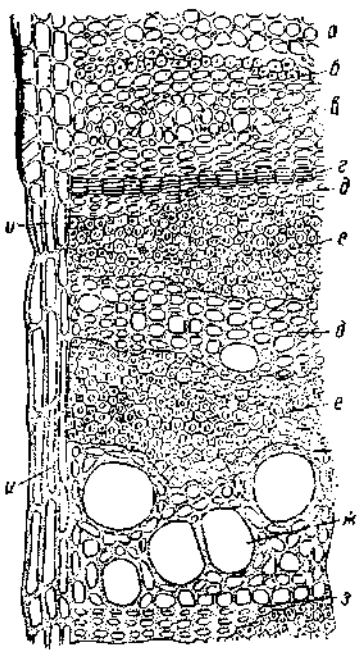


Рис. 133. Поперечный разрез через древесину и кору ракитника (Laburnum vulgare)

а — коровая паренхима; *б* — склеренхима; *в* — проводящие элементы флоэмы; *г* — камбий; *д* — начало зоны ксилемы; *е* — либриформ; *ж* — весенняя древесина с широкополостными сосудами; *з* — осенняя древесина; *и* — радиальный луч.

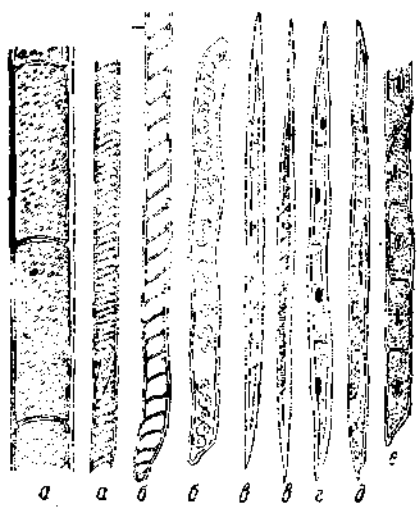


Рис. 134. Гистологические элементы ксилемы

а — сосуды; *б* — трахеиды; *в* — либриформ; *г* — перегородчатый либриформ; *д* — заменяющие волокна; *е* — древесинная паренхима.

ния, вследствие чего можно судить о метеорологических условиях (в их совокупности) в давно предшествовавшие годы. Кольца бывают эксцентричными, что объясняется положением дерева относительно солнца, неодинаковым развитием частей кроны, влиянием повторяющихся ветров в преобладающем направлении и т. д.

Ширина колец на ископаемых породах даёт возможность иметь некоторое представление о климате земного шара в древние времена.

В тех областях тропического пояса, где не существует резкой смены времён года и где климат более или менее однороден в течение всего года, годичные кольца нарастания древесины почти не обнаруживаются, так как продукты деления камбия получаются однородные и нарастание древесины продолжается равномерно.

Строение древесины и её элементов чрезвычайно характерно для каждого вида растений, так что по древесине можно определить род, а часто и вид растения, к которому она относится.

Характерные черты строения проявляются, главным образом, уже во вполне сформировавшейся древесине. У твёрдой древесины (дуба, акации и др.) стенки клеток либриформа утолщены больше, чем у окружающих элементов, вследствие чего на поперечном разрезе они резко выделяются среди прочих элементов. У мягких древесин (липа, тополь, осина) утолщение этих волокон мало отличается от утолщения окружающих клеток. Строение клеток древесинной паренхимы и сердцевинных лучей, характер их, ширина и количество слоёв клеток могут быть характерными для каждого вида растения.

Функция проведения воды в растении осуществляется, главным образом, элементами древесины, образовавшимися в текущем вегетационном году.

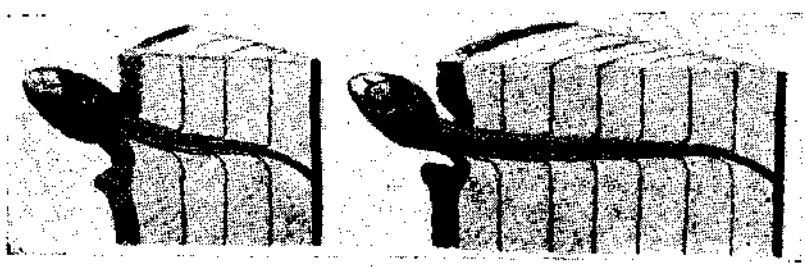


Рис. 135. Подрастание по годам оси спящей почки.

Чем слои древесины старее, тем меньшее участие принимают они в этом, а во внутренних слоях древесины эта функция ими окончательно утрачивается.

Затруднения в питании и проникновении кислорода приводят к смерти все живые клетки внутренних слоёв древесины, так что роль последней в жизни дерева сводится уже исключительно к созданию его механической прочности. Старые сосуды, потерявшие возможность проводить воду, часто выполняются тиллами.

Клетки мёртвого слоя древесины претерпевают значительные изменения в своих технических свойствах и в своей окраске; изменение окраски обусловливается отложением в стенках клеток и в полостях различных дубильных веществ, смол, камедей и других продуктов метаболизма растительных клеток, что предохраняет от микробов.

Вследствие этого живая часть древесины, называемая з а б о л о н ь ю, имеет светлую окраску, тогда как мёртвая часть — я д р о в а я д р е в е с и н а — имеет тёмный, большей частью коричневый или бурый цвет. В некоторых случаях окраска ядровой древесины имеет и другие, иногда очень красивые оттенки: оранжевый у ольхи, жёлтый у маклюры, барбариса, красный у лучшего вида красного дерева (Caesalpinia braziliensis), бурый у грецкого ореха, тёмнокрасный у тисса, кроваво-красный у кампешевого дерева (Hematoxylon campeschianum) и т. д., обусловливая высокую поделочную ценность этих древесин. Из ядровой древесины извлекаются краски, например, гематоксилин из кампешевого дерева; он имеет уже лиловый цвет вследствие перехода его в гематеин (на воздухе).

Образование ядровой древесины, а также наружное образование корки, имеют большое биологическое значение, как факторы долголетия растения. Ядровая древесина создаёт опору для растущей из года в год кроны дерева; периодически нарастающая корка предохраняет флоэму от испарения и повреждений; периодическое сбрасывание корки не препятствует утолщению ствола и имеет профилактическое значение, освобождая дерево от поселившихся на корке зачатков вредных насекомых, спор и т. п.

Элементы вторичной коры. Вторичная кора является продуктом отложения камбиальным цилиндром клеток кнаружи от себя. В этом проявляется эндархный рост стебля [1]. Если в древесине все её элементы обычно подвергаются одревеснению, то во вторичной коре одревеснение наблюдается только у склеренхимы и каменистых клеток. Клетки вторичной коры, в отличие от древесины, остаются в большинстве случаев неодревеснев шими. Как и древесина, вторичная кора складывается, главным образом, из трёх типов ткани: основной, механической и проводящей. Кроме того, имеются ещё млечники и органы выделения.

Основная ткань представлена флоэмной (лубяной) паренхимой, камбиформом и радиальными паренхимными лучами. В целом все эти клеточные категории основной ткани играют роль запасающих элементов.

а) Флоэмная (лубяная) паренхима возникает следующим образом: сперва образуется обычный прирост клеток путём деления камбиальных клеток тангентальными перегородками, а затем из этих клеток прироста, путём деления их поперечными перегородками, возникает вторичная паренхима. Это рыхлая ткань, с большим числом межклеточников; стенки её клеток остаются целлюлозными, а содержимое богато не только запасными веществами в виде крахмала, жирного масла и пр., но также многими растворимыми соединениями — сахарами, органическими кислотами и др. В клетках лубяной паренхимы мы находим исключительное разнообразие ценных для человека органических веществ — дубильных, каучука, алкалоидов, глюкозидов, эфирных масел и др.

б) Камбиформ представляет собой клетки, возникшие из камбия таким же способом, как и заменяющие волокна в ксилеме, т.е. делением клеток прироста камбия продольными перегородками. Так как они сохраняют типичную форму произведшей их клетки, их называют камбиформом. Стенки не древеснеют. Во вторичной флоэме встречаются сравнительно редко.

в) Флоэмные части радиальных лучей находятся кнаружи от камбия. Таким образом, полный луч перерезается камбием на флоэмную и ксилемную его части. Как та, так и другая, образованы камбием или полностью (вторичные), или на бо́льшем протяжении (вторичная часть первичных лучей). Флоэмные части радиальных лучей более широкие, чем ксилемные, стенки их клеток нежные, неодревесневающие. Иногда они в наружной части сильно расширены вследствие растяжения периферической части ствола при его утолщении.

Механическая ткань вторичной коры носит название вторичной склеренхимы, а кроме того, у многих растений имеются группы или одиночки каменистых клеток. Вторичная склеренхима здесь представлена вторичными лубяными волокнами, а также вторичными слоями на обкладках пучков. У обычных наших текстильных растений, за исключением кенафа, вторичные лубяные волокна не имеют практического значения или их почти нет. Широко известный твердый луб липы имеет вторичное происхождение. Одревеснение вторичной склеренхимы во вторичной коре — обычное явление для большинства растений. По своему значению для растения они соответствуют либриформу в ксилеме.

г) Ситовидные трубки с клетками-спутницами находятся в пучках вторичной флоэмы и легко отличаются от остальных элементов луба характерным строением.

д) Млечники. К числу элементов вторичной коры стебля относятся млечники. Млечники вторичного происхождения более многочисленны и в практическом отношении несравненно более ценны.

---

[1] Корню свойствен, наоборот, экзархный рост (см. пояснение на стр. 111).

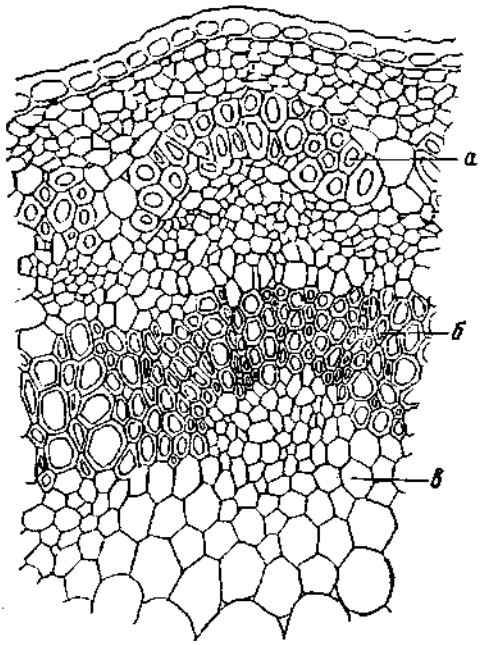


Рис. 136. Поперечный разрез стебля льна-долгунца

а — лубяные волокна; *б* — ксилема; *в* — сердцевина.

Млечники локализуются во флоэмной части пучков и даже иногда проникают через кору в эпидермис.

Пробка и корка. Увеличение объёма стебля вследствие деятельности камбия влечёт за собой всё большее и большее приближение клеток вторичной коры к периферии стебля. Мягкий луб, в частности ситовидные трубки, по которым передвигаются органические питательные вещества, расположены совсем близко под поверхностью стебля. Близко от поверхности стебля расположено и камбиальное кольцо. Поэтому очень легко умертвить растение, если снять по окружности ствола кольцо вторичной коры. Перерезание флоэмы влечёт за собой изолирование нижней части ствола и всей корневой системы от органического питания. Эту вредную работу, кстати сказать, весьма успешно ведут домашние козы.

Весной, когда камбий является многослойным и откладывает рыхлую тонкостенную ксилему, вторичная кора очень легко сдирается со стебля как раз по линии камбиального цилиндра.

Растяжение пояса вторичной коры под давлением изнутри вызывает разрыв эпидермиса. В средних широтах это имеет место уже в первом году после прекращения роста в длину междоузлий стебля. Обнажившиеся слои ссыхаются и слущиваются. Им на смену заблаговременно приходит, как мы это уже видели, пробковая ткань, а затем и корка.

Продуктивность феллогена значительно меньше, чем настоящего камбия, так что обычно в течение года образуется незначительный слой пробки.

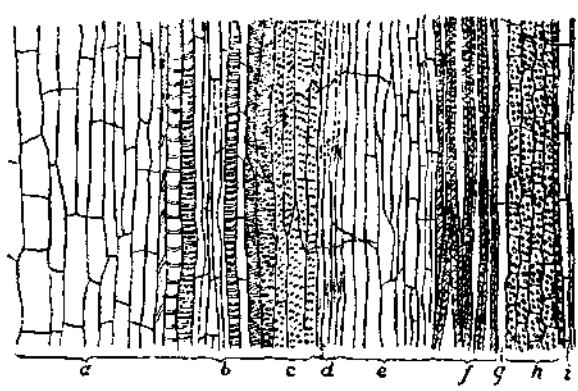


Рис. 137. Продольный разрез стебля льна-долгунца

а — сердцевина; *б* — первичная ксилема; *в* — вторичная ксилема; *г* — камбий; *д* — флоэма; *е* — лубяные волокна; *эс* — эндодерма; *з* — хлоренхима; *и* — кожица.

Строение стебля льна. Первичные лубяные волокна возникают из перицикла или из элементов протофлоэмы (см. стр. 81).

Во взрослом стебле льна в последовательном порядке имеются следующие ткани: кожица, первичная кора (хлорофиллоносная, с межклеточниками), первичная склеренхима (лубяные волокна), вторичная флоэма, камбий, вторичная ксилема, первичная ксилема; сердцевина лишь вокруг центральной полости стебля, получающейся

после разрушения большей части сердцевины (от удлинения стебля). Внутренний слой коры имеет остатки эндодермы. Тяжи склеренхимы (лубяные волокна) разъединены первичными сердцевинными лучами, но всё же анастомозируют между собой мостиками. Иногда колленхима образует шапочку на флоэмной части пучка, но под кожицей её не бывает. Это имеет существенное практическое значение, так как во время технической мочки стеблей вода не встречает препятствий в виде колленхимы и легко проникает внутрь стебля. Этому способствует также большое количество устьиц на стебле (рис. 136).

Строение стебля конопли. Поперечные срезы верхушки стебля и в средней части его отличаются между собой, так как верхушка имеет только первичное волокно. Для наблюдений следует сделать срез между нижней третью стебля и серединой его. На поперечном срезе выделяется периферическое кольцо уголковой колленхимы, которая образует иногда ребристые выступы стебля. Это кольцо является большим препятствием для проникновения воды внутрь стебля при мочке. Первичная склеренхима (лубяные волокна) представлена двумя кольцами — внешним и внутренним. Внешнее кольцо волокон более мощное и по происхождению своему является перициклическим (или, возможно, протофлоэмным). Иногда внешнее кольцо не сплошное; в этом случае плотные склеренхимные пучки отделены узкими прослойками паренхимы. Клетки трёх-, пяти- или многогранные, или же округлые, слоистость стенок резко выражена. Одревесневают срединные пластинки, а в основании стебля одревеснение распространяется и на всю оболочку. Одревеснение срединных пластинок сильно затрудняет мацерацию пучков. Внутреннее кольцо лубяных пучков развивается из камбия (происхождение вторичное) и свойственно нижней части стебля. Клетки в этих пучках мельче, короче, поэтому вторичное волокно конопли оценивается значительно ниже. Вторичная ксилема развита сильно, сосуды крупные. Паренхимная сердцевина в средней части нередко разрушается, а в периферической (так называемой перимедулярной зоне) она содержит запасный крахмал и друзы. В нижней части стебля образуется перидерма (рис. 138).

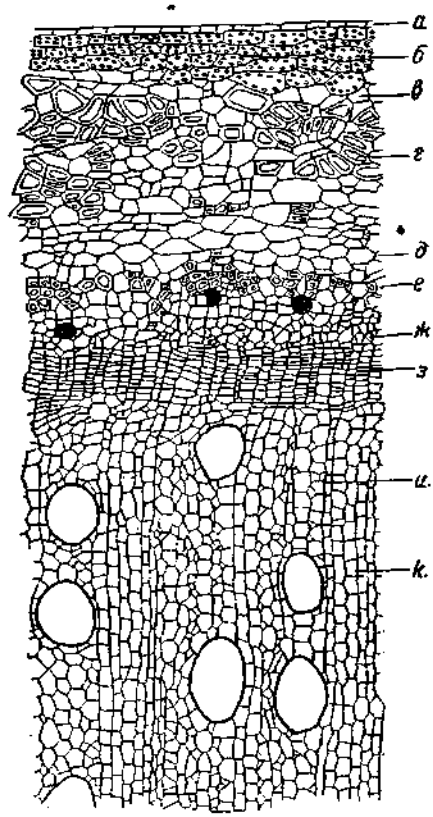


Рис. 138. Часть поперечного среза через стебель конопли

а — кожица; *б* — хлорофиллоносная паренхима; *в* — эндодерма; *г* — первичная склеренхима (лубяные волокна); *д* — паренхима; *е* — вторичная лубяная склеренхима; *ж* — вторичная паренхима; *з* — камбий; *и* — сердцевинный луч ксилемы; *к* — вторичная ксилема (не показаны колленхима, первичная ксилема, сердцевина и центральная полость).

Строение стебля рами. На поперечном срезе выступает периферическое кольцо сильно развитой колленхимы. Волокна, главным образом, первичного происхождения. Мощных и плотных пучков не бывает. Пучки рыхлые, рассеянные, располагающиеся в несколько прерванных кругов. Вторичные волокна камбиального происхождения образуются в нижней части стебля, но это волокно малоценное. Техническую ценность имеют только первичные волокна. Одревеснения клеток не наблюдается. Стебли рами — много-

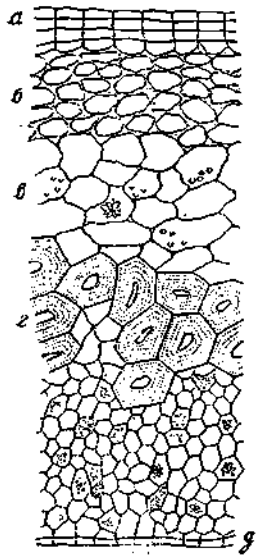


Рис. 139. Часть поперечного среза стебля рами (Boehmeria nivea)

а — пробка; *б* — колленхима; *в* — паренхима коры; *г* — склеренхима (лубяные волокна); *д* — камбий.

летние. К концу первого года их жизни у них образуется перидерма. Закладывается она в толще колленхимы (рис. 139).

Строение стебля кенафа. Под эпидермисом расположено мощное кольцо пластинчатой колленхимы. Основная ткань стебля, вплоть до сердцевины, исключительно богата крахмалом. Склеренхима первичного и вторичного происхождения. На поперечном срезе, произведённом на различной высоте стебля (снизу и доверху), количество и расположение пучков различное. Склеренхимные пучки каждой зоны располагаются на одной окружности, но не сплошным кольцом, а прерванными во многих местах прослойками паренхимы. Таких окружностей на верхушке стебля одна, а в основании стебля 5—6, т. е. чем старше участок стебля, тем больше у него зон склеренхимных пучков. Радиальные лучи и древесинная паренхима богаты крахмалом.

Самая внешняя зона пучков, которая тянется по всей линии стебля, имеет первичное происхождение, а все последующие зоны — камбиального происхождения. Возникновение нескольких зон вторичного толстостенного луба объясняется тем, что камбий работает попеременно, отслаивая то клетки, которые быстро превращаются в склеренхимные, то клетки, остающиеся паренхимными.

Лубяные пучки у кенафа очень короткие, клетки нацело одревеснеют. Первичное волокно сильнее одревеснеет и поэтому грубее вторичного. Кенаф является единственным из наших культурных текстильных растений, у которого вторичное волокно ценится больше первичного и даёт больше сырья.

Рис. 140. Листовые следы, стела стебля травянистого двудольного растения и листовые прорывы.

Строение стебля кендыря. Под эпидермисом имеется слой колленхимы, под которым клетки коровой паренхимы заполнены дубильным веществами. Такие же клетки с дубильными веществами окружают склеренхимные пучки. Последние имеют первичное происхождение, в совокупности они образуют прерывистое кольцо. Пучки расположены рыхло. Оболочки совершенно не древеснеют, состоят из чистой целлюлозы. Вторичная лубяная склеренхима не образуется.

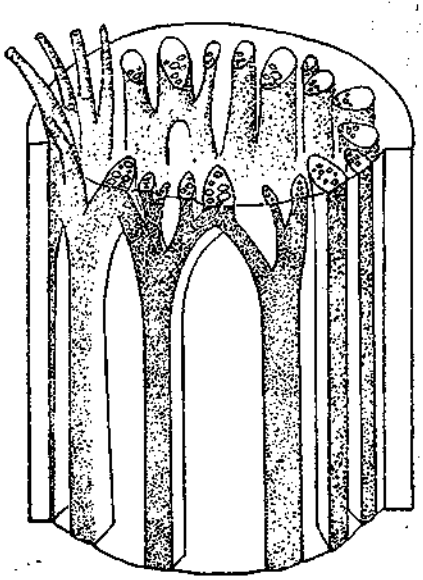


Рис. 141. Стела двудольного растения.

У дикорастущего кендыря имеется большое количество крупных каменистых клеток, расположенных группами и одиночно.

Случаи особого строения стебля двудольных. Выше были описаны наиболее типичные примеры анатомического строения стеблей. Помимо того что они не исчерпывают типичных образцов, следует иметь в виду, что существуют ещё и различные специфические типы строения. Так, например, стебли суккулентных растений, обитающих в пустынях, как кактусы, имеют очень примитивную анатомическую структуру. Ткани стебля составлены, главным образом, тонкостенной паренхимой, клетки которой имеют огромные вакуоли, содержащие растворы органических соединений. Проводящая ткань развита слабо и состоит из тонкостенных сосудов. Механические ткани почти не развиваются.

У саксаула и у многих других маревых камбий в пучках при вторичном утолщении не играет никакой роли, и пучки становятся замкнутыми. Третичное утолщение происходит благодаря деятельности последовательно возникающих и последовательно потом отмирающих «вторичных» камбиев, образующихся из двуслойного перицикла и соединяющихся в общее спиральное кольцо без участия пучкового камбия. Подобный своеобразный камбий образует новые пучки и другие элементы. Прохождение пучков в стебле очень извилистое.

Третичное строение корня сахарной свёклы отражается и на строении стебля, что приводит к образованию в нём дополнительных колец пучков.

Подобных примеров уклонения анатомии стебля от типических образцов можно было бы привести немало.

Прохождение пучков в стебле двудольного и хвойного растения. У двудольных и хвойных растений проводящие пучки стебля образуют как бы систему каркаса, составленного из вертикально тянущихся пучков внутри междоузлия. Недалеко от узла каждый из пучков дихотомически разветвляется, причём две соседние ветви ближайших пучков, сливаясь вместе, образуют последующий вертикальный пучок для ближайшего верхнего или нижнего междоузлия. Листовой след, вступая в кору стебля, имеет сперва наклонное, а затем, на некотором расстоянии от поверхности стебля, уже отвесное книзу направление. В коре он одет своей эндодермой, которая изолирует его от окружающей паренхимы. Вследствие отвесного положения, он всегда в междоузлии находится на одинаковом расстоянии от наружной поверхности стебля, чем отличается от листового следа однодольных (см. стр. 155 и 156).

Подходя к нижерасположенному стеблевому узлу, он сливается с другими пучками либо непосредственно, либо разделившись на веточки, каждая из которых сливается с другими пучками.

Схема строения стебля на различных разрезах. Для детального изучения строения применяются обыкновенно разрезы в трёх направлениях: поперечном, радиальном и тангентальном. На поперечном разрезе ствола отлично видны концентрически расположенные годичные кольца, и часто — ядровая древесина и заболонь. Кроме того, на периферии видны кора и корка. Отчётливо видны также радиально расположенные сердцевинные лучи, прерывающие линии годичных колец. На радиальном разрезе (проведённом продольно через диаметр ствола) границы между годичными кольцами представляются в виде вертикальных более или менее параллельных прямых, ядровая древесина и заболонь также выделяются, а сердцевинные лучи имеют вид поперечных штрихов, рассеянных между пограничными линиями годичных колец. Особенно хорошо они заметны у бука, придавая его древесине своеобразную красоту.

Тангентальный разрез проводится также продольно по длине стебля, но не через центр его, а по хорде, так, чтобы получились две неравные части ствола. На таком разрезе границы между годичными кольцами имеют волнистую вертикальную линию.

Физико-механические принципы строения стебля (теория Раздорского). Тело растения представляет собой систему, которая сильно зависит от воздействия на неё различных метеорологических факторов, а также от давления и веса собственных органов, которые при этом постоянно изменяются в связи с ростом и развитием. Растение постоянно подвергается действию нагрузок как статических, так и динамических. Ему приходится испытывать действие сил ударного характера при различной продолжительности их. К таким силам относятся ветры разной силы и интенсивности, дождь, град, снег и др. Надземная часть растения во время ветров, особенно бурь, представляет собой большую парусную поверхность, и легко ломалась бы, если бы не существовали в теле растения приспособления для сопротивления, более совершенные, нежели в известных нам строительных сооружениях, которые тоже подвергаются указанным выше нагрузкам.

Чтобы сделать своё сооружение устойчивым против возможных нагрузок, инженер использует такие конструкции, как балки, пружины, колонны и т. п. Эти конструкции должны обладать необходимыми данными в отношении следующих свойств: упругой устойчивости, прочности, упругости и жёсткости. Упругая устойчивость отражена, например, в полой колонне. На нижние части колонны давит вдоль вертикальной оси её верхняя часть, и эта тяжесть может сплющить колонну или изогнуть её. Для повышения упругой устойчивости материал для сопротивления сосредоточивается не в центре колонны, а относится на периферию. В полой колонне это будут стенки колонны. Нет, следовательно, надобности тратить материал на заполнение всей колонны.

Прочность предохраняет конструкцию от поломки её временными нагрузками. Упругость обеспечивает у конструкции упругое сопротивление на изгиб, на разрыв и т. п. Так, например, хорошая пружина не ломается, если её сгибать, а вновь выпрямляется после прекращения действия нагрузки. Жёсткость выражается в том, что форма конструкции не изменяется существенно от действия механических нагрузок.

Всеми этими свойствами, как оказалось, в высокой степени обладает растение. Известно, что в архитектуре распространены железобетонные сооружения. В этих конструкциях из железа строится скелет (каркас, арматура), который заполняется потом массой бетона. Между ними получается надёжное сцепление. Однако для усиления монолитности пользуются ещё применением заякоривания, вводя в массу бетона различные железные прутья под определённым углом к оси всей конструкции. Наконец, снаружи в массу бетона вмазывается ещё спиральная обмотка, препятствующая расползанию бетона.

Оказывается, что и растение представляет собой комплексное сооружение, принципиально подобное железобетонному.

Механические ткани, уподобляясь каркасам железобетонных сооружений, играют главную роль в прочности растения. Основные и проводящие ткани уподобляются бетону, т. е. заполнению каркаса. Заякоривание достигается в основании черешков, ветвей и в местах прикрепления корней. Покровная ткань, с её крепкими и утолщёнными стенками эпидермиса, выполняет роль «обмотки» всего сооружения. Таким образом, механические ткани не являются независимыми от других тканей, как это на протяжении нескольких десятков лет принято было считать согласно теории Швенденера.

Рис. 142. Корка дуба.

Надземные осевые органы растений в основном работают, как пружины, балки и как колонны комплексной конструкции.

Упругая устойчивость даёт сопротивление при нагрузке сверху на растение, как на колонну, параллельно её оси. Стебель, ветки растения могут нагибаться, но не ломаться; например, вертикальные ветки, отягчённые плодами, нагибаются, дают изгиб в виде дуги, но не ломаются, если обладают достаточной упругой устойчивостью. Соломины ржи, пшеницы, ячменя дают дуговые изгибы, если колосья налиты полноценным зерном.

Упругость у растения означает, что нагрузки во всём сооружении находятся в соответствии или приходят в каждом случае в соответствие с размерами упругости материалов, из которых построено растение. Когда орган растения работает, как балка, следовательно на изгиб (прогиб), то арматурный материал для упругости распределяется вдали от нейтрального продольного сечения.

Если бы органы растений работали просто, как колонны и балки, они были бы подобны зданиям, т. е. жёстким (слабо деформирующимся) сооружениям. Мы же видим, что надземные органы растений колеблются под влиянием ветров и пр. При изгибах они почти не получают остающихся деформаций. Стало быть, органы растений представляют собой балки-пружины и колонны-пружины. Интересно, что когда стебель является колонной и сильно растёт в высоту, он утяжеляет пропорции к основанию, равномерно утолщаясь книзу (то, что называют сбежистостью стебля). Этой организацией он напоминает пропорции заводской дымовой трубы. Здесь достигается значительная экономия строительного материала.

Первая железобетонная конструкция была построена не инженером, как следовало бы ожидать, а садовником Монье, сделавшим кадку для большой пальмы: он построил её по принципу строения черешка листа пальмы.

В противовес теории Швенденера, который рассматривал механические ткани, как специально и единственно приспособленные для обеспечения прочности растения, Раздорский считает, что в с е ткани, составляющие побег или ствол, представляют строительный материал растения. Целое растение есть комплексное сооружение из разнородных материалов, каждый из которых участвует в общем сопротивлении. Все элементы растения уподобляются рессорам, поглощающим ударные нагрузки (порывы ветра, ливни и пр.). По Швенденеру, группы механической ткани располагаются попарно, с перемычкой между ними, что соответствует принципу двутавровой балки. По Раздорскому же, все ткани растения несут свою служебно-механическую нагрузку; в механических же тканях осуществляется принцип не двутавровой балки, а раздробленности арматуры. Так, лубяные волокна, склеренхима

и либриформ распределены в общем по всей массе стебля. Это является следствием того, что растение растёт и развивается, следовательно, меняется, а окружающие условия также изменчивы. Принцип статический требует распределения тканей на периферии, а сопротивление динамической нагрузке требует распределения материала в центре.

Будучи единым организмом, растение может жить лишь при сочетании этих противоположных принципов распределения тканей прочности. Действительно, мы наблюдаем, что они распределяются по всему сечению стебля, и в такой пропорции, которая отражает данный момент развития растения в той или иной обстановке. Молодое растение, быстро растущее в высоту, нуждается в обеспечении упругой устойчивости, поэтому арматурные ткани концентрируются на периферии. Динамическая нагрузка здесь пока мала. Наоборот, у взрослых деревьев выдвигается значение динамической нагрузки, так как крона дерева с огромным количеством листьев представляет большую парусную поверхность. Поэтому арматурный материал (ксилема с либриформом) концентрируется в центральной части ствола. Раскачивание ветром надземной массы растения требует развития арматурных тканей также в центральной части корня. Точно так же, когда крупные плоды (яблони, груши и т. п.) представляют значительные парусные поверхности и сильно раскачиваются при ветре, поддерживающие их плодоножки сосредоточивают арматуру в центральной части. У органов, подверженных в высокой мере и статическим и динамическим механическим воздействиям, например, у листовых черешков пальм (несущих большой груз в виде пластинки и подверженных, в силу наличия большой парусной поверхности, энергичному динамическому воздействию порывов ветра), мы находим более или менее равномерное распределение арматуры (склеренхимных тканей) по всему поперечному сечению.

МЕТАМОРФОЗ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЯ

Органы аналогичные и гомологичные. Основателем морфологии и учения о метаморфозах растений является Гёте. Морфологию он назвал «наукой о форме, образовании и преобразовании органических тел». Это определение, естественно, повлекло за собой отдельное учение о преобразовании растительных форм, т. е. учение о метаморфозах, которое было опубликовано им в 1790 г. под названием «Опыт объяснения метаморфоза растений». Замечательно, что он охватил обширную группу метаморфозов: клубни, корневища, лианы, фасциации, самый цветок с его элементами, которые он смело причислил к метаморфозам побега, и отдельно — листа.

Гёте понял причину метаморфозов, как приспособлений к изменяющимся условиям среды. Он умел отделять здоровый, прогрессивный метаморфоз от патологического, регрессивного, и от случайного.

Нормальные метаморфозы растений есть результат исторического взаимодействия организма и среды, результат длительного приспособления вида растений к окружающей его в ряду многих поколений среде.

Вегетативные органы растения, приспособляясь к внешним условиям, к той обстановке, в которой они развиваются, способны видоизменяться как в отношении своей формы и строения, так и в отношении физиологических отправлений. Возникновение этих приспособлений имело в природе характер исторического процесса, и многие из этих изменений закрепились наследственно.

Дарвином было введено понятие об аналогичных и гомологичных изменениях в органах. Аналогичными органами у растений или животных называются такие, которые имеют одинаковые функции, но различное происхождение. Так, у многих цветковых растений существуют защитные приспособления в виде колючек и шипов. Роль их сводится к защите растения от уничтожения животными или от излишнего испарения. Происхождение их, однако, бывает различным. У гледичии, боярышника, дикой груши, дикого лимона сильно развитые колючки представляют собой видоизменённые побеги; у барбариса колючки являются видоизменёнными листьями; у дурнишника и белой акации колючки в основании листа суть видоизменённые прилистники; у некоторых астрагалов колючки являются изменёнными черешками.

Шипы же являются выростами коры стебля (например, у шиповника, малины, ежевики, крыжовника и др.).

Гомологичными органами называются такие, которые и морфологически и физиологически между собой различаются, но происхождение имеют одинаковое. Так, например, клубень картофеля, луковица тюльпана, корневище пырея, колючка у гледичии имеют разные формы, но одно происхождение: все они являются видоизменениями побега. Ещё разительнее будут такие примеры, как усик у гороха, ловчий снаряд у мухоловки, пыльник у тычинки; эти органы глубоко различаются не только морфологически, но и физиологически, однако все они представляют собой видоизменение листа.

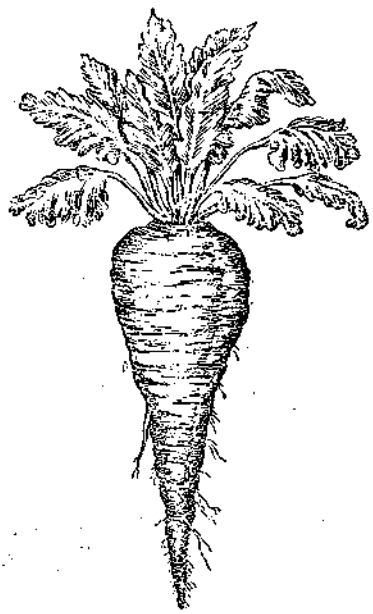


Рис. 143. Утолщённая часть корня сахарной свёклы («корнеплод») с розеткой прикорневых листьев (на первом году вегетации).

Метаморфозы корня. Кроме типичных корней, многим растениям свойственны видоизменения корня. К числу их относятся следующие:

а) «Корнеплоды». Взрослый «корнеплод» состоит из трёх морфологических частей: «головки», «шейки» и «собственно корня». Головка составляет верхнюю часть «корнеплода» и несёт на себе розеточные листья; она возникла из надсемядольного колена. Шейка образовалась из подсемядольного колена; она не несёт листьев, но придаточные корни на ней могут появляться. Собственно корень — нижняя часть «корнеплода», образовавшаяся из главного корня проростка; она даёт боковые корни, сильно ветвящиеся в толще грунта. На второй год жизни из таких «корнеплодов» развиваются стебли, цветки и семена. В группу двухлетних «корнеплодов» входят свёкла, брюква, турнепс, морковь, цикорий и др., а из многолетних—катран (Crambe Kotschyana), чайот (Sechium edule) и др.

б) Корневые клубни представляют собой мясистые утолщения боковых или придаточных корней. Их следует отличать от стеблевых (побеговых) клубней, которые представляют собой утолщения подземных побегов, как, например, клубни картофеля.

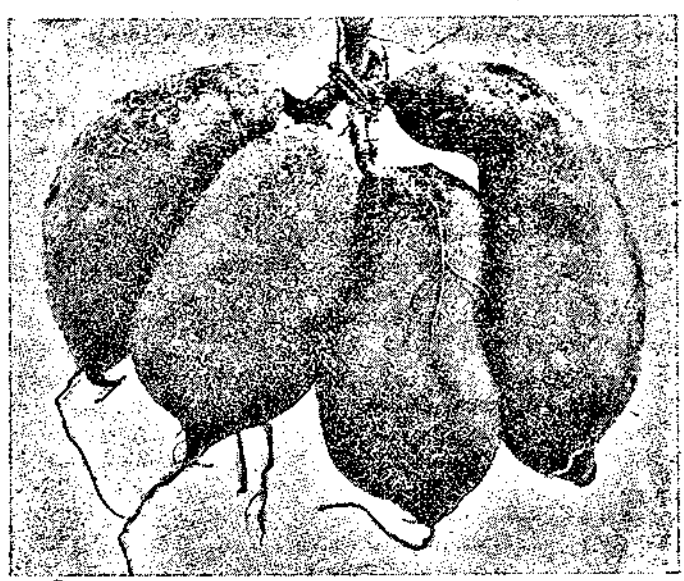


Рис. 144. Корневые клубни батата (Ipomoea batatas).

Корневые клубни также являются вместилищами запасных веществ и по преимуществу запасают углеводы. Они достигают иногда огромных размеров. К таким растениям относятся тропические и субтропические виды

ямса, батата, с их мощными корневыми клубнями, богатыми крахмалом и отчасти сахаром. В клубне батата возникают добавочные камбиальные кольца. Корневые клубни образует георгина (но без почек).

в) Ходульные корни. Такие корни свойственны тропическим деревьям и относятся к группе опорных корней. У мангровых деревьев (Rhizophora mangle и др.), обитающих на береговых отмелях океанов, многочисленные придаточные корни, разрастаясь, принимают дугообразный вид и приподнимают ствол над водой. Этим они защищаются от затопления приливами.

г) Досковидные корни образуют при переходе в ствол стеноподобные части, придающие устойчивость дереву. Такие корни свойственны тропическим деревьям; столбовидные корни, возникающие над землёй из воздушных корней, отвесно свисают, упираются в почву и ветвятся в ней.

д) Воздушные корни развиваются, как придаточные корни из стеблей, имеют бурый или песочный цвет и повисают свободно в воздухе в виде шнуров. Многие тропические растения из семейства орхидных и ароидных имеют особые клетки (гидроциты), образующие особую ткань веламена на поверхности воздушных корней. Эта ткань обладает способностью конденсировать атмосферную влагу. Некоторые из этих видов употребляются в комнатной культуре, сохраняя способность давать воздушные корни. Воздушные и опорные корни образуются также на нижних частях стебля кукурузы.

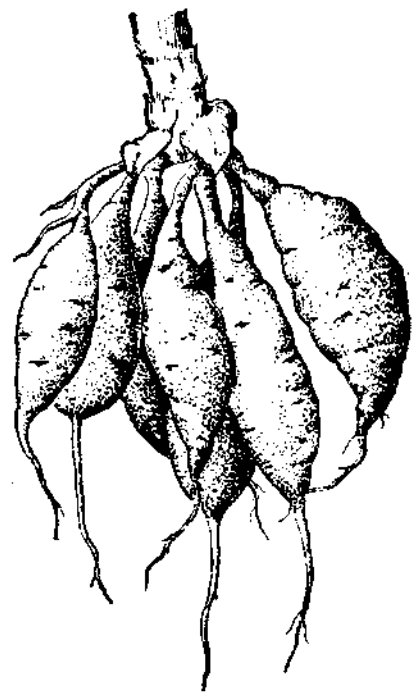


Рис. 145. Корневые клубни георгины (Dahlia variabilis).

е) Корни эпифитных растений. Эпифитами называются растения, живущие на надземных частях других растений, но не в качестве паразитов или сапрофитов. Они прикрепляются особыми, плоско сплющенными, корнями к корке стволов крупных деревьев. Эти плоские корни способны улавливать воду, стекающую по стволам. Наружные стороны этих корней содержат хлоропласты. Многие тропические орхидеи обладают такими корнями.

ж) Цепляющиеся воздушные корни лиан. Лианы нуждаются в опорах. Они используют для лазания стволы деревьев, стены, откосы и пр., укрепляясь на них, помимо различных листовых и стеблевых прицепок, также с помощью различных цепких корней, как, например, у паркового плюща (Hedera helix).

з) Дыхательные корни. Такие корни развиваются у болотных растений, которые настолько заиливаются, что доступ воздуха к ним крайне затруднён. В качестве проводников воздуха к тканям служат специальные корни, выставляющиеся над водой, как, например, у болотного кипариса (Taxodium sempervirens), у Jussiaea reptans, снабжённые сильно развитой паренхимой.

и) Ложные корни-присоски (гаустории). Ложные корни-присоски развиваются у паразитных растений, питающихся готовыми органическими веществами из тканей растения-хозяина. Они внедряются присосками в паренхиму и пучки, высасывая нужные им пластические вещества. К таким растениям относятся: повилики, паразитирующие на разнообразных травянистых растениях, на кустарниках и деревьях; заразихи, паразитирующие на корнях подсолнечника, томата и др.; омела — полупаразит на деревьях, и т. п.

Перечисленные растения являются, кроме омелы, полными паразитами. Они берут из тканей растения-хозяина воду и органические вещества. Некоторые полупаразиты способны к самостоятельному фотосинтезу (омела, погремок, отчасти повилика).

Метаморфозы побега. Различают надземные и подземные метаморфозы побега.

Подземные побеги. Они образуются в толще почвы. Характер видоизменений позволяет им переживать неблагоприятные для вегетации сезоны — засуху, зиму и т. п.

Чтобы подземные побеги могли сохранить свою жизнеспособность, необходимо не только пребывание под защитным слоем почвы, но и накопление запасных питательных веществ. Последние могут откладываться в корнях, как мы это уже видели, но также и в подземных побегах — клубнях, луковицах, корневищах. Иногда бывает затруднительно отличить подземный побег от корневых образований. Основными отличительными признаками подземного побега служит наличие редуцированных листьев в виде чешуек или, если последние отпали, наличие листовых рубцов, наличие почек в пазухах чешуек, отсутствие чехлика и пр.

К л у б н я м и называются утолщения подземного побега, как у картофеля, топинамбура, или утолщения подсемядольного колена, как у цикламена, репы, редиса (у последнего вздувается и часть корня). Клубень картофеля имеет сильно укороченные междоузлия. Хлорофилла он не содержит, но, выставленный на свет, может зеленеть. Клубневые утолщения образуются на концах удлинённых подземных стеблей, развивающихся в пазухах подземных бесцветных листьев и называемых с т о л о н а м и, или на укороченных подземных побегах, как у топинамбура. На клубне картофеля легко обнаружить верхушечную почку (на противоположном конце места «прикрепления» к столону — фактически от начала вздутия столона) и пазушные почки (с бесцветными чешуйками-листьями, очень рано опадающими, но оставляющими листовые рубцы) в виде так называемых г л а з к о в клубня. В каждом глазке находится по три (иногда более) почки, из которых прорастает только одна, а другие остаются спящими. Если провести линию от глазка к глазку, получится характерное спиральное листорасположение. Почки при благоприятных условиях легко прорастают и, питаясь запасными веществами клубня, вырастают в самостоятельные растения. Ещё будучи на материнском клубне, эти побеги образуют придаточные корни, подготовляя свой переход на самостоятельное питание. Побеги бывают окрашены пигментами в различные цвета, что зависит от антоциана, каротиноидов и др. Проращивая клубень на свету (в ящике), можно получить «модель» всего растения — развиваются маленькие, сильно укороченные побеги с рудиментарными листьями, укороченные столоны с очень мелкими клубнями. Такой сократительный рост объясняется тем, что «модель» получает питание только из запасов материнского клубня, причем рост происходит на свету, угнетающем деятельность гормонов. Если такую «модель» перенести в нормальные условия, происходит быстрый рост, и уже сформировавшиеся побеги из укороченных становятся удлинёнными, столоны также удлиняются, а клубни вздуваются. Наблюдаются также многочисленные случаи отклонений от нормального развития побегов из клубня. Так, нередко в самом материнском клубне развиваются мелкие клубеньки

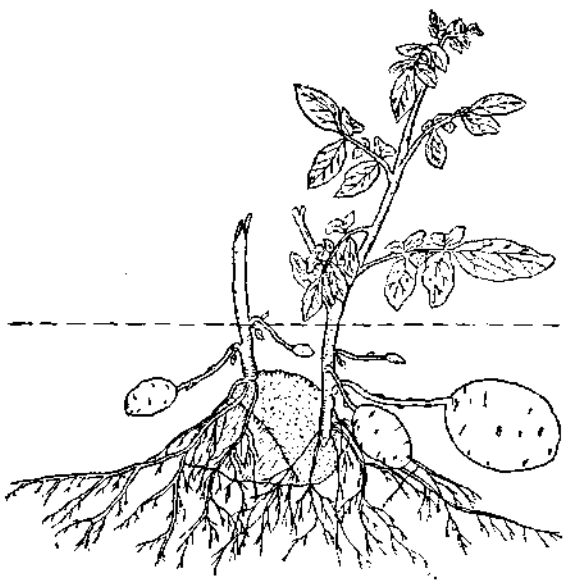


Рис. 146. Схема образования клубней картофеля на столонах, выходящих из пазух рудиментарных листьев.

у прорастающих глазков или же они образуются снаружи на этих побегах, ещё связанных с материнским клубнем. Глазки у картофеля вдавленные, у топинамбура, наоборот, сильно выпуклые.

Клубень картофеля очень рано, в самом начале формирования, теряет эпидермис, заменяемый перидермой, вследствие чего взрослый клубень покрыт пробкой и рассеянными чечевичками. Клетки вторичной коры крупные, заполненные крахмалом, стенки тонкие, неодревесневшие. В толще коры там и сям попадаются одиночные или расположенные группами каменистые клетки. Стенки их мало утолщены, просветы крупные. Имеется много сортов картофеля, клубни которых не имеют каменистых клеток.

Рис. 147. Часть поперечного среза через клубень картофеля

а — пробка; *б* — каменистая клетка; *в* — коровая паренхима; *г* — камбий; *д* — ксилема; *е* — флоэма.

Вторичное утолщение клубня происходит благодаря деятельности камбиального кольца, образующегося из пучкового и межпучкового камбия. Сердцевина сильно развита, клетки содержат крахмал. В коровой паренхиме крахмала содержится больше. Основная масса клубня состоит из внутренней флоэмы, которая, возникнув в перимедулярной зоне (см. стр. 160), продолжает разрастаться; сердцевина развита относительно слабо, она видна на клубне макроскопически в виде матовой центральной зоны, связанной с полосами почечных щелей; нарастание наружной флоэмы за счет деятельности камбия происходит не столь интенсивно, но значительно превышает развитие ксилемы.

Так как крахмал мешает изучению тканей клубня, то срезы последнего обрабатываются для растворения крахмальных зёрен едким кали. Клубень содержит витамин С, а так называемые «желтомясые» клубни богаты провитамином А.

Зимний покой у клубней продолжителен, и его надо рассматривать, как эволюционное приспособление. Лысенко показал, что если постоянно слущивать пробку с клубней и тем самым обеспечивать доступ воздуха в клубень, то состояния покоя не наблюдается, и клубень становится всхожим в любое время после уборки. Помимо этого, советскими селекционерами (Букасов, Лехнович, Камераз) выведены новые сорта, путём скрещивания с дикими клубненосными видами картофеля, совершенно не имеющие периода покоя, что обеспечивает на юге два урожая.

Существуют также л и с т о в ы е к л у б н и, подземные, представляющие собой у тонколистного сердечника (Cardamine tenuifolia) метаморфизированные листовые пластинки, сидящие на неизменённых черешках корневищ. Эти листовые клубни имеют лопасти, перистое жилкование, ткань мезофилла, но являются бесхлорофиллыными, приспособленными для откладывания запасного крахмала.

Л у к о в и ц а также представляет собой подземный, сильно укороченный побег. По форме луковицы бывают грушевидные, яйцевидные, приплюснуто-шаровидные и т. п. Стеблевая часть луковицы занимает в ней незначительную зону и называется д о н ц е м. К донцу прикреплены низовые многочисленные

сочные листья, налегающие друг на друга, носящие название луковичных чешуй. Иногда они полностью прикрывают одна другую (плёнчатые луковицы), иногда же располагаются черепичато, как у видов лилии (черепичатые луковицы). «Мясистость» их объясняется заполненностью запасными питательными веществами. Наличием сочных мясистых листьев луковица прежде всего и отличается от клубня, где редуцированные листья имеют характер мелких сухих чешуек. Наружные чешуи луковицы часто бывают сухими, кожистыми, не питающими, а защитными. Сочные чешуи луковицы являются только питающими низовыми листьями побега (донца). Верхние листья находятся в верхушечной почке донца, развивающейся в надземные зелёные листья и в цветоносную «стрелку».

Из нижней части донца луковицы развиваются придаточные корни.

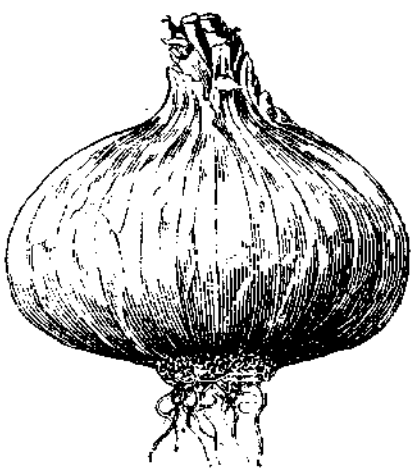


Рис. 148. Луковица репчатого лука (Allium cepa).

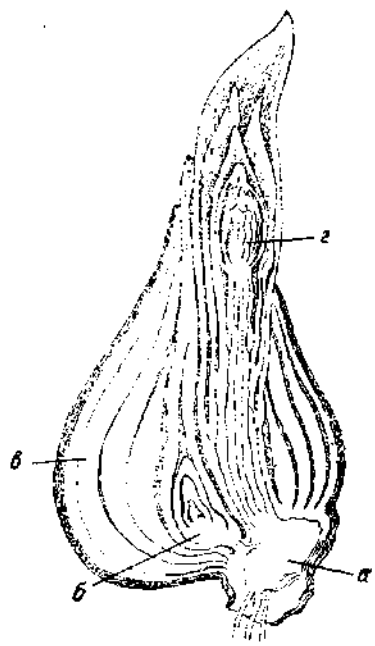


Рис. 149. Луковица лука в разрезе

а — донце; *б* — пазушная луковица; *в* — листовые чешуи; *г* — верхушечная почка.

Во время вегетации луковичного растения низовые листья опустошаются, но некоторые из них растут, выходят на поверхность, зеленеют и превращаются в надземные листья.

Морфология луковиц очень сложна. Первые листовые влагалища, совершенно сухие, имеют защитные функции. За ними следует тонкое плёнчатое бесцветное влагалище, охватывающее всю луковицу; следующие за ней луковичные листья являются уже суккулентными, т. е. мясистыми и сочными, с запасами растворимых углеводов, нередко с различными антибиотиками.

[1]Все луковицы объединяются в две категории: с корневищами и без корневищ. Луковицы с корневищами обладают способностью размножаться откидышами; из донца луковицы отрастают корневища, которые удлиняются горизонтально в почве и на некотором расстоянии от материнской луковицы образуют новую луковичку (откидыш), которая укореняется и через несколько лет может зацвести. К таким относятся некоторые наши тюльпаны (Tulipa Biebersteiniana) из Заволжья; различные дикорастущие виды лука (Allium victoriale, A. odorum, A. schoenoprasum и др.).

Луковицы без корневищ более знакомы всем потому, что служат обычным посадочным материалом в овощеводстве и цветоводстве.

В пазухе влагалища последнего сочного листа обычно закладывается замещающая луковица. На следующий год эта замещающая луковица зацветает. В пазухах других листьев закладываются дочерние луковицы («детки», «зубки»), которые развиваются

до цветения в течение нескольких лет. Много луковичек развивается у чеснока, но ещё больше — у сорно-полевого лука Allium rotundum.

Многие дикорастущие виды лука (тянь-шаньский A. aflatunense, A. fistulosum) характеризуются развитием млечников в луковичных влагалищах. Латекс разнообразного характера.

Как и всякий побег, луковица может быть моноподиальной и симподиальной.

У некоторых растений луковицы носят название «клубнелуковиц». По существу, они являются клубнями, потому что у них вздута стеблевая часть, а низовые чешуи являются сухими, без запасных веществ. Они лишь кроющие листья. К таким растениям относятся виды шафрана (Crocus sativus и др.), шпажника (Gladiolus), отчасти виды безвременника (Colchicum autumnale и др.), а также дикий луковичный ячмень (Hordeum bulbosum).

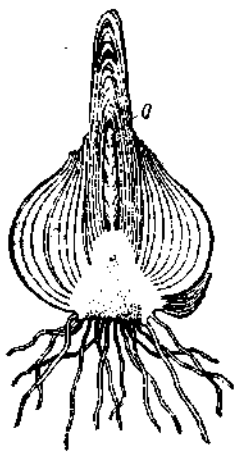


Рис. 150. Луковица гиацинта в разрезе

a — будущие надземные листья и соцветие.

Клубеньки и луковички могут возникать и как надземные видоизменённые побеги в пазухах листьев. Так, у картофеля могут образоваться маленькие зелёные клубеньки в пазухах листьев; у одного из видов лилии (Lilium tigrinum var. bulbiferum) образуются, как правило, в пазухах надземных листьев маленькие шаровидные луковички, богатые антоцианом, представляющие собой видоизменённые почки. Они содержат запасные вещества, благодаря чему пригодны для размножения. У некоторых видов лука (Allium proliferum и др.) в луковички превращаются почки, служащие обыкновенно для образования цветка; здесь же на соцветии эти луковички прорастают прямо в цветочную стрелку, на которой снова часть почек превращается в луковички, в свою очередь в этом же году образующие стрелку. Получается двух-, трёх- и четырёхъярусное растение. У живородящего мятлика (Poa bulbosa var. vivipara) маленькие выводковые луковички образуются на поверхности почвы, в основании нижних междоузлий и в соцветиях.

Рис. 151. Меристема донца луковицы (*a*), дающая начало придаточным корням и надземным побегам.

Луковичные растения в большинстве своём принадлежат к так называемым эфемероидным растениям, имеющим очень короткий период вегетации. Это — преимущественно обитатели степей, полупустынь и пустынь.

Корневище представляет собой также подземный побег, внешне напоминающий корень или части корневой системы. На самом деле корневище является не корневым, а побеговым образованием. Оно отличается от корня отсутствием чехлика на конусе нарастания стебля, наличием редуцированных листьев в виде бесцветных или бурых мелких чешуек, в пазухах которых имеются почки, дающие начало надземным либо подземным побегам; под почками из стеблевых узлов образуются придаточные корни. Анатомически корневище, как стеблевое образование, можно отличить от корня по положению протоксилемы (экзархный рост у корня).

Корневища, как и надземные стебли, обладают симподиальным или моноподиальным ветвлением. Это отражается на образовании надземных побегов. У одних растений надземные побеги появляются только из пазух корневища, как, например, у остреца (Agropyrum ramosum), верхушка же корневища всегда углубляется горизонтально в почву, не выходя на поверхность. У других верхушка корневища выступает на поверхность почвы и становится надземным побегом. Последний осенью отмирает, а в следующем году в надземный побег превращается ближайшая к отмершему концу пазушная почка. Это наблюдается у многих растений.

Форма корневищ весьма разнообразна. Они могут иметь вид подземных плетей с длинными междоузлиями, как у многих сорных растений (пырея

и др.), или, наоборот, имеют вид толстых, сильно укороченных побегов, как у ириса, ревеня (Rheum). Корневища обычно заключают в себе много запасных питательных веществ в виде растворимых сахаров, как у пырея, или крахмала, как у кендыря и др. Способность корневищ давать массу надземных побегов и придаточных корней объясняется наличием этих запасных веществ.

Рис. 152. Корневища каучуконосного золотарника (Solidago Leavenworthii).

Образование корневищ свойственно многолетним травянистым растениям из разных семейств однодольных и двудольных. Очень многие растения естественно размножаются главным образом корневищами и в незначительной степени семенами. У злаков первые корневища образуются из узлов кущения.

Надземные метаморфозы побега. К метаморфозам побега, помимо описанных подземных побегов, относятся такие видоизменения его, как стебли кактусов, как колючки, кладодии, усики и т. п. У различных кактусов (виды Cereus, Echinocactus и др.) сочные стебли являются безлистными, листья у них превратились в иглы, защищающие их от поедания животными, а стебли выполняют не только роль своеобразных водных резервуаров, но и ассимиляционных органов.

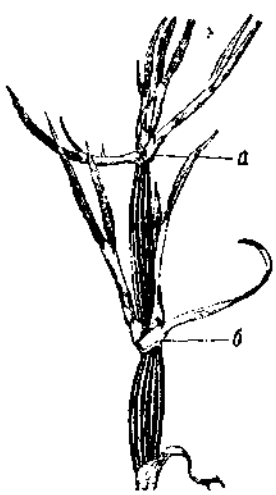


Рис. 153. Вивипария у Allium proliferum

а — образование луковичек вместо цветков.

Безлистные стебли, как ассимилирующие органы, наблюдаются у растений, не являющихся суккулентами, как испанский дрок (Spartium junceum), ракитник (Cytisus scoparius). У этих растений стебли являются почти безлистными прутьями.

Стебель иногда принимает вид обычной листовой пластинки, как у нашей дикорастущей в Крыму иглицы (Ruscus aculeatus). На таком уплощённом листоподобном побеге появляются листья, имеющие вид мелких чешуек, в пазухах которых возникают цветки на цветоножках. Получается ложное впечатление, будто цветок образовался на листе. Такие побеги называются филлокладиями. Они всегда находятся в пазухах мелких настоящих листьев.

Рис. 154. Филлокладии у крымской иглицы (Ruscus aculeatus)

а — лист; *б* — филлокладий; *в* — цветок из пазухи листа на филлокладии.

Побеги могут превращаться в усики, как у винограда, тыквенных растений (тыква, огурец, дыня и др.), причём эти усики иногда развиваются в «пружины», как у брионии. Усики вообще очень чувствительны к прикосновению. Очень распространено превращение побегов в более или менее длинные колючки, иногда разветвлённые, как у гледичии, у цитрусовых, или простые, как у боярышника, дикой груши, тёрна и пр. Критерием для распознавания

того, является колючка или усик метаморфозом побега или листа, служит положение видоизменённой части растения на ветке. Если колючка или усик находятся в пазухе листа, от которого может сохраниться лишь рубец, или вообще расположены на стеблевом узле супротивно листу, то они представляют собой видоизменённые побеги. Правда, бывают иногда смещения колючек, которые затрудняют определение. На молодых ветвях это делать легче.

Метаморфозы листа. Часто лист полностью или отдельные части его видоизменяются в усики. Последние представляют собой морфологические метаморфозы целого листа, или всей пластинки его (как, например, у Lathyrus aphaca), или части пластинки сложного листа (части черешка и одного или нескольких листочков его вместе с черешочками).

Рис. 155. Венерина мухоловка (Dionaea muscipula).

Иногда черешки листьев видоизменяются в ложные листовые пластинки, называемые филлодиями. На таких пластинчатых черешках иногда могут развиваться настоящие перистые листовые пластинки. Филлодии характерны для австралийских акаций (виды Acacia). Листья могут видоизменяться в листовые колючки, как, например, у барбариса.

Рис. 156. Тропическая лиана непентес (Nepenthes raiah) с ловчими урнами; успешно разводится в оранжерее.

В колючки превращаются также прилистники, как у белой ложной акации, у держи-дерева, у дурнишника (Xanthium spinosum). У некоторых астрагалов черешки парноперистых листьев после опадения листочков деревянеют и превращаются в длинные иглы. У барбариса можно наблюдать все стадии перехода листа в колючку.

Помимо полного превращения листа в колючку, существует превращение небольших участков листа в колючие зубцы. Таких растений с колючими листьями множество, например, чертополохи, татарник, сафлоры и др.

Интересную категорию метаморфозов листа представляют собой ловчие аппараты насекомоядных растений. На прикорневых листьях мухоловки (Dionaea muscipula) имеются двухлопастные пластинки с чувствительными зубцами. Достаточно насекомому коснуться этих зубцов, как лопасти пластинки захлопываются.

На поверхности их выделяется фермент, который переваривает пойманное насекомое.

У видов непентеса (Nepentes rajah и др.) лист имеет очень длинный черешок, основание которого превращено в широкий плоский филлодий, средняя часть видоизменена в завивающийся усик, а верхняя часть превращена в урночку, над которой листовая пластинка наклонена наподобие крышечки. Края урны выделяют нектар; внутренние стенки урны в верхней части очень скользкие, а в нижней половине (так же, как и дно урны) усеяны выделительными желёзками. Привлекаемые нектаром, насекомые садятся на края урны, соскальзывают на дно и попадают в переваривающую жидкость, выделенную желёзками.

Обычным растением стоячих и медленно текучих вод является водное растение пузырчатка (Utricularia vulgaris, U. intermedia). Части её подводных листьев превращаются в ловчие аппараты и имеют вид пузырьков с входным отверстием и клапаном позади него. Личинки малярийного комара, мелкие рачки попадают в отверстие его, которое тотчас же захлопывается клапаном.

На торфяных болотах произрастает насекомоядная росянка (Drosera rotundifolia). Листовая пластинка её покрыта желёзистыми волосками. Концы этих желёзок выделяют клейкую жидкость, в которой увязают насекомые, привлекаемые блеском капелек. Эти желёзки, будучи чувствительными, загибаются и прижимают насекомое, которое постепенно рассасывается (кроме хитиновых покровов).

Рост и развитие растения. Теория Лысенко о стадийном развитии организмов. Рост составляет одно из основных свойств растения и заключается в увеличении объёма и массы растительного организма, совершающемся в результате деления клеток в образовательных тканях и последующего разрастания их. Рост есть явление количественных изменений в теле растения (т. е. увеличение числа и размеров клеток), развитие же растения заключается в качественных изменениях, которые совершаются скачкообразно в течение жизни растения. И рост и развитие имеют место лишь в соответствии с определёнными внешними условиями. Понятия «развитие» и «рост», как говорит Лысенко, не тождественны; точно так же комплексы условий внешней среды, необходимые, с одной стороны, для развития, а с другой — для роста, часто не совпадают. Более того, даже на протяжении своей жизни, от прорастания семени и до созревания новых семян, однолетнее растение требует неодинаковых внешних условий. «Так как требования однолетнего растения к внешним условиям различны на разных этапах жизненного цикла, можно притти к выводу, что само «развитие» состоит из отдельных разнокачественных этапов, стадий развития. Для прохождения разных стадий развития растения и требуются разные внешние условия (разное питание, освещение, температура и пр.)» (Лысенко). Возникновение тех или иных органов и признаков у растения связано, конечно, лишь с определёнными стадиями развития. Этих стадий, по мнению Лысенко, существует несколько, но пока им основательно изучены и постулированы две стадии, которым он дал названия: 1) стадия яровизации и 2) световая стадия. Растение не может перейти в следующую стадию развития, не пройдя предыдущую, как не может и пропустить какую-либо из закономерно присущих его развитию стадий.

Первая стадия (яровизация) может начаться, как только зародыш семени тронется в рост, при наличии необходимой для этой стадии температуры, необходимого количества влаги и при доступе кислорода воздуха. Не только каждый вид, но и в отдельности каждый сорт растения требуют специфических внешних условий для прохождения стадии яровизации. Эту стадию растение может пройти либо в зелёном состоянии (как оно фактически и происходит в природе),

либо в зародыше семени, если последний «наклюнулся» (что может происходить даже на материнском растении). Лысенко показал, что озимые сорта пшеницы требуют для прохождения стадии яровизации, наряду с другими условиями, температуры от —2 до +10° Ц, полуозимые от +3 до +15° Ц, а яровые — от +5 до +20° Ц и выше. Продолжительность воздействия различна для разных сортов. Озимые растения, посеянные осенью, проходят стадию яровизации в естественной обстановке, так как зимой они подвергаются воздействию пониженных температур, и весной, поэтому, переходят уже в следующую, световую, стадию развития. Если же озимые растения посеять весной, то, не получая необходимых им для яровизации пониженных температур, они в продолжение всего лета будут заметно увеличивать свою массу, давая всё новые и новые укороченные приземные побеги, т. е. будут усиленно куститься, но не дадут колосовых побегов. Яровые же сорта проходят яровизацию при более высоких температурах, поэтому при весеннем посеве они сравнительно скоро выходят в трубку, однако и их можно искусственно подогнать в прохождении стадии яровизации.

Наличие или отсутствие света не влияет на прохождение растением стадии яровизации. Наоборот, лишь только растение прошло стадию яровизации и скачкообразно перешло в последующую, световую, стадию, оно уже требует, помимо других условий, и соответствующего светового режима. Пшеница, ячмень, рожь, овёс проходят световую стадию либо в условиях длинного дня, либо при непрерывном освещении. Другие же растения, например, кукуруза, рис, хлопчатник, проходят световую стадию при коротком дне (который они имеют на своей родине в тропическом поясе).

Лысенко показал, что все качественные изменения, связанные со стадиями развития, совершаются в меристематических клетках конуса нарастания стебля и передаются нижележащим клеткам постоянных живых тканей соответствующей зоны стебля. Поэтому «по длине стебля клетки ткани могут обладать различными, в смысле стадийности, качествами. Разные участки ткани стебля могут находиться на разных стадиях развития. Ткани нижней части стебля обладают более молодой стадией развития, чем вышележащие участки... Чем ниже по главному стеблю срезать плодовое дерево, выросшее из семени,... тем моложе в смысле стадии будут новые побеги, тем больше лет потребуется, пока эти побеги приступят к плодоношению» (Лысенко). Иными словами, наиболее стадийно молодые части стебля находятся в его основании, наиболее стадийно старые — на верхушке; последние быстрее и зацветают (если считать срок от распускания почки до появления цветка на данном побеге).

Следует иметь также в виду, что стадийные изменения необратимы, т. е. обратного хода не имеют; это должно быть ясно из общего закона развития.

Отметим также, что недояровизированные растения всегда можно дояровизировать. Выше указывалось, что растение может пройти стадию яровизации (а иногда вслед за ней и световую стадию) при начале прорастания семени (когда зародыш чуть тронется в рост). Если искусственно задержать дальнейший рост зародыша, создав в то же время благоприятные условия для прохождения стадии яровизации, то все качественные изменения в клетках конуса нарастания, характерные для этой стадии развития, по истечении известного времени полностью закончатся.

Соответственно этому Лысенко предложил и самый технический метод предпосевной обработки семян, при которой зародыш ещё в семени проходит одну из стадий своего развития, назвать я р о в и з а ц и е й. Яровизированное зерно по внешнему виду ничем не отличается от неяровизированного, но при высеве в поле обнаруживает резкие различия по сравнению с неяровизированным материалом. Таким образом, яровизировать семена можно в лабораторной обстановке и даже просто на открытых площадках.

Теория стадийного развития является крупнейшим достижением физиологии растений за последнюю четверть века. Помимо ее универсального общебиологического значения, она проверена в широкой практике растениеводства. Многочисленные исследователи применяют эту теорию на разнообразных культурных растениях (хлебные злаки, бобовые, картофель и мн. др.). Так, например, легко понять, что клубни картофеля являются стадийно молодыми образованиями, ибо столоны появляются из пазух видоизменённых листьев в самой нижней части стебля.

Применение яровизации озимых и яровых пшениц еще в довоенное время носило массовый характер. В 1936 г. было засеяно 4 900 тыс. *га* яровизированными семенами. Было установлено, что яровизация не только сокращает сроки вегетации, но и увеличивает урожайность в среднем на 1 *ц* и более с гектара. Другим блестящим практическим подтверждением теории стадийного развития являются предложенные Лысенко летние посадки картофеля на юге, где до этого предложения культура картофеля не удавалась. Неудачи объясняли «вырождением посадочного материала», вирусными болезнями и пр. Лысенко же показал, что столоны, из которых развиваются клубни, хотя сами по себе являются стадийно молодыми, но, попадая в условия повышенных температур, которые имеют место после обычного весеннего посева, быстро дряхлеют и образуют клубни уже стадийно старые, вырождающиеся. Если же сажать картофель на юге летом, то формирование клубней приходится на осень, когда температуры понижены, благодаря чему клубни остаются стадийно молодыми, обеспечивая хорошие урожаи и здоровое потомство.

Теорией стадийного развития Лысенко мы заключаем главу о вегетативных органах, так как эта теория является обоснованием онтогенеза растения, объяснением его жизненного цикла и выявлением основ управления растением.

Глава четвертая

СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Размножение как одно из основных свойств живых организмов. Наряду с питанием, дыханием, развитием, ростом и раздражимостью, размножение составляет основное свойство плазмы, свойство клетки и её органоидов.

Вегетативное размножение проявляется в способности растения восстанавливать весь организм из какой-либо части его, например, из отрезков побега, корня, из целого листа или части его, из кусочка живой ткани. Эта способность растения восстанавливать целое растение из какой-либо части его носит название регенерации, или реституции. Нет ничего невозможного в восстановлении всего растения даже из одной вегетативной клетки его.

Бесполое размножение заключается в образовании спор или зооспор, возникающих в особых органах растения, называемых спорангиями или, соответственно, зооспорангиями. Спора или зооспора представляет собой одиночную клетку, выполненную протопластом, в котором обычно бывает одно ядро, но может быть два или много.

Зооспора отличается от споры тем, что она подвижна, так как обладает одним или несколькими выростами цитоплазмы. Зооспоры свойственны водорослям и некоторым грибам, размножающимся в воде (для чего и нужны жгутики). Споры образуются преимущественно у наземных растений; они не обладают способностью к активному передвижению, поэтому пассивно переносятся ветром, водой, животными и пр. Споры свойственны большинству низших и всем высшим растениям.

У большинства растений споры образуются, как правило, на определённом этапе индивидуального развития организма. Отделившись от произведшего их растения и попав в благоприятные условия, споры прорастают в новый организм.

В основе полового размножения лежит разделение единого организма или единого вида на две физиологические категории, на два пола — мужской и женский, с соответствующими органами. Такое разделение приводит в огромном большинстве случаев (но не всегда) к тому, что новый организм может возникнуть лишь при условии соединения мужской и женской половых клеток (гамет) в одно целое (зиготу).

Строго говоря, размножения при этом не происходит, так как из зиготы большей частью получается только один организм, поэтому правильнее называть этот процесс половым воспроизведением.

Многие низшие растения имеют только бесполое размножение и не имеют полового воспроизведения. У большинства бактерий нет и бесполого размножения, поскольку у каждого индивидуума образуется только одна спора, размножаются же такие бактерии простым дроблением на половинки. Некоторые водоросли имеют только вегетативное и половое размножение и не имеют бесполого. У большинства же растений существуют все три указанных способа размножения, причём у высших и многих низших растений бесполое и половое

размножения следуют друг за другом с правильной последовательностью, давая так называемое чередование поколений, при котором на одном поколении (бесполом) образуются споры, а на другом (половом) — гаметы. Вегетативное размножение обычно не приурочено к какому-либо этапу развития.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Вегетативное размножение у дикорастущих растений имеет настолько широкое распространение, что многие из них этим путём преимущественно и размножаются. Издавна этот способ широко применяется в плодоводстве при разведении всех плодовых и ягодных растений; в овощеводстве, где применяется размножение луковицами, клубнями; в полеводстве при культуре картофеля, топинамбура, герани и пр.; широкое применение вегетативного размножения существует в лесоводстве, цветоводстве и пр.

У цветковых растений вегетативное размножение очень разнообразно. Новые почки, а из них побеги, возникают на различных органах растения — на корнях, стеблях, листьях, частях цветка и плода.

Некоторые растения отчленяют от себя части, которые становятся самостоятельными организмами. Такой способ напоминает почкование у кишечнополостных животных (гидр и пр.). Это наблюдается у дрожжевых грибов, базидиальных и др. Можно также отделить у элодеи частицу растения, и, оставив в воде, наблюдать самостоятельное развитие этой части. Таким же способом размножаются наши прудовые и озёрные ряски. Отчленением стеблевых частей размножаются многие опунции, кактусы, виды из семейства толстянковых (виды Sempervivum).

Размножение отводками, порослью, луковицами, клубнями, корневищами. Растения могут размножаться отводками, т. е. частями органов, причём связь этих частей с материнским растением поддерживается до того времени, пока они смогут самостоятельно питаться.

В естественном состоянии низкорасположенные ветви какого-либо дерева или кустарника, лёжа частично на земле, часто укореняются и дают побеги (пихта, скумпия, рододендроны, дикие формы винограда и др.). В культуре этот способ широко применяется для размножения винограда, ореха, орешника, смородины, сливы и других лиственных, а также хвойных пород.

При размножении отводками ветвь растения изгибают дугообразно, вогнутую часть погружают в приготовленную канавку, пришпиливают её и засыпают влажной почвой так, чтобы конец ветви остался незасыпанным над поверхностью почвы; при этом полезно делать надрезы коры под почками. Укоренение идёт лучше не у старых ветвей, а у одно-двухлетних побегов. Почва должна быть рыхлой, всегда увлажнённой и незасорённой. Через 2—3 месяца (к осени) у отводков развиваются в узлах корневые системы, и тогда можно постепенно, в 2—3 приёма, отделить побеги от материнского растения.

Отводки можно и не закапывать, а радиусами расстелить и пришпилить на выровненной поверхности почвы. В таком виде они остаются, пока из почек не вырастут побеги. После этого расстелённые ветви засыпают рыхлой почвой для укоренения. Этот способ даёт большое число растений от отводка.

Существует также искусственное и естественное размножение плетями или усами. Таким путём отлично укореняются и размножаются земляника, ежевика, батат, многие дикие растения, как лютик ползучий, портулак огородный, будра и пр.

Размножение корневыми отпрысками очень распространено в природе у дикорастущих растений и используется в практике лесоводства. Таким путём размножаются многие лиственные и хвойные деревья, многие травы. К числу их принадлежат айва, рябина, тёрн, маслина, роза, сирень, осина,

боярышник, ольха, белая лжеакация, бук, камфорный лавр, тау-сагыз, хрен, сорные растения, как осот полевой и др. При поранении корневой системы образуется множество придаточных почек, и появляется значительное число побегов у яблони, груши, черешни и др. Потребляя запасы органических веществ, отложенные в корнях материнского растения, побеги растут очень интенсивно и быстро; перехватывая пищу у старых стеблей, они замедляют их рост. Нарочитым нанесением ран корням (мотыгами и т. п.) можно вызвать усиленное образование корневых отпрысков. К раневым участкам притекают пластические вещества. Пересаживать отпрыски надо с частью материнского корня.

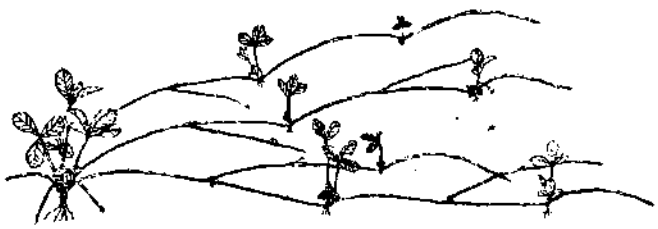


Рис. 157. Земляника, размножающаяся «усами».

Поросль может возникать не только корневая, но и пнёвая. Это имеет место, например, после рубки леса или после гибели кроны дерева от других причин. В основании сохранившегося пня из придаточных почек коры возникает мощная поросль. Побеги могут возникнуть также из каллюса (наплыва), образовавшегося на поверхности среза и дающего начало придаточным почкам.

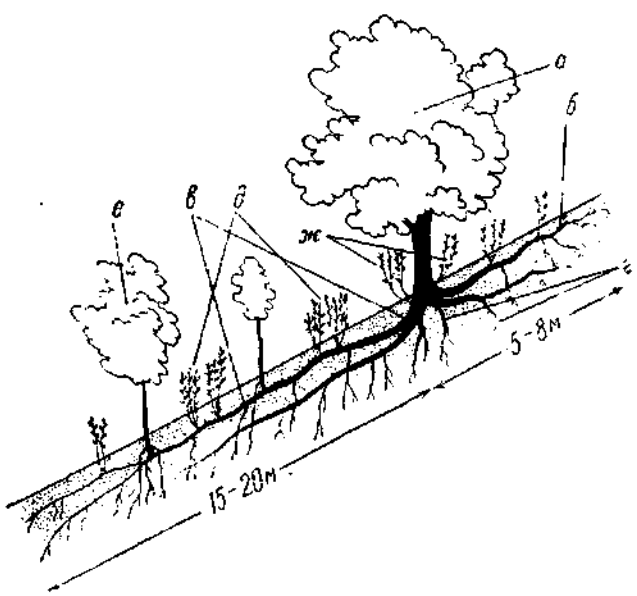


Рис. 158. Естественное размножение среднеазиатской дикой горной яблони (Malus Sieversii) корневыми отпрысками (по Федорову):

а — материнское дерево; *б*, *в* — горизонтальные корни, растущие вверх и вниз по склону; *г* — глубинные корни; *д* — корневые отпрыски; *е* — молодые деревья от корневых отпрысков; *ж* — волчки у основания ствола материнского дерева.

Именно пнёвой и корневой порослью возобновляются насаждения срубленного леса. Поросль даёт возможность спасти ценный сорт плодового или декоративного дерева, если крона зимой отмёрзла.

Пнёвая, особенно корневая, поросль после удаления кроны характеризуется буйным ростом побегов и очень крупными листьями, так как сохранившаяся корневая система обеспечивает поросль обильным питанием. По сравнению с семенными, порослевые побеги превышают их темпами роста и размерами в несколько десятков раз. В 2—3 года такие побеги дают мощную декоративную зелень и могут использоваться в этих целях. Сложные листья у таких побегов иногда достигают более 1 *м* длины (айлант). В декоративных целях особенно рекомендуется для южных районов поросль айланта, тюльпанового дерева, катальпы, гледичии, платана, пестролистного клёна и др. Бурный рост поросли, однако, из года в год замедляется. В практике же предпочитают иметь дело с де-

ревьями, выросшими от семян или из черенков. Выносливость и долголетие дерева, технические качества его древесины и т. п. выше у деревьев, выросших из семян, а не из поросли.

В природе и практике растениеводства распространено размножение луковицами, клубнями, корневыми клубнями, корневищами и т. п. Так, например, лук, тюльпан, лилия, гиацинт размножаются луковицами; картофель, топинамбур — клубнями; батат — корневыми клубнями; многочисленные растения — корневищами.

Георгина образует утолщённые боковые корни, которые неправильно называют клубнями. Такой «клубень» может дать только корни, но не побеги. Чтобы получить побеги, необходимо иметь «клубни» георгины с частью корневой шейки и основания стебля. В этом случае «клубень» даже не является необходимым, так как корни можно получить и без него. Картофель ныне размножают не только целыми клубнями, но и половинками, четвертушками. Лысенко предложил размножать картофель срезанными верхушками клубней с целью использования остальной части клубня в пищу. Якушкин предложил размножать вырезанными из клубня глазками (т. е. пазушными почками), срезанными верхушками стеблей. Можно размножать даже маленькими, вырезанными из внутренней части клубня, но обработанными при этом ростовыми веществами, частицами (см. ниже). Размножая частями клубня, следует разрезать клубень тангентально, а не радиально, так как в первом случае перидерма образуется быстрее.

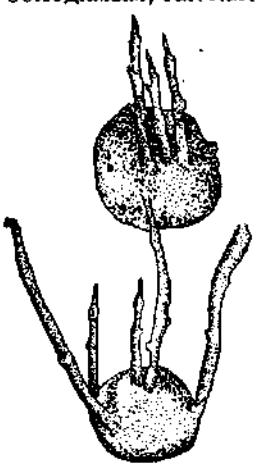


Рис. 159. Вегетативное размножение картофеля клубнями (появление побегов из «глазков» клубня).

Размножение корневищами имеет место у дикорастущих многолетних растений, особенно травянистых, в культуре же применяется реже. Так, корневищами размножают ирис, ревень, ландыш, мяту, спаржу, бамбук и др.

Из сорных растений быстро размножаются корневищами гумай (Sorghum halepense), сахалинская гречиха (Polygonum sachalinense), бермудская трава или свинорой (Cynodon dactylon), пырей ползучий и пырей-стрец, горчак и др. Можно также размножать частями побега (всхода, корнеплода и т. д.), разрезая их вдоль оси, а если имеется только одна верхушечная почка, то разрез надо вести через середину её оси.

Размножение черенками. Исключительное значение в практике имеет размножение черенками. Черенком называется искусственно отделённый небольшой побег или отрезок иного органа, взятый с целью укоренения его. Выше отмечалось, что части различных органов растения в природных условиях обладают способностью регенерации в новые растения. Как способ искусственного размножения, он ныне широко распространился.

Развитие побегового (стеблевого) черенка в самостоятельное растение подчинено явлению полярности растения. Новые побеги образуются всегда только на морфологически верхней части побега, а корни, наоборот, на противоположном конце, т. е. на морфологически нижнем. Это касается как растения в целом, так и частей любого побега; при этом положение побега в пространстве не имеет, повидимому, влияния на полярность.

Практически полярность подсказывает, что нижний конец черенка является корнеродным, а верхний — побегообразующим. Существует, однако, некоторое число опытов, которые показывают, что с возрастом побега полярность значительно ослабляется, и корни могут появляться на морфологически верхнем конце побега. Кроме того, при отборе черенков необходимо учитывать их стадийность.

Если создать для посаженного в почву черенка благоприятные условия тепла, влажности, притенения, он, спустя некоторое время, укореняется, а из надземных почек черенка появляются побеги. Отрезки стебля многих деревьев легко укореняются, и многим известно, что осиновые или ивовые колья, заготовляемые для устройства заборов, самоукореняются, будучи врытыми в почву.

Черенки бывают стеблевые, листовые и корневые.

Наибольшее применение имеют стеблевые черенки. Их разделяют на зимние (безлистные) и летние (с листьями, зелёные).

Размножение зимними черенками основано на способности зелёных, ещё вегетирующих, побегов у кустарниковых и древесных растений образовывать к концу вегетационного периода так называемые корневые зачатки, состоящие из групп клеток вторичной меристемы, локализующихся на стыках сердцевинных лучей с камбием. Наружные концы таких сердцевинных лучей близко подходят к чечевичкам, чем обеспечивается газообмен. Имеет значение при этом открытость чечевички. Эти корневые зачатки закладываются во вторичной коре вдоль оси побега неравномерно, а именно, их много в нижней части побега и число их убывает к верхушке. Из этих участков меристемы образуются придаточные корни.

Для снятия зимних черенков служат обычно одно-, двух- и трёхлетние побеги; у двух-трёхлетних побегов корневых зачатков образуется больше, однако в практике берут побеги данного года. Срезают побеги в их основании, и после того, как они вступили в период зимнего покоя, т. е. после полного листопада. Длина черенка предпочтительна размером 20—30 *см*. Хранят зимой черенки в песке, укладывают их основанием кверху и наклонно. Весной высаживают в гряды.

С летними (или зелёными) черенками дело обстоит несколько иначе. Они нарезаются, когда стебли уже олиственны (см. дальше). На поверхности свежего среза образуется раневая плёнка. Под этой плёнкой начинается энергичное деление клеток; образуется пробковый камбий. Вскоре возникает кольцеобразная опухоль, так называемый каллюс. Каллюс (т. е. наплыв) представляет собой новообразование на поверхности ранения, возникающее (для заживления ранения) путём роста и деления живых клеток обнажённых тканей. В этом первичном каллюсе часто возникает свой камбий, который начинает откладывать элементы флоэмы и ксилемы. Каллюс образуется также при прививках. Нередко в каллюсе закладываются придаточные почки, которые прорывают его и дают начало побегам. Из каллюса могут появляться также придаточные корни. В появлении каллюса могут принимать участие камбий, перицикл, вторичная кора, сердцевинные лучи, древесинная паренхима и сердцевина.

Обыкновенно при размножении зимними черенками стремятся вызвать образование каллюса только на нижнем конце черенка, из которого появляются корни. Побеги же вырастают из пазушных почек черенка.

Посадка летних черенков должна производиться в парнички, специально устроенные внутри теплицы, для того чтобы черенки находились в условиях тепла и высокой влажности воздуха. Последнее необходимо для уменьшения испарения черенков, которые, не имея ещё корней, не в состоянии возмещать потерю воды через испарение. Для резки черенков выбирают побеги текущего года. Черенок должен иметь одно-два междоузлия, конечно, с почкой, и длину 3—4 *см*. Срезы делаются косые, под углом приблизительно 45°. Нижний срез производится над самым стеблевым узлом, так как в основании междоузлия возникает больше корневых зачатков. Листовые пластинки обыкновенно срезают до половины их длины ещё на неудалённом побеге, за 1—2 дня до использования его на черенок. Совсем удалять листья не следует, так как в зелёном черенке мало запасных веществ, и поэтому необходима ассимиляционная по-

верхность. Частичное удаление пластинки имеет целью уменьшить испаряющую поверхность.

Некоторые авторы считают, что укорочение пластинки листа является излишним, так как в случае нужды растения сами освобождаются от листьев. Эту операцию надо ставить в связь с величиной листьев и длиной черенка. Крупные листья, конечно, необходимо укорачивать.

Вегетативному размножению в растениеводстве пришла на помощь прикладная химия широко развернувшимся синтезом ростовых веществ. Первые опыты с гетероауксином, который представлял собой ещё фитогормон, извлечённый из плесневых грибов, показали, что черенки растений, подвергнутые воздействию водного раствора натурального гетероауксина, образуют корни очень быстро и в большом количестве. Гетероауксин был вскоре синтезирован и ныне известен под названием бэта-индолил-уксусной кислоты. В дальнейшем синтез ростовых веществ широко развернулся, и теперь ботаника и растениеводство широко используют обширную группу ростовых веществ: индолил-масляную, индолил-пропионовую, альфа-нафтил-уксусную, три-иод-бензойную и другие кислоты.

Все эти ростовые вещества по своей химической природе чужды всем высшим растениям, и только гетероауксин встречается у растений. Но эти вещества в сильнейшей степени активизируют живые ткани растений к образованию придаточных корней и побегов. Указанные ростовые вещества применяются в виде водных растворов, в виде пудры (смесь кристаллического порошка данного вещества с тальком), либо в массе из ланолиновой пасты. Черенки погружают в водные растворы весьма малой концентрации этих веществ на срок от 2 до 48 час. (в зависимости от вида растения, типа черенка, температуры и пр.), после чего ополаскивают водой и сажают в песок.

Применение ростовых веществ привело к тому, что ныне уже почти неизвестны виды цветковых и хвойных растений, черенки которых не укоренялись бы. Укоренение черенков зависит также от влажности субстрата, кислотности среды и прочих условий.

Листовой черенок представляет собой удалённый с какого-либо растения лист; если лист черешковый, то его удаляют вместе с черешком. Способностью образовывать побеги и корни обладают листья разных видов растений в неодинаковой степени. Из 1 204 видов, подвергшихся испытанию, 501 давали только корни, 25 — только побеги и 289 — и побеги и корни. Остальные вообще не давали ни того, ни другого.

Помимо листьев, к регенерации способны прилистники, семядоли, листовые чешуйки, плодолистики и плоды, но ни тычинки, ни лепестки венчика к этому не способны.

У листовых черенков гораздо более выражена тенденция к образованию корней, чем к образованию побега. Нормальные побеги на листьях появляются эндогенно из мезофилла листа или экзогенно первоначально от клеток кожицы на нижней стороне листа, с постепенным распространением деления клеток на мезофилл. Применяется размножение листьями преимущественно в цветоводстве, где таким способом размножают бегонии, колеусы, гиацинты, некоторые лилии, глоксинии и др.

Естественное размножение листьями в высшей степени свойственно видам бриофиллума, и у некоторых из них оно является основным способом размножения. Листья опадают у них ещё зелёными и укореняются на почве. У этих видов многочисленные почки можно наблюдать (в условиях оранжереи) на не удалённых с растения листьях. Все почки при этом локализуются в небольших выемках листа (Рис. 160).

При размножении листовыми черенками их кладут нижней стороной листовой пластинки на влажный песок в тепличном парничке; сверху также наносится на часть пластинки влажный песок. Черешок может не соприкасаться с почвой. При этом на нижней стороне пластинки делаются лёгкие надрезы крупных жилок в местах их расхождения, для того чтобы приостановить отток пластических веществ, локализовав их у надреза. Можно, однако, сажать

в песок лист его основанием (концом черешка или основанием пластинки, если лист сидячий). Если лист посажен плашмя, то обычно сперва начинают делиться клетки эпидермиса нижней стороны, затем деление охватывает клетки мезофилла и верхнего эпидермиса. На верхней стороне листа возникают придаточные почки, а на нижней — придаточные корни. Эти почки с корнями и дают начало побегам. У лилии и гиацинта эти побеги являются луковичками.

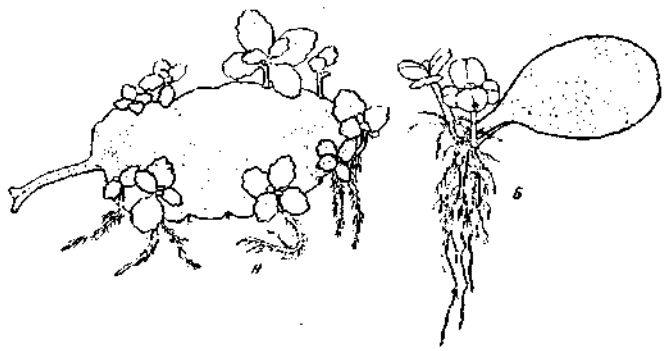


Рис. 160. Размножение листьями

А — лист бриофиллума (Bryophyllum) с придаточными почками и корнями в выемках между зубцами пластинки; *Б*— лист толстянки (Crassula) с придаточными почками и корнями в основании черешка.

Корневые черенки представляют собой отрезки корней. На таких отрезках закладываются придаточные почки. Таким способом можно размножать большое число растений, особенно в тех случаях, когда стеблевые черенки укореняются плохо.

Лысенко вводит в практику размножение кок-сагыза мелкими опробковевшими кусочками корня, которые могут высеваться сеялкой. У кок-сагыза каллюс образуется только из камбия. Отлично размножается отрезками корней цикорий. Корневыми черенками размножаются вишня, слива, орешник, ирга, некоторые яблони, малина, финиковая пальма, камфорный лавр, бересклет, люцерна, тау-сагыз, роза, флокс, молочай и многие другие растения.

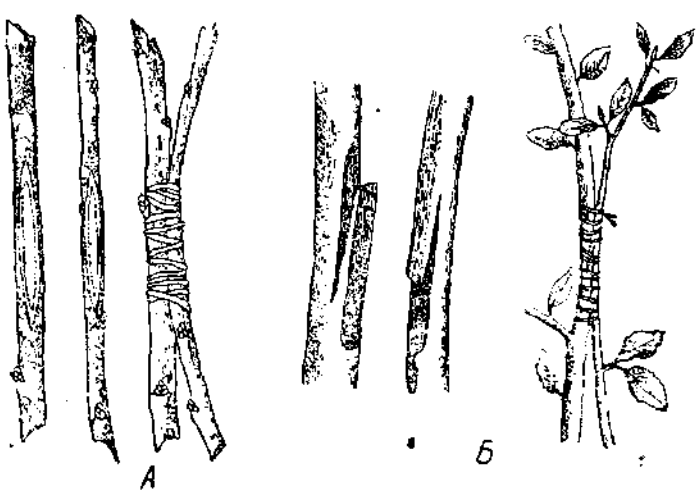


Рис. 161. Прививка сближением

А — в прикладку; *Б* — «язычком».

Лучшие результаты дают 1—3-летние сеянцы, у которых срезают черенки с боковых корней первого порядка, расположенных недалеко от поверхности почвы (это не касается кок-сагыза).

Заготовку черенков лучше производить осенью с последующим хранением в песке и ранней весенней высадкой, в наклонном или вертикальном положении, в тепличные парники. Заделка должна быть мелкой. Черенки должны быть длинные, 10—20 *см*, так как от них получаются более высокие побеги (также кроме кок-сагыза).

Придаточные почки у высаженных черенков закладываются в пробковом камбии или в обычном камбии.

Прививки (трансплантация) и методы их применения. Этот метод заключается в том, что одно растение, чаще в виде черенка или почки, сра-

щивают с другим растением, сидящим корнями в почве. Делается это с целью использования корней какого-либо растения как питательной системы, обладающей при этом мощностью, неприхотливостью к почве (например, способностью расти на засолённых землях, или в сыром грунте, или на скалах и т. п.), морозостойкостью, устойчивостью к болезням и вредителям, и т. п.

При сращивании двух объектов черенок называется привоем, а растение с корнем называется подвоем. Таким образом, привой прививается на подвой.

Успех прививки заключается в полноценном сращивании привоя с подвоем.

Существуют разные способы прививки:

а) Сближение, или аблактировка. Выбираются побеги для сращивания на двух разных растениях, произрастающих рядом (например, в одном горшке или рядом в питомнике). На обоих побегах удаляют ленто-

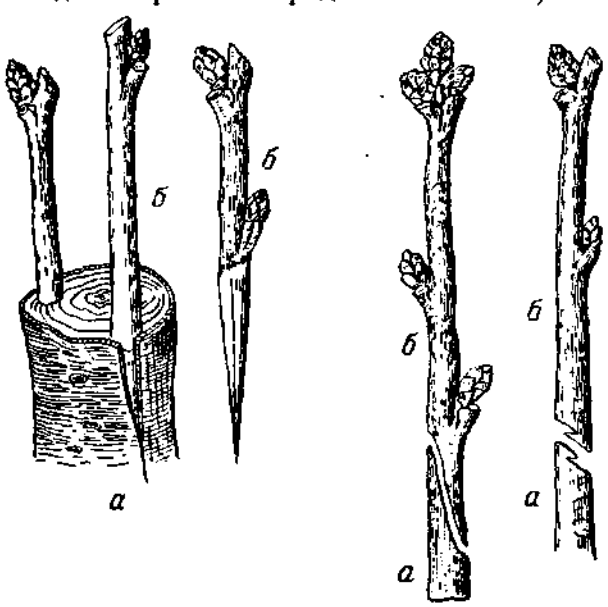


Рис. 162. Способы прививки.
Копулировкой: *а* — подвой; *б* — привой.

образные, одинаковые по длине и ширине, полоски коры. На противоположной к вырезке стороне побега, который желают сделать привоем, должна находиться почка. Побеги тотчас же смыкают друг с другом срезами и плотно обвязывают чистым мочалом, оставив открытой почку на противоположной стороне. В таком состоянии растения оставляют на всё лето и зиму, не ослабляя повязки. Обнажённые ткани срастаются, и между проводящими системами обоих растений устанавливается связь. Перевязка снимается только на следующий год, но перед этим побег, который хотят сделать привоем, более или менее глубоко надрезается ниже места прививки, чтобы он не сразу утратил связь со своим корнем. Спустя некоторое время побег отделяется нацело от материнского растения; удаляется также верхушка его над перевязкой с тем, чтобы в рост двинулась почка на противоположной месту срастания стороне. Она теперь питается уже от корневой системы подвоя. Повязка снимается, и привой получает воду и минеральные вещества от подвоя, снабжая его, в свою очередь, своими ассимилятами.

Очень удобно и эффективно сближение язычком. Таким способом отлично срастаются дубы, буки, жимолость и многие другие древесные и кустарниковые растения.

б) Прививка черенком (копулировка). Привоем является черенок. Последний выбирается из однолетних побегов с несколькими почками или даже в стадии всхода. Верхний конец черенка может оставаться или же удаляется таким образом, что срез производится непосредственно над почкой. Нижний конец черенка срезается быстро, в один приём, ко́со, острым лезвием. Косой срез делается для увеличения площади срастания. Направление среза имеет большое значение для каллюсообразования. Полярность проявляется и здесь: каллюс скорее образуется на самом нижнем сегменте

среза. Слишком косой срез даёт иногда отрицательные последствия (например, у винограда). Предпочтительны нередко короткие косые срезы, так как каллюс в этом случае облекает муфтой всю окружность побега. Но иногда, наоборот, лучшие результаты получаются от слишком косых срезов.

При копулировке привой и подвой подбирают сходственной толщины, так, чтобы срезы их совпадали. На подвое, следовательно, производится такой же косой срез, как и на нижнем конце привоя. Срезы делают в соседстве с почками. Приладив привой к подвою, обвязывают место прививки очень тщательно. Применяют ещё замазывание щели садовым варом.

Так как гладкие плоскости среза не обеспечивают надёжной прочности, делаются нередко фигурные срезы: с язычками, седлом и т. п.

Прививка в расщеп и полурасщеп, прививка «седлом» применяются обычно в тех случаях, когда толщина привоя и подвоя не соответствует друг другу. В расщеп удобно прививать не только древесные породы, но и травянистые. За последние годы прививки в стадии сеянцев древесных пород дали значительные успехи. Ещё более разительные успехи дают прививки травянистых растений в первой фазе развития, когда ткани ещё нежные и сочные. Применяются двух-трёхъярусные прививки, и более, когда привои оказываются на других привоях (вставочные прививки). Прививают даже листья с кусочками стебля. Лысенко и его многочисленные сотрудники широко применяют разнообразные варианты прививок травянистых растений с целью получения вегетативных гибридов.

Рис. 163. Томат, привитый в верхушку томатного дерева (Cyphomandra betacea).

Прививка под кору у древесных растений возможна лишь весной, когда вследствие усиленной деятельности камбия, откладывающего тонкостенные элементы, кора легко отделяется от древесины. При этом способе на подвое производят горизонтальный срез под стеблевым узлом на междоузлии. Затем надрезают кору в вертикальном направлении от среза книзу, и осторожно руками отворачивают края коры. Привой берётся в виде черенка с 3—4 междоузлиями; на нижнем междоузлии вырезается язычок в виде полуконуса, как это показано на рис. 162. Затем черенок вставляют под кору подвоя, выпуклой стороной язычка кнаружи, и, прижимая его отворотами коры, обвязывают прививку.

в) Окулировка. Окулировка заключается в приращивании к подвою не черенка, а почки с кусочком древесины. Это называется прививкой глазком. На коре подвоя делается Т-образный надрез, края коры осторожно отгибаются от древесины и за кору вставляется глазок, т. е. почка с так называемым щитком (куском древесины), предварительно вырезанная из желаемого побега. Форма щитка должна быть пригнана к надрезу в подвое. Вставив глазок за кору подвоя, прижимают его отворотами коры и обвязывают прививку (рис. 164).

Окулировку производят летом и весной. Повязку снимают на следующий год. Во время роста повязку надо осторожно ослаблять. Летом производят окулировку спящей почкой, которая в год прививки срастается, а весной трогается в рост. Окулируют в нижней части растения, чтобы прививка зимой была защищена снегом и даже окучена почвой.

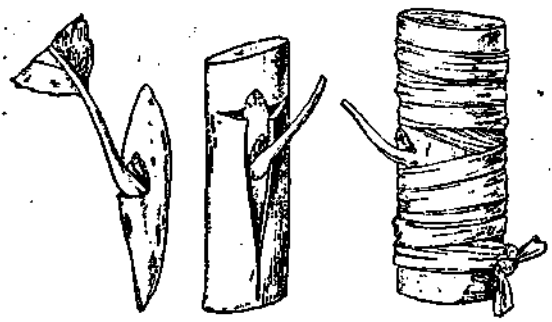


Рис. 164. Прививка спящей почкой («глазком»).

Сращение привоя с подвоем сопровождается, прежде всего, образованием изолирующей прослойки между ними. Она окрашивается обыкновенно в буроватый цвет. Эта прослойка некоторое время препятствует срастанию. Если при прививке остались щели между привоем и подвоем, они зарастают каллюсом. Спустя некоторое время, вследствие клеточного деления, в обоих компонентах прослойка рассасывается, и устанавливается связь между ними. Успех обеспечивается, если камбии срослись. Оболочки клеток привоя и подвоя смыкаются, спаиваются межклеточным веществом, образуются поры, а также отверстия для плазмодесм, и, наконец, плазмы соединяются плазмодесмами. Проводящая ткань в месте срастания часто образует извилину или коленчато изгибается, так как компоненты не точно совпадают. Снаружи наплыв так и остаётся на всю дальнейшую жизнь прививки.

Рис. 165. Дыня, привитая на тыкву (работы Лебедевой под Москвой).

Результативность прививок зависит от технического навыка и особенно от родственной близости подвоя и привоя. Легко привить сорт на другой сорт, труднее — один вид на другой вид, ещё труднее — растение одного рода на растение другого рода, и, наконец, известны успешные, но пока малочисленные опыты прививки растений из разных семейств. Никому ещё не удалась прививка между двудольными и однодольными. В плодоводстве

успешно применяют межродовые прививки в семействе розанных: груши на айву, абрикоса на сливу и т. п.

Некоторые семейства выделяются тем, что все виды и роды этих семейств легко прививаются друг на друга. В семействе паслёновых такие разные роды или виды, как томат, картофель, перец, табак, физалис, паслён, дурман, скополия и др., легко прививаются один на другой и плодоносят нормально. Такие же результаты получаются в семействе тыквенных, где арбуз, тыква, дыня, огурец, люффа, трихозант и пр. также легко взаимно прививаются и плодоносят. Легко удаются прививки в семействе бобовых. Труднее прививаются растения с млечным соком, но Прокофьев достиг больших успехов в прививке наших корневых каучуконосов на другие виды и роды. Из межсемейственных прививок необходимо отметить прививку Мичуриным лимона

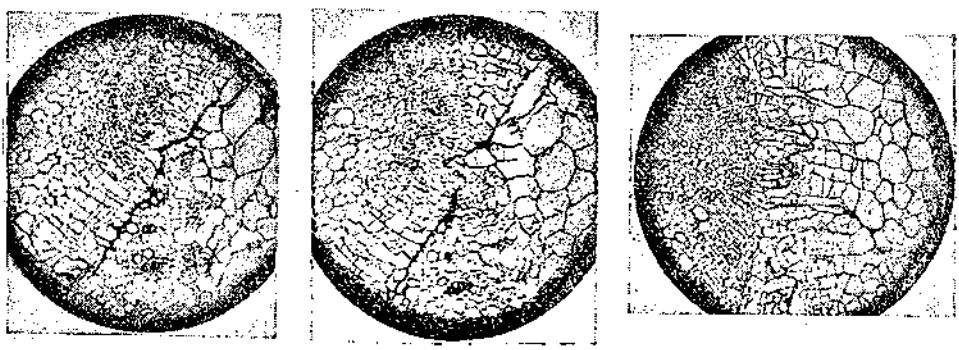


Рис. 166. Анатомия прививки: образование изолирующей прослойки при прививке зелёных растений, постепенное рассасывание, исчезновение прослойки с возникновением проводящей связи между привоем и подвоем.

на грушу, Гладковым — хризантемы на томат и на малину, полыни на томат, настурции на конский боб, циннии на табак и др.

Успеху отдалённых прививок препятствует эволюционный фактор, определяющий биохимическое различие плазм, как результат их исторического развития.

У однодольных растений прививки удаются в редких случаях вследствие отсутствия у них камбия. Только у видов семейства диоскорейных установлены открытые пучки. У видов семейства лилейных, с сочными стеблями, образование вторичной меристемы возможно за счёт паренхимной ткани. Известны, однако, успешные прививки среди злаков на узлы кущения.

Во всех отраслях растениеводства вегетативное размножение приобрело огромное значение. Ряд культурных растений размножается почти исключительно вегетативным способом. Таковы, например, картофель, батат, топинамбур, лук, все плодовые и ягодные растения, многие лесные породы, многие цветочные растения (роза, георгина, лилия, тюльпан, ирис, флокс, гвоздика, пеон и пр.), значительный ряд полевых растений, как мята, герань, валерьяна, кендырь, рами, лаванда, сахарный тростник, и др.

Широко распространено также размножение прививками. Очень часто (в подавляющем большинстве случаев) культурные сорта прививают на так называемые д и ч к и, т. е. на подвои из состава дикорастущих растений, как более выносливые во многих отношениях. Культурную сливу прививают на дикую; культурную маслину прививают на дикую; лимон и мандарин — на дикий трёхлисточковый лимон; розу — на шиповник и т. д. Виноградарство на земном шаре было спасено тем, что культурные лозы Vitis vinifera, сплошь

погибавшие на своих корнях от филлоксеры, стали прививать на дикие, устойчивые к филлоксере, виды (Vitis riparia и др.).

Кроме того, вегетативное размножение позволяет, при соблюдении специальных условий, сохранять какой-либо ценный сорт в относительной чистоте. Поэтому в плодоводстве гибриды первого поколения, которые полностью совмещают в себе свойства обоих родителей, нередко прививают на подвои, чтобы сохранить эти гибриды от расщепления.

Взаимовлияние подвоя и привоя. Учение Мичурина о менторе. Понятие о вегетативной гибридизации. В течение более чем 60 лет Мичурин занимался изучением биологии плодовых и ягодных растений, экспериментировал с ними в разных направлениях; богатый опыт позволил ему вскрыть общие закономерности развития растений. Ему удалось показать, что экспериментатор-биолог может изменять наследственные свойства организма в желаемом направлении, если он умело будет направлять индивидуальное развитие этого организма в определённую сторону. Одним из могущественных факторов изменения наследственных свойств являются прежде всего внешние условия. Наиболее подвержены воздействию внешних условий молодые растительные организмы. Мичурин установил закономерности направленного развития на прививках, на вегетативных и на половых гибридах (о половых гибридах см. стр. 320). Ему принадлежат самые долголетние наблюдения над прививками у древесных растений, и, следовательно, над многолетним взаимным воздействием привитых компонентов. Это позволило ему выяснить и практически использовать изменяющее влияние подвоя на наследственную природу привоя, и обратно.

И. В. Мичурин.

Мичурин считал, что это влияние резко проявляется в тех случаях, когда привоем является молодой, ещё не окрепший и не установившийся в своей природе сеянец, а подвоем служит мощное и здоровое, вполне сформировавшееся растение, которое может перестраивать природу молодого сеянца, но само уже не может быть перестроенным. «Несмотря на все отрицательные мнения иностранных исследователей, не признающих влияния подвоя, я, на

основании своих долголетних работ, буду категорически утверждать, что это влияние существует, и при выводке новых сортов плодовых растений с ним неизбежно приходится садоводу считаться» (Мичурин).

В другом месте Мичурин пишет: «Многих вводит в заблуждение то, что в старых сортах плодовых деревьев, при обычном их размножении прививкой, не замечается почти никакого изменения от влияния дикого подвоя. На основании этого многие предполагают, что и вообще подвой не может влиять на всякий, хотя бы и молодой привитой на него сорт. На самом же деле такой вывод крайне неверен, потому что в первом случае старый, с давно установившейся и окрепшей формой строения, сорт прививается к дикому, более молодому по сравнению с ним подвою, вследствие чего влияние последнего не в силах изменить его. Напротив, во втором случае всё слагается как раз наоборот; тут молодой сорт в самой ранней стадии своего развития попадает под сильное влияние старого дикого подвоя и, конечно, вследствие слабости вполне подчиняется, и почти целиком, в своём строении в сторону дичка. К сожалению, мы нигде не встретим в руководящих научных статьях по этому предмету русских или заграничных авторов должного указания в смысле вышеизложенного».

Столь же определённо Мичурин признавал и влияние привоя на подвой. В связи с этим Мичуриным было создано учение о ментороре (теория воспитания), которое он высказал следующим образом: «Ознакомлю читателей с новым, выработанным мною способом, дающим возможность, по желанию оригинатора, частично изменять свойства и качества молодых сеянцев плодовых деревьев, так сказать, воспитывать их в нужном нам направлении, усиливая и развивая хорошие качества и задерживая, а иногда и совершенно уничтожая, наклонности к развитию в них дурных, нежелательных свойств»... [1] «Способ этот заключается в следующем: предположим, у нас имеется хорошо развитый шести-, семилетний сеянец гибрид, не принёсший ещё плода, а нам известно, что если мы не примем принудительных мер, то первого плодоношения этого сеянца нам придётся ждать ещё лет десять, как это бывает у гибридов, в числе своих родителей имеющих сорта, вступающие в пору плодоношения иногда лишь на двадцатый год своего роста. Так вот, если мы посредством копулировки привьём к нижним ветвям кроны, ближе к их основанию, три-четыре черенка, взятых с плодоносящего дерева заведомо урожайного сорта, то наш сеянец, под влиянием привитого на него сорта-ментора, в следующие два года принесёт плоды, после чего черенки ментора необходимо удалить вырезкой, иначе влияние свойств привитого сорта может распространиться и на качества плодов гибрида, а затем это изменение в течение последующих лет может окончательно закрепиться в новом сорте, что, конечно, не всегда может быть желательным. Если же, наоборот, в сорте ментора есть такие качества, которые полезно было бы прибавить качествам плодов гибрида, то в таком случае привитые части оставляем развиваться и плодоносить в течение первых трёх-четырёх лет их плодоношения вместе с плодоношением гибрида. Такого срока вполне достаточно для фиксации в новом сорте внесённых ментором изменений. Мною произведено несколько проверочных опытов применения этого способа для ускорения начала плодоношения гибридных сеянцев, и во всех случаях получались хорошие результаты. Затем в трёх случаях я применял этот способ в целях улучшения качеств плодов гибрида, увеличения способности их зимней лёжки, лучшей окраски и большего содержания в их мякоти сахара, причём менторы были поставлены уже после первого года плодоношения гибридов. Наконец, в двух случаях с полным успехом способ был применён для увеличения выносливости нового сорта к морозам».

«Из всего вышесказанного мною в общем становится понятным, что применение способа подставки ментора не ограничивается одной целью ускорения

[1] И. В. Мичурин, Соч., т. I, 1948, стр. 312—313.

начала плодоношения. Очевидно, что этим способом можно воспользоваться и для многих других изменений качеств и свойств гибридных сортов, например, при желании увеличить плодородие, крупноту плодов, их более яркую окраску, способность более долгого сохранения в свежем виде в зимнее время, увеличения процентного содержания сахара в мякоти, увеличения выносливости дерева к морозам и т. п.».

В данном случае Мичурин коснулся только гибридных сеянцев. Но воспитывать можно и негибридные растения, лишь бы они находились на первой стадии развития.

Биохимические изменения у компонентов прививки установлены рядом исследователей, особенно советским учёным Шмуком. Прививая табак, содержащий никотин, на Nicotiana glauca, содержащий другой алкалоид, анабазин, Шмук показал, что последний не передвигается диффузно в привой, а синтезируется листьями самого привоя (табака). Прививая табак на ряд представителей семейства паслёновых, не содержащих никотина (паслён, дурман, томат и др.), он не обнаруживал в листьях табака никотина; эти же растения, взятые уже в качестве привоя, а не подвоя, посаженные на табак, т. е. на никотинное растение, сами стали синтезировать никотин. Повидимому, если корневая система подвоя содержит алкалоид, то привой, будучи сам по своей природе безалкалоидным, начинает синтезировать алкалоид подвоя. Решающая роль принадлежит корневой системе подвоя. В другой работе Шмук, прививая зародыш пшеницы на эндосперм зерновки ржи (путём склеивания их крахмальным клейстером), получал растение пшеницы, в зерновках которого появлялся углевод трифруктозан, свойственный эндосперму ржи, но чуждый эндосперму пшеницы. Фруктозан сохранялся и в последующем поколении пшеницы, выращенном уже без прививки.

Однако дело заключается не просто в биохимических изменениях компонентов прививки, а в возникновении вегетативных гибридов. Дарвин был первым, который описал вегетативные гибриды [1], посвятив им главу под названием «Гибриды, происходящие вследствие прививки». Наиболее интересны описания вегетативных гибридов картофеля. «М-р Тейлор, получивший несколько описаний таких случаев, когда клинообразные кусочки одной разновидности картофеля были привиты другой разновидности посредством вставления в картофелину, несмотря на свое недоверие к этому вопросу, произвёл двадцать четыре опыта, которые он подробно сообщил Обществу садоводства. Таким путём он вывел много разновидностей, из которых одни походили на привой, а другие — на подвой; третьи имели промежуточные признаки»... «некоторые клубни были круглы, другие имели форму почки или почки с розовыми глазками; были и пегие клубни, и клубни с красными и фиолетовыми крапинами всех форм и размеров».

Дарвин описывает в этой главе многие случаи получения вегетативных гибридов картофеля с промежуточными (относительно родителей) признаками в потомстве. «Мне кажется, что всякий, внимательно рассмотрев приведённый краткий очерк опытов, произведённых многими наблюдателями в различных странах, убедится, что при прививке двух разновидностей картофеля друг к другу различными способами могут получаться различные гибридные растения. Следует отметить, что некоторые из этих наблюдателей — научно образованные садоводы, а другие занимаются разведением картофеля в широких размерах; будучи первоначально настроены скептически, они вполне убедились в возможности и даже в лёгкости получения гибридов путём прививки» (Дарвин). В этой же главе Дарвин говорит о том, что прививочные гибриды мало отличаются от половых; что новые гибридные организмы можно получать не только через половые, но и через вегетативные клетки.

---

[1] Ч. Дарвин, Изменение животных и растений в домашнем состоянии. Соч., т. VII, стр. 280—288, изд. Лепковского.

Многочисленные опыты Мичурина по влиянию ментора завершались фактами вегетативной гибридизации, притом не случайными, а наперёд ожидаемыми. Он знал, что если привить старый культурный сорт на так называемый «дикий» подвой (дичок), то привой будет мало подвержен изменению от действия дичка, но зато семена из плодов привоя, точнее — зародыши новых организмов, находящиеся в начальной стадии индивидуального существования, сильно уклонятся в сторону подвоя. «В сущности, — говорил Мичурин, — мы получим вегетативные гибриды дикого подвоя с самой малой примесью свойств культурного сорта».

Мичуриным получены практически ценные вегетативные гибриды у плодовых растений, например, между сортами яблони («антоновка» и «скрижапель»); между черешней «белая Винклера» и вишней «владимирская»; между сортами груши («маликовка» и «сапежанка») и др. С теоретической стороны очень доказателен опыт Мичурина по получению яблони с грушеобразными плодами. Привив в крону сильно развитого трёхлетнего дичка груши почку сеянца яблони «антоновка полуторафунтовая», он получил на привое грушевидные плоды. Этот вегетативный гибрид получил название «ранет бергамотный».

Мичурин показал, что вегетативные гибриды возможны не только близкородственные, но и отдалённые.

«В начале лета прошлого, 1921, года, с предвзятым намерением произвести вегетативный гибрид, мною была сделана копулировка за кору двухлетнего сеянца садовой сливы черенком амигдалюс монголика (Amygdalus nana var. mongolica), в самой ранней стадии его развития после всхода из зерна, с тремя только листьями... Результат такого соединения не заставил себя ждать, весь наружный габитус побега амигдалюса под влиянием работы сливовых листьев на оставленных не срезанными побегах подвоя и его корневой системы резко изменился в сравнении с вновь отросшим побегом на срезанном сеянце, побег сделался толще, листовая пластина от большого расширения ближних к главному нерву частей изогнулась в ладьеобразную форму, острая и глубокая зазубренность листьев закруглилась, и глубина её значительно убавилась. Всё это, несомненно, показывает на возможность получения вегетативным путем гибридов не только между разновидностями одного и того же вида растений, но и между разными видами и даже родами их, чего половым путём во многих случаях достичь невозможно.

Вопрос о несомненной возможности вегетативных гибридов считаю достаточно исчерпанным...» (Соч., т. I, 1948, стр. 392).

Объяснение сущности явления вегетативной гибридизации даёт Лысенко [1]. В основу он кладёт физиологию обмена веществ между привоем и подвоем. При этом он отожествляет физиологическую природу вегетативной и половой гибридизации. При слиянии двух половых гамет происходит их обоюдная ассимиляция, в результате которой получается зигота, качественно отличная от каждой из гамет. О вегетативной гибридизации Лысенко пишет: «Что получится, если научиться питать (т. е. заставлять соответственно ассимилировать) клетки одного сорта растений готовыми пластическими веществами другого сорта, т. е. как бы сливать две породы растений в одну, как это происходит при слиянии половых клеток? Логически следует ожидать, что должны получиться новые клетки, обладающие новой породой. Другими словами, должен получиться вегетативный гибрид, обладающий в той или иной степени свойствами и первого и второго сортов. Принципиально эти гибриды, мне кажется, не должны отличаться от гибридов, получаемых половым путём. Именно так поняв суть мичуринских менторов, я предположил, что если заставить столоны одного сорта картофеля питаться пластическими веществами от

[1] Акад. Т. Д. Лысенко, Агробиология (сборник работ), изд. 4-е, 1948, стр. 273—275.

листьев другого сорта картофеля, то должны получиться гибридные клубни... Для этого путём прививки необходимо объединить два сорта картофеля в один организм»[1].

В другом месте Лысенко пишет: «...в результате прививок получаются направленные, адэкватные изменения, получаются растения, совмещающие признаки объединённых в прививке пород, т. е. настоящие гибриды. Наблюдаются и новообразования... Но всем известно, что и при половой гибридизации, помимо передачи потомкам признаков родительских форм, наблюдаются и новообразования»[2].

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Бесполое размножение состоит в образовании спор или зооспор. Спора прорастает в новое растение без предварительного слияния с какой-либо клеткой.

Типы спор. У бактерий на образование споры расходуется весь протопласт клетки; сжимаясь в комочек, он покрывается твёрдой оболочкой и превращается в спору. Прорастая, спора образует такую же бактериальную клетку, из которой она сама возникла. У бактерий, следовательно, спорообразование не связано с размножением, а имеет лишь приспособительное значение (для переживания неблагоприятных внешних условий).

Зооспоры водорослей возникают из всего протопласта у одноклеточных видов, а у многоклеточных — из протопластов некоторых клеток, которые в этом случае называются з о о с п о р а н г и я м и. Протопласт делится на несколько участков или частей. Образовавшиеся из них клетки, снабжённые жгутиками, и называются зооспорами. Оболочка зооспорангия, расслизняясь, образует отверстие. Зооспоры выходят в воду, как самостоятельные клетки, обладающие подвижностью. В течение некоторого времени зооспоры плавают, затем останавливаются, развивают плотную оболочку и потом прорастают в новую водоросль.

Зооспорангии и зооспоры образуются также у водных грибов.

У наземных грибов споры образуются в спорангиях и не имеют жгутиков, так как перенос их в природе совершается, главным образом, при помощи воздушных токов и ветра. Споры грибов имеют округлую, овальную или нитевидную форму.

У всех высших растений споры также образуются в спорангиях.

В частности, у цветковых растений споры перед образованием так называемой пыльцы образуются в спорангиях, которые носят название пыльцевых гнёзд, возникающих в пыльниках тычинок; споры другого рода и значения возникают в семяпочках.

Редукционное деление ядра. Перед образованием спор, как правило, имеет место редукционное деление ядра (мейоз, мейозис). Это деление у высших растений происходит в клетках специальной спорогенной ткани, которая составляет основное содержимое спорангия. Клетки спорогенной ткани являются материнскими клетками спор. Весь процесс мейозиса слагается из двух делений, быстро следующих одно за другим (рис. 167).

П е р в о е д е л е н и е состоит из нескольких фаз и начинается с п р о ф а з ы, которая здесь оказывается очень сложной и длительной.

В профазе появляются хромозомы, сперва рассеянные в массе цитоплазмы, а потом сближающиеся. Они постепенно укорачиваются, при этом утолщаются. В метафазе первого деления хромозомы располагаются по экватору, по обе

---

[1] «О положении в биологической науке». «Стенографический отчет сессии Всесоюзной Академии сельскохозяйственных наук им. Ленина, стр. 515, 1948.

[2] Там же.

стороны его в одинаковом числе; возникает веретено (ахроматиновые нити). В анафазе хромозомы расходятся к полюсам и между ними намечается разделяющая их новая клеточная оболочка. В каждой новой клетке осталось половинное число хромозом.

Второе деление начинается фактически прямо с метафазы. Появившиеся было оболочки дочерних ядер исчезают. Каждая из хромозом в дочерних клетках делится на две продольные половинки (как в митозе). В анафазе эти половинки хромозом расходятся (напомним, что в анафазе первого деления расходятся целые хромозомы, а в анафазе второго деления — половинки). Далее следует телофаза второго деления и образование тетрады (четвёрки) спор вследствие возникновения перегородок. Клетки постепенно округляются, покрываются оболочкой и разъединяются. Таким образом, каждая из материнских клеток спорогенной ткани даёт начало четырём спорам. Споры всегда гаплоидны, т. е. имеют половинное число хромозом.

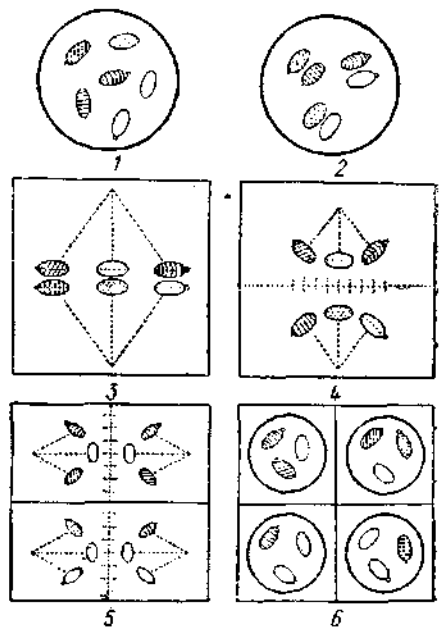


Рис. 167. Редукционное деление ядра (мейоз) (схема)

1 — обозначившиеся хромозомы; *2* — сближение хромозом в пары; *3* — метафаза первого деления; *4* — анафаза первого деления; *5* — метафаза второго деления; *6* — тетрада вкучатых редуцированных клеток.

Редукционное деление ядра у растений было открыто русским ботаником Беляевым. В 1894 г. он опубликовал свою первую работу об этом типе деления, назвав её «К познанию кариокинеза у растений». Главным объектом послужили материнские клетки пыльцы даурской лиственницы, а потом цветковых растений из семейства лилейных. В то время ещё не существовало термина «хромозомы» и Беляев называл их «хроматиновыми телами». Он в классическом стиле описал все фазы редукционного деления, иллюстрировав их отличными рисунками.

ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

Гаметы и зигота. Понятие о чередовании поколений. Сущность полового процесса заключается в том, что каждый вид растения образует на определённом этапе развития половые клетки (гаметы), мужские и женские, в результате слияния которых образуется зигота; последняя при своём прорастании даёт начало новому организму. Необходимо отметить, что редукционное деление ядра у некоторых видов растений имеет место перед образованием гамет, а не спор, и даже при прорастании зиготы (см. главу о водорослях).

До настоящего времени не существует удовлетворительного объяснения истории возникновения полового процесса.

Половое воспроизведение составляет фактор огромного значения в процессе эволюции.

Первые проявления полового процесса хорошо наблюдаются у водорослей, особенно у многоклеточных, где, наряду с зооспорангиями, образуются из некоторых клеток тела водоросли и так называемые гаметангии; в гаметангиях, вместо бесполых зооспор, из материнских клеток (спермагенных) путём деления возникают гаметы, половые клетки, морфологически обычно сходные между

собой. Как и зооспоры, они снабжены жгутиками и очень подвижны. Отличить здесь мужскую гамету от женской по внешним признакам в большинстве случаев невозможно. Они называются поэтому изогаметами. Однако в изогаметах уже проявляется разнополость, что видно иногда по их поведению. Выйдя из гаметангиев, гаметы обнаруживают стремление к слиянию. Внешне неотличимые, гаметы соединяются попарно в зиготу. Слиться могут гаметы из разных материнских клеток или обычно из разных особей. В результате слияния образуется клетка — зигота.

При изогамии, следовательно, пол если и обнаруживается, то ещё в примитивной форме.

Наряду с половым процессом, сохраняется и бесполое размножение. Одна и та же водоросль может образовывать и зооспорангии и гаметангии. У зелёной нитчатой водоросли улотрикс на одних нитях могут возникать двужгутиковые изогаметы и снабжённые четырьмя жгутиками зооспоры. Зооспора с гаметой слиться не могут.

Известны водоросли с одним только половым процессом, т. е. не образующие зооспор. Известно и обратное, т. е. отсутствие полового процесса при наличии одного бесполого. Но это — исключения.

У других водорослей гаметы отличаются друг от друга величиной. Женская гамета (♀) обыкновенно крупнее, и одновременно с увеличением объёма она начинает отставать в подвижности от мужской (♂). Объясняется это тем, что женская гамета прогрессирует в новом направлении — она становится ещё и накопителем питательных веществ для будущей зиготы. Мужские гаметы, наоборот, становятся меньше и подвижнее. Слияние таких различных по размерам гамет называется гетерогамией.

Гетерогамия хорошо выражена у зелёной водоросли эудорины. Гаметы её явно отличаются и по величине и по форме. Мужские гаметы меньше и подвижнее; женские крупнее, но подвижности ещё полностью не утратили и снабжены двумя жгутиками. Мужские гаметы в воде находят доступ к женским и сливаются с ними.

У более высокоорганизованных водорослей наблюдается так называемая оогамия, при которой женские гаметы велики по сравнению с мужскими и неподвижны, мужские стали весьма мелкими и очень подвижными. Женской гамете присваивается термин «яйцо», яйцеклетка. Она крупна, насыщена запасными веществами, лишена жгутиков, сама по себе неподвижна и пассивно переносится водой. Гаметангий, в котором образуются яйцеклетки, является ещё одноклеточным и носит название оогоний. Мужские гаметы в несколько тысяч раз меньше яйцеклетки, имеют жгутики и носят название сперматозоидов.

Гематангии, в которых образуются сперматозоиды, называются антеридиями. Сперматозоидов образуется множество, яйцеклеток, наоборот, очень мало.

Уже у многих водорослей хорошо выражено одно из основных явлений в растительном мире — чередование двух, большей частью разнородных, поколений в одном жизненном цикле: бесполого поколения, образующего споры (зооспоры), и полового поколения, образующего гаметы. Это явление красной нитью проходит по всем линиям эволюции высших растений. Перед образованием спор, как уже известно, происходит редукция числа хромозом в ядре, и споры всегда гаплоидны. Из таких спор вырастают гаплоидные растения (гаплобионты); все клетки гаплобионта имеют редуцированное число хромозом (*n*). Это растение является половым поколением и носит, поэтому, название гаметофита. На нём образуются гаметангии, но во время образования гамет редукции уже не происходит, гаметы образуются путём митоза из спермагенных клеток гаметангия и являются, конечно, гаплоидными. Когда затем совершается половой процесс, то при слиянии двух разнополых гамет образуется

диплоидная зигота (2 *n*). Гаплофаза, следовательно, закончилась, наступила диплофаза; из зиготы вырастает снова бесполое поколение, называемое спорофитом; все клетки его диплоидны, поэтому он именуется также диплобионтом. Чередование поколений, следовательно, сопровождается сменой ядерных фаз. Итак, при чередовании поколений одно из них является гаплоидным, заканчивается образованием гамет и называется гаметофитом (или половым поколением), а другое является диплоидным, заканчивается образованием спор и называется спорофитом (или бесполым поколением).

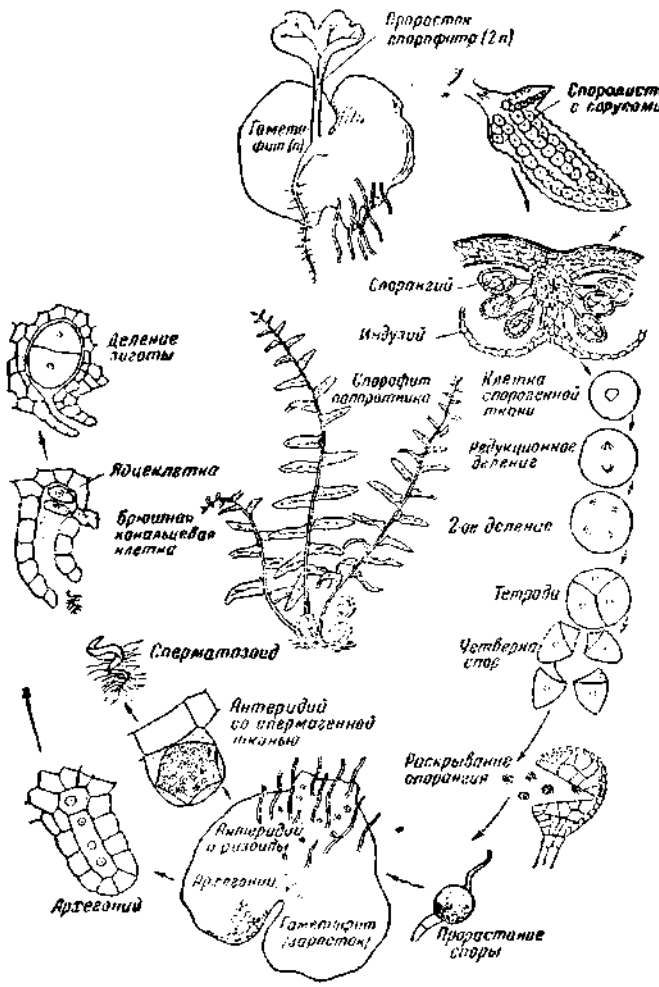


Рис. 168. Чередование поколений у одного из видов папоротника.

Примером может служить наш обыкновенный мужской папоротник. Многим известно это растение с крупными зелёными листьями и бурым корневищем. Оно является бесполым поколением, спорофитом. Все клетки его диплоидны. На нижней стороне его листьев возникают спорангии со спорогенной тканью; из каждой клетки спорогенной ткани путём редукционного деления образуются четыре споры (всех спор в спорангии получается много). Споры уже гаплоидны. Высыпаясь на почву, они через некоторое время прорастают. Из каждой споры развивается совершенно другое растение — маленькая зелёная пластиночка, не более 1 *см* в диаметре. Но это всё же самостоятельное растение, живущее очень краткое время и тесно прижимающееся к почве. Все клетки его гаплоидны. Это — половое поколение, т. е. гаметофит мужского папоротника. На нижней стороне этой пластиночки образуются мужские органы со сперматозоидами, и женские — с яйцеклетками. В результате оплодотворения из зиготы вырастает снова бесполое поколение (спорофит, см. подробнее на стр. 270). Таким образом, папоротник в своём жизненном цикле представлен двумя самостоятельными, но резко различающимися растениями: а) крупным спорофитом, на котором образуются споры, и б) очень мелким гаметофитом, на котором образуются гаметы.

В чем же заключается эволюционный смысл чередования поколений? В обеспечении обильного и разнокачественного потомства. Вегетативное размноже-

ние медлительно; бесполое размножение спорами оказалось весьма производительным, так как споры на одном растении получаются в огромных количествах. Но новый организм появляется из одной споры без слияния с какой-либо другой клеткой, поэтому изменчивость в потомстве возникала бы лишь за счёт наследования приобретённых признаков, если бы бесполое размножение не сопровождалось половым, при котором обеспечивается сочетание разных качеств, привносимых разнополыми гаметами. Эти разные качества, доставляемые зиготами, обогащают наследственную основу спорофита. Что касается смены ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной), то это неизбежно потому, что если бы не было редукции ядерного вещества, то при каждом сочетании гамет количество хроматина увеличивалось бы в геометрической прогрессии, что просто немыслимо.

Глава пятая

СИСТЕМА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА И ЕГО ЭВОЛЮЦИЯ

Основные типы растений. Все известные в настоящее время растения располагаются систематиками в эволюционную систему, в последовательном порядке от низших к высшим. Однако такой восходящий порядок не всегда означает непосредственную генетическую связь между смежными группами. Классификация в значительной мере остаётся искусственной, но практически представляется необходимым итти в некоторых случаях на такие построения, которые основаны не на родственных взаимоотношениях, а на степени усовершенствования строения тела растений и его органов. В общем, несомненно, эволюционная линия всё же сохраняется в современной классификации, хотя последовательность расположения нередко не может претендовать на достоверность [1].

Все растения земного шара разделяются на две группы: 1) низшие растения и 2) высшие растения. Эти группы условны.

К низшим растениям относятся водоросли, бактерии, слизевики, грибы и лишайники. Эта группа носит название также слоевцовых, или талломных, растений, так как тело их представляет собой многоклеточное или одноклеточное слоевище (таллом), неразветвлённое или дихотомически разветвлённое, но не расчленённое на вегетативные органы и не имеющее стелы. Величина слоевища различная — от микроскопической до 100 и более метров в длину, как у некоторых бурых водорослей. Чередование поколений свойственно многим водорослям и именно водоросли являются родоначальным типом такого цикла развития.

К высшим растениям относятся мохообразные, папоротникообразные, голосеменные и покрытосеменные (цветковые) растения. Высшие растения объединяют по наличию у них женской половой сферы в виде архегония и в виде зародышевого мешка. Эта группа носит также название кормофитных, или листостебельных, растений. Тело подавляющего большинства их расчленено на вегетативные органы и имеет стелу. Мохообразные включаются в эту группу условно, так как корня они не имеют, а стелярный пучок у мхов в зачаточном состоянии; у печёночников его и вообще нет. В группу высших растений они введены потому, что у них впервые мы наблюдаем архегоний, многоклеточный женский гаметангий, который имеется также у всех папоротникообразных и голосеменных. С филогенетической точки зрения мохообразные не должны бы стоять перед папоротникообразными, а уж лучше — после них, как боковая ветвь эволюции. Но приходится сохранять пока принятый порядок.

У низших растений гаметангий является одноклеточным, реже многоклеточным.

По способу питания растения можно разделить на две группы:

1. Автотрофные, синтезирующие для себя пищу из свободных элементов или неорганических соединений. К ним относятся некоторые бактерии, все водоросли и подавляющее большинство высших растений, причём для хлорофиллоносных растений существует ещё специальное название: фототрофные растения (синтезирующие органические

[1] История систематики растений изложена на стр. 333.

соединения из неорганических при помощи лучистой энергии), в отличие от хемотрофных, синтезирующих за счёт химической энергии, освобождающейся при окислении в их теле неорганических соединений.

2. Гетеротрофные, бесхлорофилльные, сами не приготовляющие пищу, а использующие для питания готовые органические соединения. К ним относятся паразитные растения, поселяющиеся в тканях живого фототрофного растения, и сапрофитные растения, поселяющиеся на мёртвых органических остатках организмов. Такие растения не способны ни к фотосинтезу, ни к хемосинтезу, чем и объясняется их гетеротрофный способ питания. Кроме того, существуют растения смешанного питания.

Низшие и высшие растения разделяются на отделы (divisio), отделы разделяются на классы (classis), классы — на порядки (ordo), а порядки — на семейства (familia). С семействами и их составом ботанику приходится иметь дело постоянно. Дальнейшая дифференциация заключается в том, что семейство разделяется на роды (genus), род — на виды (species), вид на подвиды (subspecies) и разновидности (varietas)[1]. Между всеми поименованными категориями можно вставлять промежуточные, например, подотдел, подкласс, или серия, секция, трибы и т. п. Однако система растений должна не только делить, разъединять, но и объединять, поэтому из низших категорий, путём объединения сходных единиц одного ранга, составляются более высокие категории, например, виды объединяются в роды, а роды в семейства и т. д.

В настоящем руководстве отделы растений располагаются в следующем порядке:

Низшие растения: 1) водоросли; 2) бактерии; 3) слизевики; 4) грибы; 5) лишайники.

Высшие растения: 1) мохообразные; 2) папоротникообразные; 3) голосеменные; 4) покрытосеменные (цветковые).

I. НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

ВОДОРОСЛИ (ALGAE)

Водоросли, как правило, принадлежат к фототрофным организмам, т. е. они являются хлорофиллоносными растениями. Это очень древний тип растений, хорошо иллюстрирующий в настоящее время эволюцию растений от одноклеточности к многоклеточности. Однако водоросли нельзя относить к примитивным организмам; морфологически они устроены значительно сложнее, нежели бактерии, которые вообще далеки от них. Простейшие водоросли более близки к особому классу жгутиковых (Flagellatae), очень разнообразному и включающему в себя как автотрофные, так и гетеротрофные простейшие организмы. Название своё они получили от наличия в клетке 1—2 жгутиков в передней части, благодаря чему клетки способны к передвижению. Клетка одноядерная, с пластидой или без неё. Оболочка у ряда форм отсутствует, и тогда клетка голая. Половой процесс только у немногих. Хлорофиллоносные жгутиковые, особенно обширный класс Chrysophyceae, обычно даже включаются в состав зелёных водорослей; его считают родоначальным для последних. Бесхлорофилльные жгутиковые относятся многими исследователями к простейшим животным организмам, называемым биченосцами, иногда являющимися опасными паразитами человека. Таким образом, жгутиковые являются как бы соединительным звеном между растительным и животным мирами, хотя это, конечно, не доказано; бесхлорофилльные жгутиковые произошли, видимо, из зелёных путём редукции хлорофилла и перехода на гетеротрофное существование. Строение клетки и этапы эволюционного раз-

[1] При составлении «генеалогического древа» (схемы родословного развития растений) пользуются ещё термином ствол (phytum).

вития у жгутиковых во многом сходны с таковыми у низших зелёных водорослей. Вместе с последними, зелёные жгутиковые в огромном количестве населяют океаны, моря, озёра, реки, а также почвы.

Тело водоросли представлено слоевищем или талломом — одноклеточным, колониальным или многоклеточным. В водоёмах водоросли образуют: а) фитопланктон (морской и пресноводный), состоящий из многочисленных микроскопических водорослей, образующих огромные скопления в поверхностных слоях воды, до глубины 50 *м*, и находящихся в состоянии парения; б) фитобентос (также морской и пресноводный), представляющий донную, прикреплённую к субстрату, растительность из водорослей.

Мы рассмотрим здесь следующие классы водорослей: 1) зелёные, или равножгутиковые (Chlorophyceae, Isokontae); 2) разножгутиковые (Xanthophyceae, Heterokontae); 3) диатомовые (Bacillariophyceae); 4) бурые (Phaeophyceae); 5) красные или багряные (Rhodophyceae); 6) сине-зелёные (Cyanophyceae).

КЛАСС *ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYCEAE)*

Многочисленные представители (более 5 000 видов) зелёных водорослей обитают в водной среде и в почвах. Окраска клеток зелёная, так как хлорофилл не маскируется другими пигментами. Известны одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы, а также виды с неклеточным строением, носящим характер расчленённого таллома. Оболочка клетки обыкновенно целлюлозная, иногда амилоидная, нередко с примесью пектиновых веществ; она способна ослизняться, главным образом её внешние слои, что создаёт вокруг клеток или колоний слизистую зону, которая имеет, повидимому, большое значение (защитное от врагов-пожирателей и пищевое для сопутствующих водорослям полезных азотусвоящих бактерий). Оболочка может инкрустироваться различными твёрдыми веществами (солями кальция, кремния и др.). Цитоплазма образует крупную вакуолю, но у некоторых, наоборот, много мелких вакуолей. Плазмодесмы имеются только у многоклеточных вольвоксовых.

Ядро имеет обычное строение, у некоторых порядков их большое число в клетке. Пластиды у всех водорослей носят название хроматофоров (а не хлоропластов), потому что они могут содержать различные пигменты (у разных видов), и видоизменений, аналогичных хромопластам и лейкопластам, не наблюдается (кроме харовых, у которых имеются лейкопласты и хромопласты). Форма хроматофоров разнообразная, главным образом пластинчатая; они содержат часто пиреноиды — плотные тельца, резервирующие белок. Запасный крахмал, отлагающийся в клетках, сосредоточивается преимущественно в области пиреноидов. Запасным веществом часто служит жирное масло. Деление клеток обычное (митоз и мейоз), но цитокинез происходит путём диафрагматического образования перегородки, т. е. от периферии к центру. Зелёным водорослям присущи все три типа размножения: вегетативное, бесполое и половое, с выпадением у некоторых какого-либо из этих типов. Чередование поколений иногда выражено чётко, но часто диплоидной бывает только зигота, прорастание которой в этом случае сопровождается мейозисом, и слоевище развивается, как половое поколение. У других видов редукционное деление происходит перед образованием зооспор и в очень редких случаях перед образованием гамет. Соответственно этому гаметофит и спорофит имеют различную долговечность. При бесполом размножении зооспорами материнская клетка образует 4, 8, 16 и т. д. (до 64) зооспор, снабжённых жгутиками. Каждая из освободившихся зооспор, поплавав некоторое время, теряет жгутики, оседает и через некоторое время прорастает в новое слоевище. Гаметы зелёных водорослей также имеют жгутики или реснички. Жгутики прикреплены

к особым тельцам — б л е ф а р о п л а с т а м, являющимся органоидами цитоплазмы[1].

Зелёные водоросли разделяют на два подкласса: р а в н о ж г у т и к о в ы е и с ц е п л я н к и. Они различаются по способу полового размножения: сцепляики специальных гамет не образуют.

Подкласс *Равножгутиковые (Isokontae)*

Порядок Вольвоксовые (Volvocales)

Все представители этого порядка характеризуются подвижностью в обычном состоянии благодаря жгутикам. Известны одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы. Типичной для одноклеточных является х л а м и д о м о н а д а (Chlamydomonas), многочисленные виды которой в изобилии встречаются в лужах и канавах. Клетка её часто имеет яйцевидную форму, с ядром и пектиновой оболочкой. На суженном конце клетки находятся два жгутика, представляющие собой отростки цитоплазмы, проходящие сквозь оболочку клетки. Крупный хроматофор, чашеобразный, обращён вогнутой стороной к ядру. Имеется также маленький красный «глазок». Кроме крупной вакуоли, заполненной клеточным соком, имеются ещё маленькие пульсирующие вакуоли. Размножаются хламидомонады бесполым и половым путём. Перед делением клетка теряет жгутики, затем делятся ядро, хроматофор и, наконец, цитоплазма. Образуются четыре клетки, зооспоры, у которых возникают жгутики. Некоторое время они окружены оболочкой материнской клетки, а потом высвобождаются вследствие расслизнения общей оболочки.

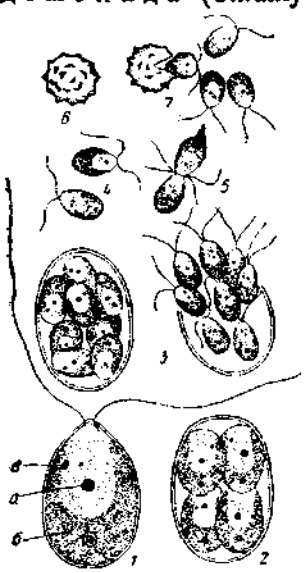


Рис. 169. Одноклеточная зелёная водоросль хламидомонада (Chlamydomonas)

1 — строение водоросли: *а* — ядро; *б* — хроматофор; *в* — красный глазок; *2* — бесполое размножение; *3* — половое воспроизведение; *4* — изогаметы; *5* — копуляция; *6* — зигота; *7* — выход из разделившейся зиготы новых хламидомонад.

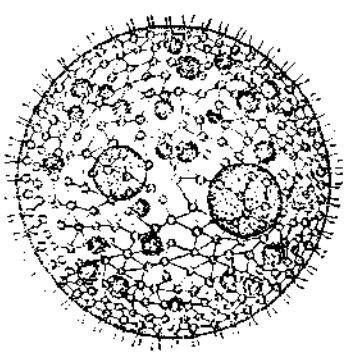


Рис. 170. Водоросль вольвокс (Volvox).

Половой процесс у разных видов различный — чаще изогамный, иногда гетерогамный и в единичных случаях оогамный (у Chlorogonium oogamum).

Примером м н о г о к л е т о ч н ы х в о л ь в о к с о в ы х является в о л ь в о к с (Volvox), живущий в пресных стоячих водоёмах. Растение имеет форму полого шара, заполненного внутри слизью. Поверхность шара состоит из одного слоя многочисленных двужгутиковых клеток, расположенных жгутиками кнаружи. Все клетки соединены плазмодесмами, отходящими от отростков цитоплазмы, направленных в разные стороны. Каждая клетка имеет ядро, чашеобразный хроматофор и красный глазок. Наблюдается дифферен-

[1] Изучение онтогенеза водорослей представляет большие трудности. Ценковский и Фаминцын были основателями этого изучения в России. Такой сложный процесс, как чередование поколений, у многих семейств изучен Горожанкиным, Курсановым, Мейером и др.

циация клеток. Шар движется в одном направлении при помощи более крупных двигательных клеток с более крупными красными глазками. Эти клетки расположены на передней по движению шара стороне. На противоположной части шара находится небольшое число самых крупных и безжгутиковых клеток, служащих для размножения. Остальная часть шара состоит из очень многочисленных мелких питающих клеток. Когда клетки начинают делиться, то это деление неоднократно происходит у них в продольном направлении. Образовавшиеся клетки остаются внутри общей исходной материнской оболочки, где они загибаются, как это показано на рис. 171. Так как положение клеток в отношении полярности их получается неправильное, то происходит постепенное выворачивание слоевища в обратную сторону и смыкание концами в шар. После этого правильно ориентированные в отношении полярности клетки образуют жгутики, и сформировавшийся дочерний шар опускается в слизь полости материнского шара. Через некоторое время каждый дочерний шар, после разрушения материнского, становится самостоятельной водорослью. Образовав несколько дочерних, материнский шар погибает.

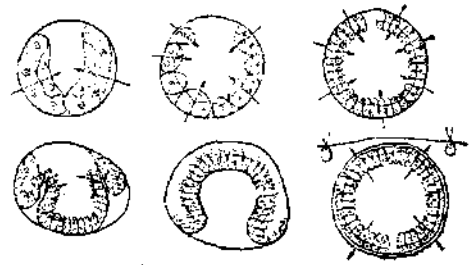


Рис. 171. Образование дочернего шара у Volvox. Стрелки показывают, что первоначально делящиеся клетки ориентированы в отношении полярности неправильно (внутрь шара и теми концами клеток, на которых должны образоваться жгутики); в дальнейшем шар выворачивается (как показано на рисунке).

Половое размножение у вольвокса типично оогамное. Некоторые клетки его превращаются в антеридии, другие — в оогонии. Зигота (ооспора) покрывается толстой оболочкой. Из зиготы, путём последовательных делений, образуется новое растение.

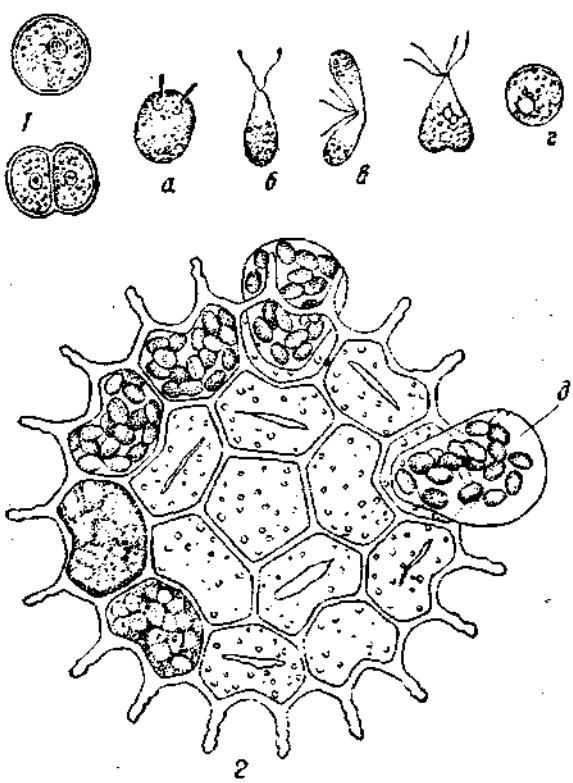


Рис. 172. Протококковые водоросли

1 — одноклеточный хлорококк; *2* — колониальный педиаструм: *а* — зооспора; *б* — изогамета; *в* — копуляция; *г* — зигота; *д* — колония, отделяющаяся от материнской.

Порядок Протококковые (Protococcales)

Эта группа водорослей состоит из одноклеточных и колониальных видов. Слоевища подвижностью не обладают, и только зооспоры и гаметы их подвижны. Из одноклеточных типичным является хлорококк (Chlorococcum), поселяющийся в пресноводных бассейнах, на влажной почве, на влажных гончарных горшках в теплицах, в виде зелёного налёта. Клетки имеют сферическую форму, ядро

расположено в середине и окружено чашевидным хроматофором. Бесполое размножение совершается при помощи зооспор, половой процесс изогамный.

К колониальным видам относится педиаструм (Pediastrum), обычный в пресноводном планктоне. Колония состоит из многогранных клеток, располагающихся в один слой и в одной плоскости. Каждая клетка имеет ядро и хроматофор. Число клеток в колонии всегда кратное (4, 8, 16, 32 и т. д.). Размножение бесполое, зооспорами.

Порядок Улотриксовые (Ulotrichales)

Зелёные нитчатки являются многоклеточными организмами, состоящими из таллома, не только утратившего подвижность, но уже прикреплённого к субстрату.

Таллом имеет нитчатый характер; нити состоят из одного ряда клеток и бывают простые и ветвистые. Верхушечная клетка нити делится поперечными перегородками, обусловливая рост нити. Половое размножение изо-гетеро- и оогамное, в зависимости от вида.

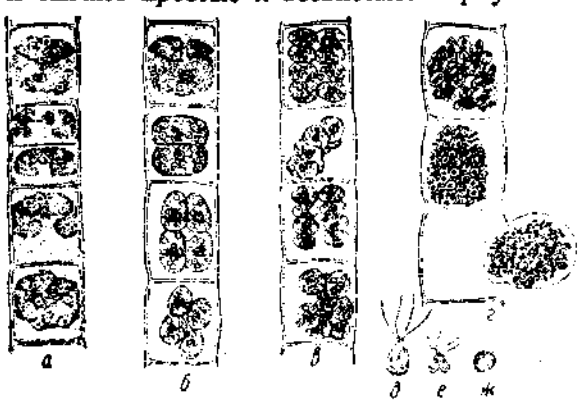


Рис. 173. Улотрикс (Ulothrix zonata)

а — основание нити с базальной клеткой; *б* — образование зооспор; *в* — прорастание зооспоры в новую нить; *г* — образование изогамет; *д* — копуляция; *е* — зигота; *ж* — зигота после слияния ядер.

СЕМ. *УЛОТРИКСОВЫЕ (ULOTRICHACEAE).* В пресных текучих водах широко распространена улотрикс (Ulothrix zonata), покрывающая зелёными дернинками подводные предметы. Она имеет простые нити, прикреплённые к субстрату бесцветными выростами базальной клетки. Каждая клетка имеет ядро, центральный хроматофор в виде неполного пояска и пиреноид. Размножение бесполое и половое. Бесполое размножение совершается при помощи зооспор, возникающих в зооспорангиях. Зооспоры снабжены красным глазком, четырьмя жгутиками и двумя пульсирующими вакуолями. Форма зооспор яйцевидная или грушевидная. Из оболочки материнской клетки они выходят заключёнными в плёнчатый пузырь, который расслизняется. Поплавав некоторое время, они оседают на подводные предметы, теряют жгутики и путём деления поперечными перегородками образуют талломы новой нитчатки. Половой процесс типично изогамный. Гаметы образуются в особых клетках нити, в гаметангиях, но в большем числе, нежели зооспоры; величина их меньше, и несут они лишь по два жгутика. Хроматофор и глазок также имеются. Копулируют гаметы только от разных, гетероталличных (т. е. физиологически разнополых) особей. Попарно соединившись кончиками, а потом и боковыми стенками, они совместно плавают некоторое время; у зиготы четыре жгутика, но отличается она от вегетативной зооспоры двухъядерностью и двумя красными глазками. Вскоре ядра сливаются, жгутики исчезают, зигота покрывается толстой оболочкой, оседает на субстрат и через некоторое время прорастает. При прорастании совершается редукционное деление и образуется тетрада гетероталличных гаплоидных особей. Все четыре потомка выживают.

Среди улотриксовых имеется род ульва (Ulva), виды которой имеют ясно выраженную смену поколений. Гаметофит и спорофит морфологически одинаковы и правильно чередуются в жизненном цикле. Такой тип смены поколений называется изоморфным.

С Е М. ***КЛАДОФОРОВЫЕ (CLADOPHORACEAE).*** Эти водоросли отличаются от обычных зелёных нитчаток своими многоядерными клетками. Представителем их является к л а д о ф о р а (Cladophora), широко распространённая в пресноводных бассейнах, а также в морях. Таллом её состоит из многоразветвлённых нитей. Всё растение имеет вид подводного кустика. Клетки крупные, хроматофор губчатого строения, с многочисленными пиреноидами. Бесполое размножение зооспорами, половой процесс изогамный.

П о р я д о к Сифоновые (Siphonales)

Этот порядок зелёных водорослей характеризуется тем, что имеет неклеточное строение. Таллом крупных размеров и производит впечатление одноклеточного, так как внутри не имеет сплошных перегородок, а лишь у некоторых

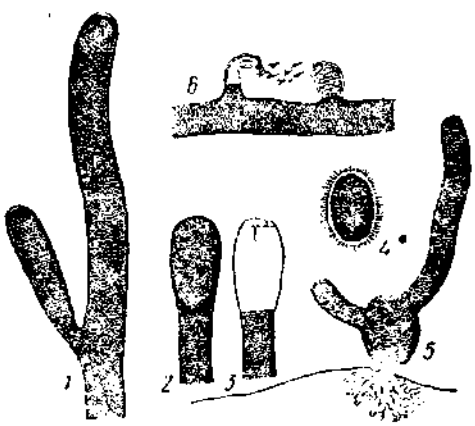


Рис. 174. Сифонные водоросли: вошерия (Vaucheria)

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).

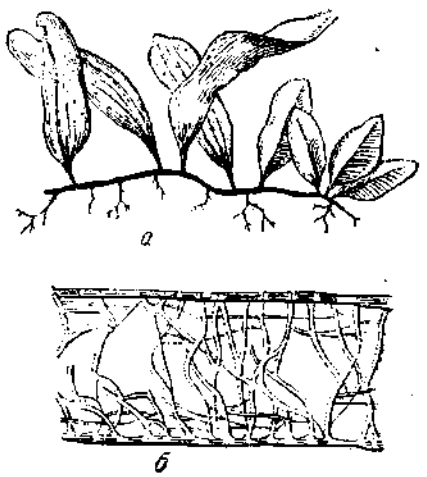


Рис. 175. Водоросль неклеточного строения (Caulerpa)

а — общий вид; *б* — продольный разрез таллома с перекладинами.

имеются для скрепления тела особые балки внутри клетки. Все представители многоядерны. Цельного хроматофора нет, имеются группы хлорофилловых зёрен.

Типичным представителем является в о ш е р и я (Vaucheria), обычная в наших пресных водоёмах. Слоевище дихотомически ветвящееся, прикреплённое к субстрату ризоидами (бесцветными нитями).

Бесполое размножение производится зооспорами, образующимися на концах нитей. Концы эти, увеличиваясь в размерах, превращаются в зооспорангии и отчленяются перегородкой от таллома. Протопласт этой отделившейся части превращается в одну крупную многожгутиковую (вследствие многоядерности) зооспору, которая попадает в воду через разрыв в оболочке. Обычным путём она прорастает в новую нить. Половое размножение оогамное. На нитях образуются в непосредственной близости антеридий и оогоний. Оогоний даёт начало одной крупной неподвижной яйцеклетке с одним ядром. Если оогоний и антеридий находятся рядом, то шарообразный оогоний образует вырост навстречу антеридию. Сперматозоиды очень мелкие, двужгутиковые, с маленьким хроматофором. После оплодотворения образуется зигота — ооспора.

Сифонной является и средиземноморская к а у л е р п а (Caulerpa), морская водоросль. Тело её неклеточное, расчленённое, напоминает стеблевые растения. Ризоиды каулерпы походят на корни; стелющаяся по субстрату часть напоминает ползучий стебель, на кото-

ром сидят крупные перисто-лопастные «листья». Сплетаясь слоевищами, водоросль иногда образует подводные заросли. Вся эта крупная «клетка», достигающая величины 20—100 *см*, имеет единый протопласт. «Стебель» растёт одним концом, как горизонтальное корневище. Прочность тела обеспечивается толстой оболочкой и многочисленными особыми перекладинами, соединяющими противоположные стенки «клетки» в разных направлениях. Перекладины имеют вид балок, а не перегородок, так что полость остаётся неразграниченной. Цитоплазма постенным слоем выстилает оболочку и балки. Ядра и мелкие хроматофоры многочисленны. Вегетативное размножение у каулерпы совершается обрывками тела. Половой процесс заключается в том, что на «листьях» её формируются гаметангии, а в них изогаметы, которые, выйдя в воду, копулируют друг с другом.

При образовании изогамет происходит редукционное деление, бесполого размножения нет.

Подкласс *Сцеплянки (Conjugales)*

Сцеплянки выделяются в самостоятельную категорию благодаря особому способу размножения и отсутствию жгутиковых стадий. Среди сцеплянок существуют одноклеточные и колониальные нитчатые формы, при этом одноклеточные формы преимущественно входят в семейство десмидиевых (Desmidiaceae), а нитчатые — в семейство зигнемовых (Zygnemaceae). Сцеплянки являются обитателями пресноводных бассейнов и торфяных болот. Тонкая оболочка клетки образует различные частичные утолщения. Протопласт одноядерный, хроматофор у некоторых весьма крупный, с пиреноидами.

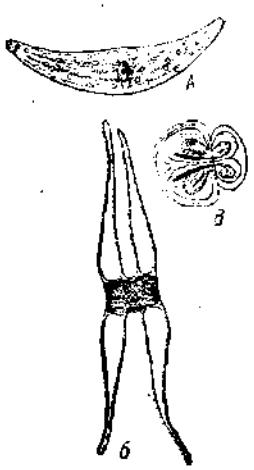


Рис. 176. Десмидиевые водоросли

А — клостерий (Closterium), общий вид; *Б* — конъюгация.

СЕМ. *ДЕСМИДИЕВЫЕ (DESMIDIACEAE).* Космарий (Cosmarium). Одноклеточная водоросль. Клетка имеет посредине глубокую перетяжку, расчленяющую её на две симметричные половины, соединённые между собой как бы перешейком, в котором помещается ядро клетки. В цитоплазме каждой половинки — хроматофоры с крупными пиреноидами в центре. При делении клетки дочерние ядра расходятся, соединительный перешеек вытягивается и поперечно разделяется; клетки становятся самостоятельными. Оставшийся участок округляется и разрастается, в него переходит часть цитоплазмы и хроматофор. Появляется оболочка, ядро располагается посредине нового пояска. Таким образом восстанавливается обычная форма клетки, которая всегда состоит из более старой и более молодой половинок. Половое размножение (конъюгация) происходит таким образом, что в соединительном перешейке появляется боковой копуляционный вырост, в который перемещается ядро с частью цитоплазмы. При сближении разнополых клеток эти копуляционные выросты срастаются своими концами, в месте срастания стенки рассасываются, и образуется общий канал, через который протопласт одной клетки переползает в другую. В результате такого соединения получается зигота, однако слияния ядер сразу не происходит. Оно наблюдается после некоторого периода покоя перед прорастанием зиготы. При прорастании зиготы образуются две особи, другие два ядра отмирают. Распространён в торфянистых водоёмах, в прудах.

Клостерий (Closterium). Клетка полулунной формы, симметричная, посредине расположено ядро, по обе стороны от которого имеется по одному хроматофору с пиреноидами. Вакуоли образуются на концах клетки. Оболочка плотная, окрашенная в коричневый цвет. Размножается делением и половым способом. После деления на каждой из половинок начинает отрастать недостающая половина клетки, восстанавливающая симметрию. Таким образом, и здесь клетка состоит из более старой и более молодой половин. Половое размножение начинается со сближения двух клеток, склеиваемых слизью; из середины клеток навстречу друг другу появляются копуляционные выросты, которые, смыкаясь, образуют общий канал, где и происходит слияние протопластов, но без слияния ядер. Перед прорастанием зиготы ядра сливаются, и получившееся ядро подвергается редукционному делению. Из четырёх ядер два отмирают, поэтому зигота дает две особи, которые, выйдя из оболочки зиготы, приобретают нормальную полулунную форму. Встречается клостерий в прудах, болотах.

СЕМ. *ЗИГНЕМОВЫЕ (ZYGNEMACEAE).* Спирогира (Spirogyra). Спирогира является одной из самых распространённых в наших пресноводных бассейнах зелёных водорослей. Длинные нити различных талломов сплетаются

в крупные клубки, образуют космы и сплетения яркозелёного цвета. Хроматофоры имеют вид широких спиральных лент, располагающихся в постенном слое цитоплазмы и снабжённых многочисленными пиреноидами. Ядро остаётся в центре каждой вытянутой цилиндрической клетки, поддерживаемое тяжами цитоплазмы. Бесполое размножение неизвестно. Спирогира размножается вегетативно (обрывками нитей) и половым путём, способом конъюгации. Пара гетероталличных нитей, внешне вполне сходных, сближается параллельно, и у них навстречу друг другу в отдельных клетках образуются копуляционные выросты. Смыкаясь, эти выросты образуют общий канал (после растворения перегородок); протопласт из клетки одной нити, очевидно мужской, переползает в другую клетку, где и происходит слияние. Зигота спирогиры при прорастании делится редукционно, возникают четыре клетки, из которых выживает только одна, которая и даёт начало новой особи, так что потомок единственный. (Рис. 182.)

Порядок **Хары (лучицы) (Charales)**

Среди зелёных водорослей обособленное положение занимают пресноводные харовые, или лучицы, обладающие сравнительно высокой организацией. Они растут густыми хрупкими дернинками на дне спокойных чистых вод, обычно пресных, и обладают свойством смягчать жёсткие воды. Таллом харовых водорослей многоклеточный. «Стебелёк» достигает нескольких десятков сантиметров, разделён узлами на междоузлия, каждое из которых в периферической части является многоклеточным, а срединная часть состоит лишь из одной крупной разросшейся клетки. В узлах мутовчато расположены лучеобразно расходящиеся короткие «веточки», которые, в свою очередь ветвятся. На верхушке находится инициальная верхушечная клетка, благодаря делениям которой совершается рост водоросли. В нижней части стебля находятся ризоиды. Размножение вегетативное и половое. Вегетативное размножение напоминает образование корневищ. Из узлов, ближайших к почве, возникают стелющиеся «побеги», внедряющиеся в субстрат ризоидами и образующие новые «стебли». На ризоидах могут возникать «клубеньки», образующиеся из одной разрастающейся клетки, в которой происходит отложение вторичного крахмала. Крахмалистые «клубеньки» могут образоваться также и на надземных узлах. Все эти клубеньки способны давать новые «побеги».

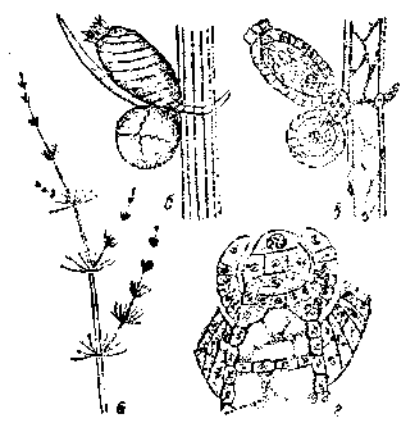


Рис. 177. Хара (Chara)

а — часть растения; *б* — «стебелек» с оогонием и антеридием на «стеблевом узле»; *в* — оогоний и антеридий в разрезе; *г* — верхушка растения в разрезе.

Бесполого размножения хары не имеют. Половой процесс оогамный. Оогоний и антеридий развиваются на узлах боковых веточек. Виды лучицы бывают однодомные и иногда двудомные. Оогоний специфичен, сидит на ножке и носит особое название яйцепочки. Крупная яйцеклетка в оогонии защищена однослойным покровом из пяти длинных извитых трубчатых клеток, обматывающих яйцеклетку. Наверху к концам этих клеток примыкают короткие, лучисто расположенные клеточки, образующие коронку. Под яйцеклеткой некоторое время сохраняются три дегенерирующие клетки, возникшие при редукционном делении (так как спорогенеза у хары нет, то редукция происходит при гаметогенезе). Антеридий, красного цвета, с укороченной ножкой, находится по соседству и наклонен книзу (коричневатая яйцепочка обращена кверху). В антеридии развиваются особые многоклеточные спермагенные нити; из клеток этих нитей развиваются спирально извитые сперматозоиды. Попав в воду, они проникают в оогонии через отверстие в центре коронки. Зигота, называемая ооспорой, с прочной оболочкой, после некоторого покоя прорастает.

Зелёные водоросли, как пример усложнения растительных организмов и эволюции полового воспроизведения. Зелёные водоросли представляют очень полиморфный класс, куда входят одноклеточные, колониальные и многоклеточные виды. Таллом многоклеточных у одних видов — простой, неветвящийся, у других — сильно ветвящийся. В этот же класс входят виды с многоядерными клетками и, наконец, виды, как принято говорить, «неклеточного строения», вроде сильно

расчленённой каулерпы. Вольвоксовые в вегетативном состоянии ещё подвижны. У протококковых мы уже наблюдаем отсутствие подвижности в вегетативном состоянии. У улотриксовых заметно новообразование в виде многоклеточного таллома с верхушечной инициальной клеткой; подвижность в вегетативном состоянии отсутствует, но ризоидов ещё нет, и водоросль прикрепляется бесцветной базальной клеткой. Полярность таллома резко определяется: верхушечная клетка превращается в точку роста, базальная клетка — в орган прикрепления к субстрату. У других порядков замечается отдельная линия эволюции в виде появления многоядерных клеток и даже в виде неклеточного строения. Однако эти формы изменчивости не получили распространения. Зато многоклеточный таллом с одноядерными клетками, с ветвлением, позволившим сильно увеличить поверхность для питания, с образованием ризоидов, «клубеньков» (как у харовых), оказался в процессе отбора целесообразно устроенным телом. Редукционное деление у многих совершается в зиготе. У других (Ulva) имеется уже изоморфная смена поколений, редукционное деление перенесено на стадию спорообразования (перед образованием зооспор), что обеспечило большее число потомков. У некоторых (Codium) редукция имеет место перед образованием гамет.

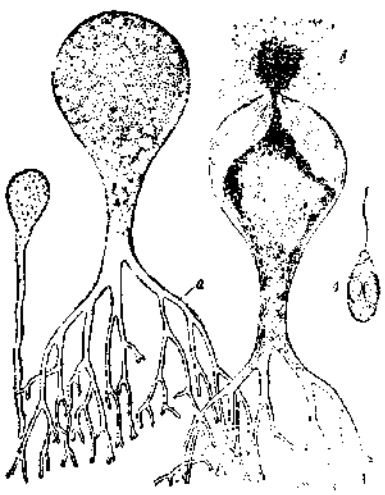


Рис. 178. Разножгутиковые водоросли: ботридий (Botrydium)

а — ризоиды; *б* — зооспора; *в* — выход зооспор через отверстие в оболочке.

Половой процесс у зелёных водорослей эволюционировал от изогамии к гетерогамии и, наконец, к оогамии. Особым способом размножения является з и г о г а м и я, свойственная спирогире и другим зигнемовым. Этот способ известен и у некоторых грибов.

КЛАСС *РАЗНОЖГУТИКОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (XANTHOPHYCEAE, HETEROKONTAE)*

Этот немногочисленный класс отличается от зелёных водорослей прежде всего типом жгутиков у зооспор. Они неодинаковой длины, причём более длинный направлен вперёд и имеет мелкоперистое строение, а другой, укороченный жгутик, простой (неперистый), направлен вкось или даже в противоположную сторону. Хроматофоры мелкие, окрашены в желтовато-зелёный цвет. Запасное вещество откладывается в виде масла.

Как и зелёные водоросли, разножгутиковые эволюционировали от одноклеточных форм к многоклеточным, теряя при этом подвижность в стадии талломов. Неклеточное строение, как тупая ветвь эволюции водорослей, здесь также имеет место и представлено б о т р и д и е м (Botrydium), обитающим по краям луж и на сырой почве. Он имеет вид пузырька, вытянутого в нижней части в шейку, которая, дихотомически разветвляясь, образует ризоиды для прикрепления к почве. Ядра и хроматофоры многочисленны. Ризоиды бесцветны. При бесполом размножении образуется множество зооспор. На сухом субстрате протопласт уплотняется в ризоидах и образует там цисты — клетки с толстой оболочкой, зимующие. Ботридий — отличный пример полярности: верхний конец, выставляясь из воды, испаряет, а нижний всасывает.

КЛАСС *ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (BACILLARIOPHYCEAE)*

Одноклеточные водоросли, живущие одиночно или колониями в морских и пресных водах. Их известно около 6 000 видов, и они составляют, наряду с окрашенными жгутиковыми, главную массу фитопланктона. Это микроско-

пические организмы жёлто-бурого цвета (так как хлорофилл маскируется другим пигментом — диатомином), с пектиновой клеточной оболочкой, верхние слои которой превращаются в прочный панцырь благодаря сильному инкрустированию кремнезёмом. После отмирания клеток обломки панцырей сохраняются, и большие скопления их образуют в земной коре толщи трепелов (горная мука). Панцырь состоит из двух створчатых половинок (эпитеки и гипотеки), которые насаживаются одна на другую, как крышка на коробку. Эти створки имеют разнообразные рельефные утолщения, наследственно передающиеся, которые служат лучшим морфологическим признаком для классификации диатомовых. С узкой стороны клетки части створок называются поясками. Створки на широкой стороне имеют узкие щели, прорезающие створку по длине от одного конца до другого, называющиеся швами. Они служат для газообмена, для поступления веществ в клетку и для передвижения благодаря тому, что ток цитоплазмы испытывает трение о частицы окружающей воды. На концах и в средней части щели имеются утолщения в виде кружочков. Клетка одноядерная, с двумя пластинчатыми хроматофорами.

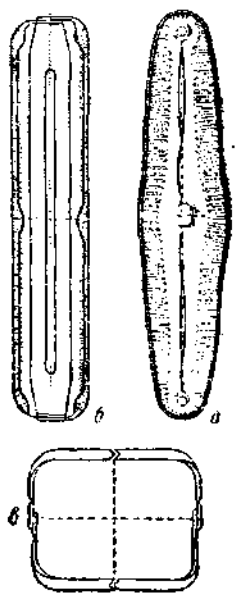


Рис. 179. Диатомовые водоросли: пиннулярия (Pinnularia)

а — вид с пояска; *б* — вид со створки; *в* — в поперечном разрезе.

Размножаются диатомовые путём деления, но весьма своеобразно. Деление происходит в плоскости пояска, при этом протопласт разбухает и створки расходятся. Дочерние клетки получают: одна — материнскую эпитеку, другая — гипотеку; другую половину каждая из дочерних клеток достраивает сама. Гипотека, следовательно, превращается теперь в эпитеку для новой створки. С каждым новым делением клетки всё больше и больше будут мельчать. Измельчение доходит до некоторого предела, после чего происходит образование ауксоспор (спор роста). Протопласты высвобождаются из створок и попарно копулируют, образуя ауксоспору, быстро растущую, выделяющую постепенно на своей поверхности кремневые отложения. Образовавшийся панцырь ограничивает дальнейшее разрастание клетки. После восстановления нормальной величины клетки, снова начинается ее измельчение. Половой процесс, как видим, отчасти напоминает конъюгацию у сцеплянок.

Диатомовые делятся на два подкласса: Pennatae и Centricae. Первые отличаются моносимметричным строением, вторые имеют лучистую симметрию тела.

Типичным представителем первых является пиннулярия зелёная (Pinnularia viridis), имеющая несколько веретенообразную со стороны створки форму. Рисунок на концах створок имеет как бы перистое расположение деталей.

КЛАСС *БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ (PHAEOPHYCEAE)*

Этот класс водорослей является преобладающим в фитобентосе океанов и морей. Планктонных видов нет. Своё название эти водоросли получили потому, что в хроматофорах, помимо хлорофилла, содержится бурый пигмент фукоксантин. Из всех водорослей этот класс, в лице высших представителей, является наиболее высокоорганизованным. Таллом у многих видов дифференцирован на различные ткани. Сложное устройство слоевища объясняется крупными размерами многих бурых водорослей; так, например, некоторые роды, как Macrocystis, достигает 400 *м* длины. Столь большая поверхность, подвержен-

ная к тому же действию волн, требует специализации тканей; поэтому у бурых водорослей можно встретить не только ассимиляционную и запасающую ткани, но и механическую ткань, состоящую из клеток с утолщёнными стенками. Хроматофоры у бурых водорослей не имеют такой разнообразной формы, как у зелёных; они имеют вид зёрен; пиреноиды отсутствуют. Продуктом ассимиляции является не крахмал, а моносахариды и полисахарид лиминарин. Вегетативное размножение у бурых водорослей происходит обрывками таллома. Бурые водоросли в огромных количествах встречаются в наших северных морях — Белом, Баренцовом и др., а также в тихоокеанских водах Дальнего Востока и в Чёрном море.

Типичным представителем является эктокарпус (Ectocarpus). Это сравнительно небольшая нитевидная водоросль, распространённая в северных морях и Чёрном море; ведёт нередко эпифитный образ жизни, т. е. прикрепляется к другим, более крупным водорослям, либо держится на камнях. Слоевище состоит из бурых, дихотомически ветвящихся нитей. Каждая нить имеет однослойный ряд клеток, имеющих по одному ядру и по нескольку коричневатых хроматофоров. Размножается бесполым и половым путём. Бесполое размножение осуществляется зооспорангиями, развивающимися в клетках особых нитей; в них образуются зооспоры. Зооспора снабжена двумя боковыми неравными жгутиками, противоположно направленными. Помимо цитоплазмы, ядра, хроматофоров, зооспора имеет красный глазок. Проплавав некоторое время, она укрепляется на месте и прорастает в новую особь. Половой процесс изогамный; гаметы образуются в многогнёздных гаметангиях. Изогаметы, сходные по форме, отличаются по поведению, так что, несмотря на изогамию, плюс-гаметы (женские) и минус-гаметы (мужские) легко устанавливаются. В процессе копуляции плюс-гамета прикрепляется к субстрату, а многочисленные минус-гаметы окружают её, прилипают к ней жгутиками, и, наконец, одна из них копулирует с плюс-гаметой.

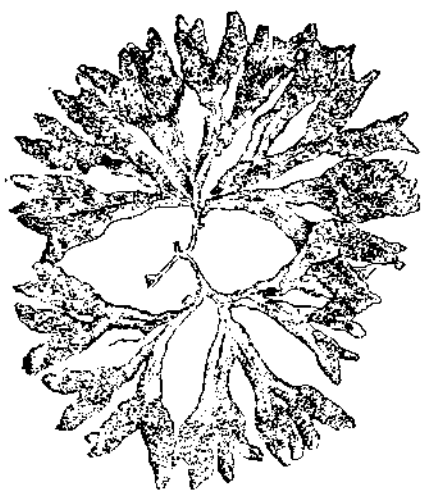


Рис. 180. Бурая водоросль Fucus (слоевище).

Вегетативное размножение происходит обрывками таллома.

В порядке эктокарповых можно наблюдать более или менее правильное чередование поколений.

В порядке кутлериевых чередование поколений резко выражено, причём гаметофит у Cutleria достигает 20 *см* длины и значительно дифференцирован, а спорофит представляет маленькую пластинку, т. е. гаметофит явно доминирует.

Обратное явление наблюдается у ламинариевых, весьма распространённых у нас на Мурманском побережье и у тихоокеанских берегов. Спорофит ламинарии долговечен, очень крупный, имеющий сильно утолщённое основание и ежегодно сменяемую листовую пластинку. Внутреннее строение дифференцировано на проводящую, ассимиляционную и механическую ткани. Гаметофит, наоборот, микроскопически мал и недолговечен; при этом однополый, так что мужское и женское половые поколения раздельны и самостоятельны. Здесь мы имеем резкое доминирование спорофита над гаметофитом.

Порядок диктиотовых, в противовес обоим предыдущим примерам, отличается (у Dictyota) сходными по внешнему виду поколениями; гаме-

тофит и спорофит отличаются только количеством хромозом и правильно чередуются в жизненном цикле. У Dictyota мы наблюдаем так называемые тетраспорангии, в которых образуются тетраспоры (четвёрки спор). У некоторых видов бурых водорослей (Pilayela и др.) имеются, помимо однокамерных, ещё и многокамерные зооспорангии, причём зооспоры могут вести себя и как гаметы, т. е. иногда копулируют, так что многокамерный зооспорангий является как бы и многокамерным гаметангием. Все описанные детали имеют значение при решении вопроса о происхождении высших растений. Здесь мы наблюдаем изоморфный (Dictyota) и два гетероморфных (Cutleria и Laminaria) типа чередования поколений (рис. 182).

У бурой водоросли ф у к у с (Fucus vesiculosus) чередование поколений морфологически отсутствует. Эта водоросль живет в наших северных морях и в Балтийском море. Слоевище крупное, дихотомически разветвлённое. На окончаниях разветвлений развиваются с к а ф и д и и (или к о н ц е п т а к у л ы) — шарообразные полости, в которых возникают одноклеточные оогонии; вследствие отсутствия спорогенеза, редукция хромозом связана с гаметогенезом; ядро оогония делится трижды (первое деление — редукционное); образующиеся восемь крупных яйцеклеток частью попадают в морскую воду, окружаются сперматозоидами и копулируют, частью же дегенерируют. Антеридии образуются в других концептакулах; в них также имеет место редукционное деление при образовании сперматозоидов.

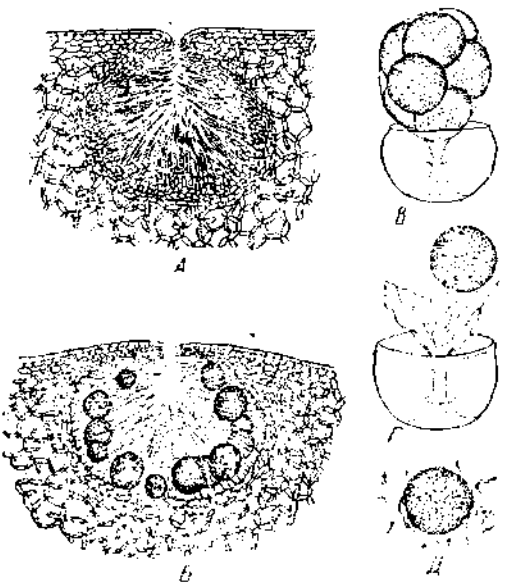


Рис. 181. Органы полового воспроизведения у бурой водоросли Fucus vesiculosus

А — концептакула с антеридиями; *Б* — концептакула с оогониями; *В* — созревшие яйцеклетки; *Г* — выход яйцеклеток из материнской оболочки; *Д* — яйцеклетка, окружённая сперматозоидами.

При созревании оогония внешняя оболочка его вскрывается, и яйцеклетки, окружённые остальными двумя оболочками, попадают в слизистую полость концептакула, обволакиваются слизью и выходят через отверстие в воду. Уже в воде вскрываются остальные две оболочки. Сперматозоиды, по созревании антеридия, через разрыв в его оболочке попадают также в слизь концептакула, оттуда — в воду; здесь они хемотаксически находят яйцеклетки. Зигота покрывается оболочкой и превращается в ооспору, которая после периода покоя прорастает.

КЛАСС *КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (RHODOPHYCEAE)*

Красные или багряные водоросли почти все являются морскими обитателями, обычными в фитобентосе. Часто они обитают на значительной глубине. Красная окраска объясняется наличием, помимо хлорофилла, ещё красного пигмента фикоэритрина, маскирующего хлорофилл. Хроматофоры зернистые, пиреноиды отсутствуют. Внешняя форма тела их, имея в общем нитчатый или пластинчатый тип, отличается исключительным разнообразием и расчленением как бы на органы; внутренняя дифференцировка «тканей» достигает иногда такого же совершенства, как и у бурых водорослей. Размножение у багрянок бывает вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение осуществляется выводковыми почками.

При бесполом размножении у багрянок вместо зооспор образуются неподвижные вегетативные одноклеточные споры, так называемые м о н о с п о р ы, возникающие в моноспорангиях, как, например, у маленькой багрянки шантрансии (Chantransia), обитающей не только в морской, но и в пресной воде. У других видов имеет место спорогенез с редукцией и образуются т е т р а с п о р ы, т. е. по четыре неподвижных споры в одном спорангии (как, например, у черноморского каллитамниона — Callithamnion). По созревании спорангиев моно- или тетраспоры с тончайшими оболочками, попав в воду, разносятся течениями и волнами, при случае прикрепляются к подводным предметам и, наконец, прорастают в новую особь.

Половой процесс у багрянок носит специфический характер. Одноклеточный антеридий даёт начало только одной шарообразной мужской гамете, которая, не имея жгутиков

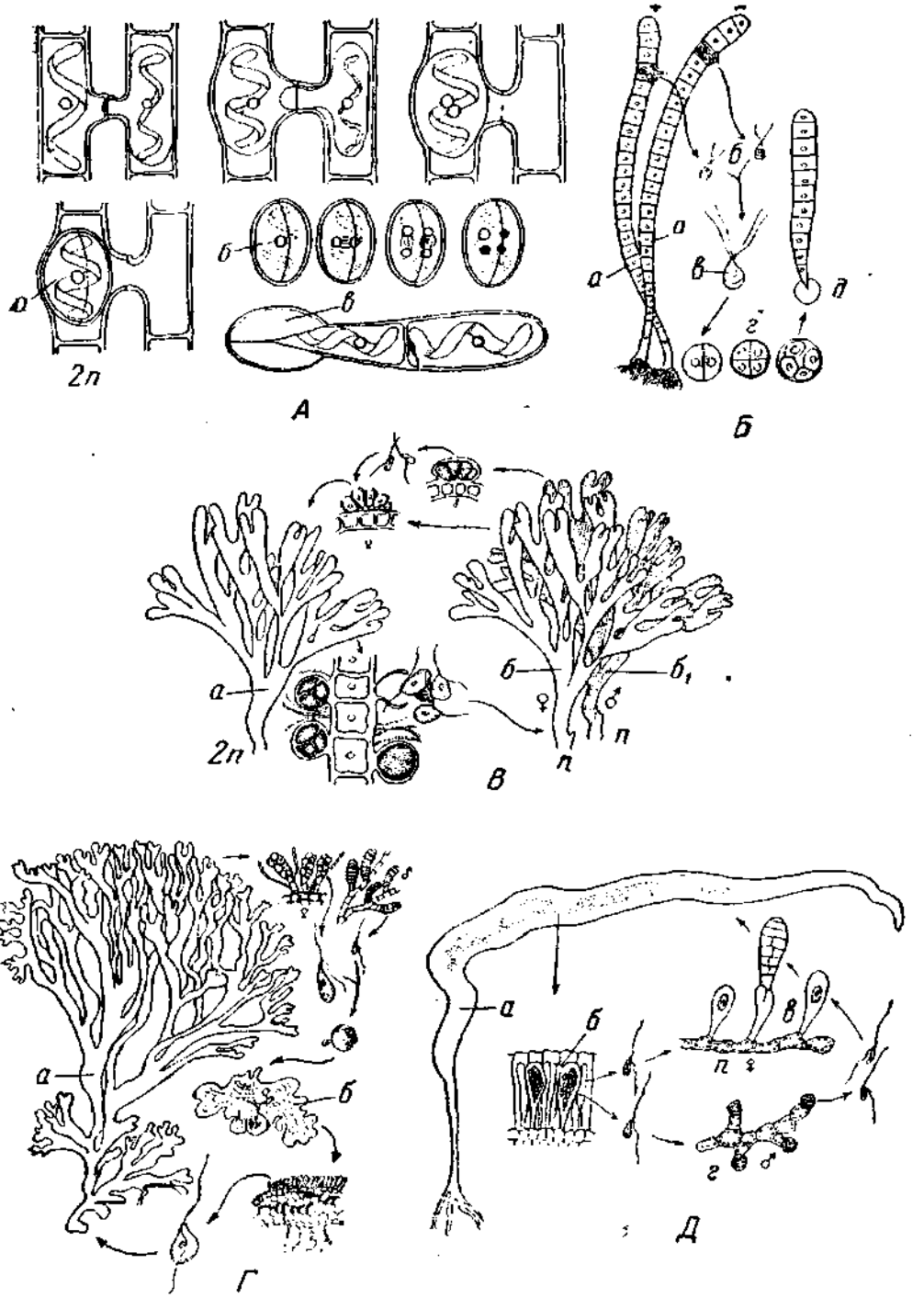


Рис. 182. Эволюция смены поколений у водорослей

А — половой процесс у спирогиры (конъюгация): *а* — зигота; *б* — прорастание зиготы, сопровождающееся редукционным делением; из тетрады потомков выживает один; *в* — образование новой нити из уцелевшей клетки тетрады. *Б* — смена поколений у улотрикс: *а* — разноталломные нити; *б* — изогаметы; *в* — зигота; *г* — спорогенез в зиготе, сопровождающийся редукционным делением, все клетки тетрады зооспор уцелевают; *д* — прорастание зиготы. *В* — чередование изоморфных поколений у бурой водоросли Dictyota dichotoma: *а* — спорофит; *б*, $б_1$ — гаметофиты, внизу — образование тетраспорангиев с тетраспорами; вверху — оогонии (слева) и антеридии (справа). *Г* — чередование гетероморфных поколений у бурой водоросли Cutleria multifida: *а* — гаметофит (доминирует в жизненном цикле); *б* — спорофит. *Д* — чередование гетероморфных поколений у бурой водоросли ламинарии (Laminaria saccharina): *а* — спорофит (доминирует в жизненном цикле); *б* — образование зооспорангиев и зооспор; *в* — женский гаметофит; *г* — мужской гаметофит.

и будучи лишена подвижности, носит особое название — спермаций. Движение его в воде пассивное и зависит от течений. Оогоний у таких багрянок, как немалион из порядка флоридей, имеет особое строение и называется карпогоном. Он имеет бутылчатую форму. В нижней части развивается яйцеклетка, а вытянутая верхушка карпогона называется трихогиной. Спермаций, принесённый течением к карпогону, прилипает к трихогине, оболочки обоих в месте соприкосновения расслизняются, протопласт спермация переползает в карпогон и оплодотворяет яйцеклетку. Зигота преобразуется в так называемую карпоспору, которая даёт начало новому растению. Отличительной чертой багрянок является, как видим, полное отсутствие жгутиковых стадий. Отсутствие жгутиков объясняется, возможно, глубоководным образом жизни, где давление воды препятствует подвижности.

Смена поколений у многих багрянок выражается в том, что на спорофите развиваются спорангии с тетраспорами, а на гаметофите — антеридии со спермациями и карпогоны.

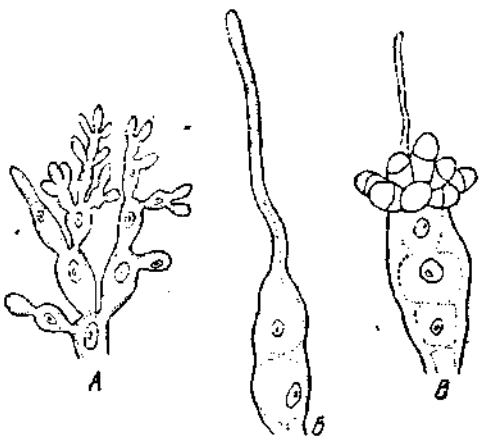


Рис. 183. Красная водоросль немалион (из семейства флоридей)

А — антеридии; *Б* — карпогон; *В* — карпоспоры.

КЛАСС *СИНЕ-ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ (CYANOPHYCEAE)*

Сине-зелёные, или циановые, водоросли примитивны по своей организации. Их трудно связать с каким-либо другим классом водорослей. Они в большинстве являются одноклеточными организмами, обычно соединяющимися в колонии. У некоторых клетки соединены в так называемые ценобии, давая внешнюю картину многоклеточности. Многие имеют и настоящую нитчатую многоклеточность. Клетка имеет тонкую пектиновую оболочку, сильно ослизняющуюся. Цитоплазма всегда окрашена в периферической части, центральная же часть её бесцветна. Окраска этой периферической части очень разнообразна—темнозелёная, жёлто-зелёная, синевато-лиловая, и определяется соотношением различных пигментов: хлорофилла, фикоциана (специфического для сине-зелёных водорослей), каротина, какого-то красного пигмента, близкого к фикоэритрину, и др. Эти пигменты находятся прямо в цитоплазме, так как пластид нет. Окрашенная периферическая зона протопласта носит название хроматоплазмы. Центральная часть бесцветна и называется центроплазмой. В ней обнаружен хроматин, но настоящего ядра не обнаружено. Запасным веществом является полисахарид гликоген, характерный вообще для бесхлорофилльных организмов.

Рис. 184. Сине-зелёные водоросли

А — осциллярия (Oscillatoria); *Б* — нить осциллярии в увеличенном виде.

Сине-зелёные водоросли вообще аэробные организмы. Они способны к синтезу углеводов, но используют также и распадающиеся органические вещества.

Живут они преимущественно в пресных и отчасти морских водоёмах, богатых органическими соединениями. Их можно находить в изобилии и на суше — на берегах водоёмов, в почвах и на поверхности почв. Они первыми заселяют бесструктурные минеральные почвы и совместно с бактериями подготовляют эти почвы для освоения их другими растениями. В слизи, выделяемой сине-зелёными водорослями, живущими в почве, поселяются азотусвояющие бак-

терии, но и самим сине-зелёным некоторые авторы приписывают способность усваивать атмосферный азот.

Размножаются сине-зелёные водоросли преимущественно путём деления клеток; обогащённые новыми клетками, колонии часто не распадаются. У нитчатых форм наблюдается образование гетероцист — крупных пустых клеток, образующихся на разных расстояниях по длине нити; они вызывают распадение нити на отрезки из живых клеток, которые были заключены между гетероцистами; эти отрезки называются гормогониями и служат для расселения и размножения.

Половое воспроизведение отсутствует. Споры образуются у многих видов путём превращения в них обыкновенных вегетативных клеток. Оболочки их толстые, обеспечивающие сохранность живого содержимого.

Рис. 185. Колония носток (Nostoc) в капле воды под микроскопом (видны гетероцисты—крупные клетки).

Типичными представителями сине-зелёных являются: 1) Глеокапса малая (Gleocapsa minor), одноклеточная, очень мелкая водоросль, живущая колониями на разнообразных субстратах. В сырых местах колонии имеют вид сильно ослизнённых хлопьев сине-зелёного цвета, но бывают и другие окраски. Встречается она в шахтах, пещерах, на стенах домов и на земляных оградах, а также в большом изобилии в почвах и на поверхности их. Размножается делением; при этом оболочки материнских клеток сохраняются, и по мере дальнейших делений разрастаются, образуя целые семьи, заключённые в общую исходную для этих поколений оболочку. При полном расслизнении её клетки высвобождаются. 2) Осциллятория (Oscillatoria). Эта водоросль имеет нитчатую форму; её плоские нити состоят из одного вертикально расположенного ряда клеток. Нить одиночная, на конце отогнутая, окружённая тонким слоем слизи; верхушка нити находится в колебательном состоянии. Размножается гормогониями; распространена в стоячих пресных водоёмах. 3) Носток (Nostoc). Нитчатая водоросль, живущая большими колониями, соединяющимися в слизистые комки. Нити внутри комков извилистые, чётковидные, с гетероцистами, обеспечивающими размножение гормогониями. Живёт в почвах и водоёмах. 4) Стратоносток (Stratonostoc commune). Образует летом чёрные корочки, в огромном количестве покрывающие поверхность почвы в полупустынях СССР; после дождей они оживают и в слизи размножаются.

Некоторые закономерности в биологии и эволюции водорослей. Практическое значение водорослей. Хотя водоросли не проникают на большую глубину в океанах и морях (что стоит в связи с глубиной проникновения света), однако толща водного слоя, пригодная для заселения ими, настолько значительна, что фитопланктон занимает на земном шаре огромный объём. Свыше 90% всего фитопланктона содержится в поверхностном слое воды до глубины 40 *м*. Планктон — понятие сборное. Главную массу его составляют микроскопические животные, пищей которых в значительной мере являются разнообразные зелёные жгутиковые и микроскопические водоросли; среди последних большое место принадлежит разнообразным диатомовым. Зелёные водоросли в морском фитопланктоне отсутствуют, но в пресноводном являются обычными. Сине-зелёные водоросли также свойственны преимущественно пресноводному фитопланктону, а в морском большого места не занимают.

Все организмы планктона находятся в состоянии парения, помогающего им удерживаться в поверхностных слоях бассейнов. Для этого у них выработались разнообразные приспособления (газовые пузырьки в теле — так называемые псевдовакуоли; отложения масла, имеющего малый удельный вес; выделение слизи, поддерживающей водоросли во взвешенном состоянии, и др.).

Огромные количества водорослей выедаются веслоногими рачками и другими животными, так что лишь обломки их оседают в глубины, участвуя в мощных отложениях на дне океанов и морей.

В сезоны массового размножения фитопланктона вода кажется окрашенной в зелёный, синий и другие цвета; это явление известно под названием «цветения воды».

Фитобентос при изрезанности береговой линии суши земного шара, обилии подводных рифов, скал и т. п., при широком развитии эпифитного образа жизни у водорослей, также занимает огромные площади. Морской фитобентос представлен, главным образом, бурыми и красными водорослями. Бурые водоросли образуют у многих берегов мощные подводные джунгли. Миллионы тонн их выбрасываются штормами на берег.

Сине-зелёные водоросли приспособились к существованию в сильно солёных озёрах и в горячих источниках. Даже снежные поля в горах, а также в полярных областях, богаты водорослями, придающими этим полям зелёную или красноватую окраску в известные сезоны года.

Представление о том, что водоросли живут только в воде, неправильно. Почвенные водоросли встречаются повсюду. Особенно выделяются в этом отношении сине-зелёные водоросли. В Японии под поверхностным слоем почвы имеются мощные пласты студенистой массы, представляющие скопления сине-зелёных водорослей. Местное население употребляет их в пищу. В экологическом отношении сине-зелёные водоросли, подобно бактериям, обладают огромной приспособляемостью. В большом изобилии они поселяются на поверхности почвы в полупустынях и пустынях Казахстана и других республик Средней Азии. Весной и осенью, когда здесь выпадают дожди, сине-зелёные водоросли, наряду с лишайниками, усиленно размножаются и на поверхности и в толще почвы. С наступлением засушливого периода колонии сине-зелёных водорослей высыхают и превращаются в чёрные корочки, покрываемые пылью. В этом отношении выделяется с т р а т о н о с т о к. Ветры поднимают эти корочки в воздух и развевают их по пустыне. Но достаточно небольшого дождя, и эти корочки разбухают и оживают. Корочки водорослей можно находить даже в солонцовых и солончаковых пустынях.

Сине-зелёным водорослям некоторые исследователи присваивают азотфиксирующую роль. Это считается доказанным для таких водорослей, как Anabaena, Stratonostoc и др. Кроме того, некоторые способны к анаэробной жизни.

Не менее замечательны с в е р л я щ и е зелёные водоросли, внедряющиеся в раковины различных моллюсков и постепенно разрушающие их выделяемой ими щавелевой кислотой. Они способны медленно разрушать толщи известняков на земном шаре, коралловые рифы и т. п., пуская снова в ход эти огромные фонды углерода, издревле связанного в этих известняках.

Строение тела у водорослей имеет разнообразный характер: от одноклеточности до сложной дифференцировки мощного разветвлённого тела некоторых бурых водорослей на покровную, ассимиляционную, запасающую, проводящую и механическую ткани. Большинство водорослей имеет одноядерные клетки. Многоядерные организмы — слепая ветвь эволюции водорослей, приведшая к неклеточному строению. Водоросли отличаются значительным разнообразием форм хроматофоров. Крупные пластиды являются, однако, примитивными, потому что поверхность соприкосновения их с углекислотой несоизмеримо меньшая, чем общая поверхность мелких, но многочисленных хлоропластов у высших растений.

У водорослей ясно определяется такой исторический этап биологии растений, как чередование поколений. Оно возникло ещё в воде.

Редукция гаметофита и доминирующее положение спорофита определились у водорослей ещё в водной среде, и выход растений на сушу лишь закрепил этот эволюционный успех и дал ему дальнейшее развитие.

На водорослях заметно, как природа «искала» более целесообразные формы биологических явлений: различные типы хроматофоров, клеток, полового процесса, смены поколений и пр. Наземные растения (высшие) получили уже готовые биологические формы и ритмы после жестокого отбора в водной среде.

Многие водоросли являются пищей мелких животных, которые, в свою очередь, поедаются рыбами, поэтому рыбный промысел связан с планктоном и бентосом. В зарослях фитобентоса укрываются мальки рыб. Водоросли снабжают кислородом водные бассейны. С другой стороны, окисляя загрязнённые воды, они способствуют очистке их от гнилостных анаэробных бактерий. Водоросли используются человеком в пищу; кроме того, как корм для животных, как удобрение (азот, фосфор, калий, микроэлементы и др.) и как техническое сырьё. Большое пищевое значение имеют ламинарии, порфира, ульва и др. (в варёном виде). Кормовое достоинство водорослей проверено практикой на коровах, овцах и свиньях в скандинавских странах.

Фитопланктон имеет существенное значение в образовании сапропеля (т. е. отложений органического ила в водоёмах). Сапропель ныне находит широкое применение в сельском хозяйстве, как кормовой продукт. В образовании сапропеля принимают участие сине-зелёные, зелёные, диатомовые и разножгутиковые водоросли (из последних особенно ботриококк в озере Балхаш).

Из золы бурых и красных водорослей добывают иод, бром. Сухая перегонка водорослей даёт уголь, смолу, креозот, метиловый спирт, ацетон. Натриевая соль альгиновой кислоты (сырьём служат ламинарии) даёт превосходный клей, превышающий по склеивающей способности гуммиарабик в несколько десятков раз. Этот клей используется в текстильном производстве для аппретуры тканей, для проклеивания бумаги, скрепления цемента и др. Плёнки из альгината натрия, нанесённые на различные бетонные сооружения, на металлы, станки, древесину и пр., предохраняют от коррозии, гниения, разрушения.

Дающие клей водоросли многочисленны: филлофора, лауренция, гелидиум, кодиум, сцитозифон и др.

Из багряных водорослей добывают агар-агар (студень), используемый в микробиологии для культуры бактерий и применяемый широко в кондитерском производстве. Трепел диатомовых водорослей используется при изготовлении динамита, как «наполнитель» в кондитерском производстве, как заменитель пемзы при полировке древесины и пр.

Следует отметить ещё лекарственное значение водорослей (что объясняется, вероятно, содержанием в них иода и витаминов).

БАКТЕРИИ (BACTERIA)

К числу наиболее просто устроенных растительных организмов, видимых лишь при очень сильных увеличениях в микроскопе, принадлежат бактерии. Это прежде всего растения бесхлорофилльные в своём подавляющем числе видов, хотя ныне известны и такие, которые содержат специфичный для них бактериохлорофилл.

Бактерии занимают особое положение в растительном мире, так как родственные связи их с другими типами растений установить трудно. Ближе всего они примыкают к сине-зелёным водорослям, особенно их нитчатые виды. Отсутствие хлорофилла определяет бактерии, в общем, как гетеротрофные организмы.

Большинство бактерий — одноклеточны, но имеются и нитчатые многоклеточные виды. Клетка состоит из оболочки и цитоплазмы; наличие же ядра до сих пор оспаривается. В сущности, ядро у них установлено, но в весьма изменчивом состоянии, в виде ядерных частиц, богатых нуклеиновыми кислотами. Оболочка состоит из гемицеллюлозы и пектинов, а иногда из белковых веществ. Наружные слои оболочки нередко набухают, ослизняются и образуют буферную капсулу на поверхности клетки или общий слизистый чехол, если

клетки существуют колониями. Клетка нередко содержит различные пигменты.

Величина бактерий выражается в микронах и в долях микрона. Длина бывает в пределах 1—10 (редко больше) микронов, ширина — от 0,2 до 1 микрона. Внешние условия сильно влияют на размеры.

По форме различают четыре группы бактерий: а) кокки, или шарообразные бактерии, б) палочки (бациллы), или цилиндрические бактерии, в) вибрионы — изогнутые бактерии, г) спириллы, или извитые, штопорообразно скрученные бактерии.

Некоторые виды бактерий обладают активным движением благодаря жгутикам (ресничкам). Последние часто бывают длиннее самой бактерии, но становятся видимыми обычно после фиксации и окрашивания. Они представляют собой тончайшие выросты цитоплазмы. Количество их у разных видов бактерий различное. Бактерии способны плавать в жидкости, переползать и т. п.

Движение бактерий может происходить не только благодаря жгутикам, но и при помощи ритмического сокращения клеток, как у спирилл.

Внутри организма некоторых видов бактерий при известных условиях образуются споры. Это свойственно преимущественно палочкам. Каждая бактериальная клетка образует только одну спору. Содержимое клетки сжимается, уплотняется и покрывается новой, очень прочной оболочкой, способной долгое время предохранять протопласт споры от неблагоприятных внешних воздействий. Первоначальная оболочка бактерии разрушается и высвобождает спору. Такие споры легко разносятся ветром, водой, легко пристают к предметам. Ими богата атмосферная пыль, к которой споры прилипают, а также почва, грунтовая вода, наша пища, жильё и пр. Если одни условия вызывают образование спор (недостаток питания, воды и пр.), то другие условия, наоборот, благоприятствуют прорастанию этих спор (влажная и питательная среда, тепло).

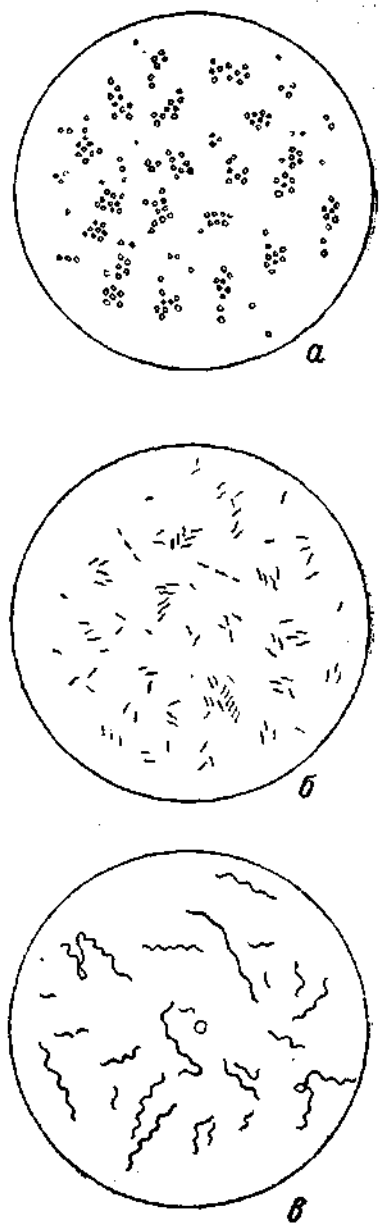


Рис. 186. Основные формы бактерий
а — кокки; б — палочки; в — вибрионы (в поле микроскопа).

Бактерии обладают сложным обменом веществ. Для некоторых из них характерно открытое Виноградским явление хемосинтеза, которое отличается от фотосинтеза тем, что синтез органических веществ из углекислоты происходит за счёт химической энергии, т. е. за счёт той энергии, которая получается при окислении различных минеральных веществ. Жизнедеятельность бактерий обусловлена обширной группой ферментов. Наряду с расщепляющими ферментами имеются и восстанавливающие (редуктазы).

Разным видам бактерий соответствуют определённые, строго специализированные ферменты б р о ж е н и я. Они вызывают брожения: спиртовое, молочнокислое, маслянокислое, уксуснокислое, брожение пектинов и пр. Брожение заменяет многим бактериям дыхание, но оно освобождает при окислении значительно меньшее количество энергии; так, например, при молочнокислом брожении молекула глюкозы распадается лишь на две молекулы молочной кислоты, в то время как в процессе дыхания глюкоза распадается до углекислоты и воды.

Бактерии в основном принадлежат к паразитам и к сапрофитам, иногда соединяя в себе эти оба способа питания. Среда для их развития чрезвычайно разнообразна. Они способны поселяться и развиваться в живых и мертвых тканях животных и растений, в растительных и животных продуктах.

Во многих случаях они составляют полезную для здоровья кишечную флору человека и животных. Живучесть различных бактерий особенно проявляется в стадии споры. При температуре в —245°Ц споры некоторых бактерий не погибают.

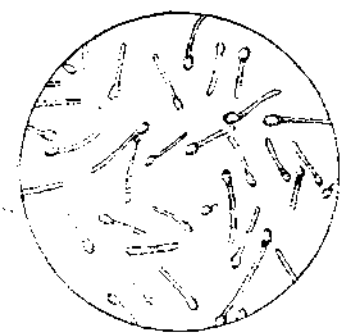


Рис. 187. Образование спор у бактерий.

Роль бактерий в природе велика, и в общем должна оцениваться, как глубоко положительная. Прежде всего они обусловливают круговорот веществ в природе, так как, разлагая органические вещества, превращают их в минеральные.

М и н е р а л и з а ц и я о р г а н и ч е с к и х с о е д и н е н и й в природе — в этом заключается основная роль бактерий.

Бактерии, как правило, сопутствуют всем остальным типам низших и всем высшим растениям, принося им огромную пользу, но нередко и вызывая в них опасные заболевания. Корневые системы высших растений окружены так называемой р и з о с ф е р о й. Эта сфера состоит из корневых выделений, из отмерших корневых волосков и т. п., т. е. она представляет собой среду, питательную для бактерий, массами поселяющихся в этой ризосфере. В этой зоне бактерий в сотни и тысячи раз большее количество, чем вне корневой зоны. Среди этих бактерий обычно находится а з о т о б а к т е р (Azotobacter), обладающий замечательным свойством фиксировать атмосферный азот и обогащать поэтому ризосферу азотными ресурсами для корней.

Этот деятельный микроб поселяется также в слизи, окружающей колонии водорослей, снабжая и их азотным материалом. Его обнаружили также в слоевищах лишайников. Другие азотфиксирующие бактерии переходят из почвы в коровую паренхиму корня бобовых растений. Ещё один азотфиксирующий микроб (анаэробный) был открыт русским микробиологом Виноградским. Вероятно, наиболее грандиозной работой почвенных микробов надо признать разложение клетчатки, производимое особыми видами микробов. Впервые это установил Омелянский. Трудно представить себе неисчислимую массу корней, которые остаются в земле после отмирания растений на всей суше. Эти скелеты корней состоят, главным образом, из целлюлозы; в них связаны огромные запасы углерода. Целлюлозные бактерии в почве разрушают эти скелеты. При распаде целлюлозы образуются моносахариды, органические кислоты и пр., которые, в свою очередь, используются различными другими видами бактерий (азотфиксирующими и др.). Целлюлозные бактерии наносят и некоторый вред, разрушая волокна хлопчатника в кипах, волокна льна, солому, шелковичные коконы, книги и газеты в библиотечных архивах.

Выше было отмечено, что для бактерий характерен х е м о с и н т е з. Он был открыт Виноградским, доказавшим, что в почвах существуют бактерии

(из группы Nitrosomonas и Nitrosococcus), которые производят окисление аммиака (выделяющегося в почве при распаде растительных и животных белков, вызываемом также бактериями) в азотистую кислоту, а затем другие бактерии (Nitrobacter) доокисляют азотистую кислоту в азотную. Таким образом, процесс обогащения почв и растений азотом целиком относится к деятельности азотфиксирующих, гнилостных и нитрифицирующих бактерий.

На деятельности бактерий основано получение кислого молока, сыра, уксусной кислоты, силосных кормов, получение свободного волокна из пучков склеренхимы лыка, конопли и др. Деятельность бактерий вызывает гниение мяса, рыбы и пр. (гниение — процесс распада белков). Следует отметить еще огромное значение бактерий, выделяющих полезные для нас антибиотики.

Достаточная влажность среды является необходимым условием для развития бактерий. Многие бактерии развиваются в темноте, другие требуют рассеянного света. Прямой солнечный свет быстро убивает большинство бактерий.

Размножение бактерий происходит путём деления клетки; при этом быстрота деления необычайна: через каждые 25—30 минут в среднем возникает новое поколение, т. е. число бактерий резко увеличивается. После деления дочерние клетки разъединяются не сразу. Они бывают скреплены слизью по 2—4 или в виде комочка. Весьма часто новые поколения не разъединяются, а остаются, благодаря скрепляющей их слизи, соединёнными в колонии в виде цепочек и тому подобных фигур.

СЛИЗЕВИКИ ИЛИ МИКСОМИЦЕТЫ (MYXOPHYTA)

Тело слизевика в том виде, как его часто наблюдают в дуплах пней или на складах коры различных деревьев (используемой для извлечения дубильных экстрактов) или на разрушающихся деревянных брусьях старых теплиц, представляет значительную по размерам желтоватую массу голой цитоплазмы с многочисленными ядрами. В этой стадии своего сложного жизненного цикла тело слизевика называется плазмодием. Благодаря непрерывному движению цитоплазмы плазмодий перемещается, направляясь к источникам влаги и пищи. Это — сапрофитный организм, проводящий в стадии плазмодия большую часть своей жизни, обнаруживая в это время отрицательный фототаксис (т. е. избегает освещённых мест). Через некоторое время плазмодий начинает проявлять противоположные физиологические тропизмы, а именно — он стремится к освещённым и сухим местам. Достигнув такого места, он теряет подвижность, сильно подсыхает и превращается в так называемое плодовое тело, покрытое сверху коркой (перидием). Плодовое тело образует спорангии, в которых возникают одноядерные споры. Благодаря развитию особых приспособлений споры разрыхляются, высвобождаются, подвергаясь рассеиванию ветром и воздушными токами. Попав на влажный субстрат, споры прорастают в одножгутиковые зооспоры, которые способны размножаться делением; зооспоры, спустя некоторое время, переходят в новую стадию; втянув жгутики, они превращаются в так называемые амебоиды, или миксамёбы. Это название дано ввиду сходства их с настоящими амёбами (простейшими животными организмами). Голая клетка миксамёбы способна переползать; кроме того, она также размножается делением. Потомство, возникшее от деления миксамёб, обнаруживает разнополость, и поэтому происходит попарная копуляция особей, а зиготы при соприкосновении соединяются в общий плазмодий (что было доказано в 1863 г. Ценковским); однако сливаются лишь цитоплазмы, отчего и получается многоядерный плазмодий, с которого и началось наше очень краткое описание. Представителем такого сапрофитного слизевика является эталий (Aethalium septicum), весьма распространённый в берёзовых и других лесах.

Известны также паразитные миксомицеты. К их числу принадлежит капустная кила (Plasmodiophora brassicae), поражающая корни всходов капусты. Этот паразит был открыт и впервые описан Ворониным. Корни рассады кочанной капусты искривляются и начинают утолщаться. Постепенно главный и боковые корни приобретают форму крупных опухолей. Кочана не образуется, растение увядает, а корни сгнивают и заражают спорами килы почву.

Весь процесс развития паразита требует ещё критического изучения.

Филогенетическое положение слизевиков неясное. Их связывают с гетеротрофными жгутиковыми, с теми видами, у которых наблюдается образование плазмодиев.

ГРИБЫ (FUNGI)

Грибы являются гетеротрофными организмами, лишёнными хлорофилла и каких бы то ни было пластид. Они ведут паразитный или сапрофитный образ жизни. Только немногие из них обитают в водной среде; огромное большинство их живёт на суше. Здесь они достигли исключительного видового и особенно внутривидового разнообразия и широкого географического распространения. В настоящее время известно свыше 70 000 видов грибов.

Тело большинства грибов состоит из особых нитей, называемых гифами. Гифы бывают разветвлённые и неразветвлённые, длинные и короткие. Гифа растёт своей вершиной или концами разветвлений; совокупность гиф называется мицелием, или грибницей. Размеры гифы разнообразны; поперечник её равен в среднем 1—15 микронам, в длину же гифы простираются иногда на значительное расстояние (несколько метров).

Примитивно устроенные грибы мицелия не имеют. Они представлены одной клеткой. Некоторые виды грибов имеют мицелий неклеточного строения; он сильно разветвлён, но поперечных перегородок гифы не имеют, и весь мицелий представляет как бы одну клетку. Образование поперечных клеточных перегородок по длине гифы характерно для высших форм грибов. Однако эти перегородки часто не являются сплошными, а в средней части имеют отверстие.

У многих высших грибов мицелий, развивая нити параллельными пучками, образует длинные тяжи, достигающие нескольких метров, пронизывающие древесину деревьев или деревянные балки в строениях. Эти тяжи дифференцированы наподобие своеобразных тканей — механической, проводящей и др. Помимо этого, гифы мицелия могут переплетаться и срастаться, и тогда на поперечном разрезе такое сплетение производит впечатление паренхимной ткани. Эта ложная ткань имеет специальное название плектенхимы. Ложной эта ткань является потому, что плазмодесмы отсутствуют. Оболочка гиф крайне редко бывает целлюлозной и состоит из других углеводов, также из пектинов, а чаще всего и со значительной примесью хитина (характерного вообще для покровной ткани насекомых), что делает такую оболочку непроницаемой для многих веществ.

Среди грибов широко распространена многоядерность клеток. Ядра у грибов мелкие. Если у водорослей многоядерность не способствовала их эволюции, то у грибов, наоборот, она имела долгое время прогрессивное значение.

Мицелий бывает поверхностный (экзогенный), когда он развивается на субстрате снаружи, или внутренний (эндогенный), когда он развивается в толще субстрата, внутри его. Последнее явление наиболее распространено в природе. Внутреннее развитие грибницы более целесообразно, так как оно лучше обеспечивает гриб питанием и предохраняет от вымерзания, высыхания, разрывов и т. п. Благодаря внутреннему развитию, мицелий способен просуществовать в качестве паразита или сапрофита долгие годы. У паразитных грибов развитие гиф происходит не только по межклеточным ходам, но и в полости самих клеток. Органы спорообразования являются всегда наружными, что обеспечивает свободное рассеивание спор.

Оболочка гифы часто пропитывается различными веществами, придающими ей прочность, и пигментами, окрашивающими её в бурый, чёрный и другие цвета. Мицелий многих грибов обладает свойством вступать при неблагоприятных условиях (как наступление зимы, засухи и пр.) в стадию покоя. При этом он отдаёт значительную часть воды своих клеток и тем самым приостанавливает процессы ферментации.

По продолжительности жизни грибы бывают однолетние, двухлетние и многолетние. Будучи многолетними паразитами, они нередко на всю жизнь связаны с заражённым хозяином; разрушая древесину, кору, образуя дупла и т. п., они являются причиной гибели хозяина и иногда переживают его, превращаясь из паразита в сапрофита.

Многолетние сапрофиты развиваются в лесной подстилке, на пнях, остатках корней, в почве, в деревянных строениях или в деревянных перекрытиях и балках каменных домов, в шпалах, деревянных мостах, на мокрых заборах и т. п. Как правило, сапрофитные грибы поселяются в изобилии в почвах, особенно перегнойных почвах, в моховых, торфяных субстратах, где они, наряду с бактериями, производят минерализацию органических соединений. Разложение растительных и животных остатков, навоза и т. п. происходит при содействии не только бактерий, но и грибов. В главе о корне указывалось, что так называемая м и к о р и з а представляет весьма распространённое явление. Микориза встречается часто у растений с повышенной транспирацией, так как только микотрофный режим в состоянии её обеспечить.

Существующее мнение о том, чтобы грибы всегда «избегают» света, неправильно. У большинства грибов образование спор и половой процесс происходят под влиянием световой энергии.

В отношении способа питания грибы разделяются на: 1) о б л и г а т н ы е паразиты и облигатные сапрофиты, т. е. ни в одной из фаз своего развития паразит не становится сапрофитом, и обратно;

2) ф а к у л ь т а т и в н ы е п а р а з и т ы, обычно паразитирующие, но в одной из стадий онтогенеза способные перейти на сапрофитизм;

3) ф а к у л ь т а т и в н ы е с а п р о ф и т ы, обычно ведущие сапрофитный образ жизни, но способные в одной из стадий онтогенеза прибегать к паразитизму.

Наконец, отдельную группу составляют грибы, тесно связанные с растениями, как партнёры в симбиозе.

Питание гриба совершается путём осмоса всей поверхностью мицелия, а в некоторых случаях также при помощи всасывающих ризоидов, как, например, у плесневых грибов, или присосков, как у ржавчинных, головнёвых и др. Отложение запасных питательных веществ сосредоточивается не в специальной ткани, а в той или другой части мицелия, в спорах, как зачатках будущих растений. Основными запасными веществами являются гликоген и жирное масло.

Вегетативное размножение у грибов осуществляется различными способами: 1) случайными о б р ы в к а м и м и ц е л и я; 2) о и д и я м и — клетками, на которые распадаются гифы; 3) п о ч к о в а н и е м, т. е. образованием боковых выростов на мицелии или даже на одной клетке, которые, разрастаясь, превращаются в самостоятельные клетки, отчленяющиеся от мицелия; 4) с к л е р о ц и я м и, которые образуются при сильном уплотнении сплетённых между собой гиф, сильно подсыхающих и покрывающихся снаружи твёрдой темноокрашенной оболочкой; они имеют форму рожков, подушечек, шариков и пр.; в клетках склероция содержится много запасных веществ; склероции весьма устойчивы к морозам, свободно перезимовывают на почве и весной прорастают прямо в плодовое тело; 5) х л а м и д о с п о р а м и — клетками, одетыми твёрдой оболочкой, образующимися в гифах из их клеток, в результате чего гифы распадаются; в хламидоспорах также

откладываются запасные вещества; устойчивость к морозам и сухости у них также высокая.

Бесполое размножение у грибов имеет основное значение и происходит посредством образования зооспор, конидий и спор. Зооспоры образуются у водных грибов. Число зооспор в зооспорангиях небольшое, но у некоторых видов, как у плазмопары, поражающей виноград, весенние зооспорангии очень крупны и образуют сотни зооспор. У надземных грибов зооспорангии заменены спорангиями и конидиями. Последние развиваются не просто на концах гиф, как зооспорангии у водных грибов, а на особых вертикальных ответвлениях гиф, называемых конидиеносцами. Конечные клетки конидиеносца, округляясь, образуют цепочки конидий, являющихся спорами наружного происхождения. Созревая, конидии отчленяются и отпадают. Конидиеносцы нередко могут ветвиться и на каждой ветви образовывать цепочки последовательно отчленяющихся конидий.

Внутреннее образование спор имеет место в спорангиях. Они представляют собой шаровидное или мешковидное вместилище, возникающее на спорангиеносцах. В спорангиях внутриродно образуются спорангиоспоры, приспособленные для распространения их ветром, воздушными токами, насекомыми и пр. Зооспорангий является прототипом спорангия, возникшего вследствие перехода грибов к сухопутным условиям жизни. Продуктивность наземных грибов при спороношении колоссальна: шампиньон в течение двух суток образует до 2 миллиардов спор; плодовое тело трутовика (Polyporus squammosus) производит до 10 миллиардов базидиоспор ежегодно.

Что касается полового процесса у грибов, то он является нередко очень сложным. Установлены изогамия, оогамия, зигогамия, а также своеобразные способы полового спороношения, свойственные только грибам. Описание их даётся при рассмотрении отдельных классов.

Тип грибы в настоящее время разделяется на следующие классы:

I. Архимицеты (Archimycetes) — грибы с полным отсутствием мицелия или с зачаточным мицелием; наиболее древний и примитивный класс грибов.

II. Фикомицеты (Phycomycetes) — грибы с мицелием неклеточного строения, гифы которого в вегетативном состоянии не имеют перегородок.

III. Аскомицеты, или сумчатые грибы (Ascomycetes), — грибы с многоклеточным мицелием. Споры развиваются в особых сумках (асках), откуда грибы и получили своё название.

IV. Базидиомицеты, или базидиальные грибы (Basidiomycetes), — грибы также с многоклеточным мицелием; споры развиваются снаружи на особых органах — базидиях.

V. Несовершенные грибы (Fungi imperfecti) — с многоклеточным мицелием; размножение бесполое, половое неизвестно[1].

КЛАСС *АРХИМИЦЕТЫ (ARCHIMYCETES)*

Эта древняя группа грибов не имеет вовсе мицелия или имеет его в зачаточной форме. Представителем первой является ольпидий. Особенно часто имеют дело с ольпидием капусты (Olpidium brassicae), который вызывает опасную болезнь капустной рассады, известную под названием чёрной ножки. Изучением её мы также обязаны Воронину. Гриб не имеет мицелия, клетка его состоит из голого одноядерного протопласта, паразитирующего

[1] В изучении всех этих классов грибов русская наука имеет крупнейшие заслуги; особенно известны классические работы Воронина, Ячевского, Траншеля, Курсанова, Бондарцева, Наумова, Вакина и др. Они изучали грибы всесторонне, с теоретической и практической стороны.

в клетках коры корня. Путём деления ольпидий образует паразитический многоядерный плазмодий, который через некоторое время превращается в шарообразный зооспорангий с трубчатым отрогом, прободающим стенки клеток. Возникшие зооспоры, снабжённые одним жгутиком, выходят наружу через трубку зооспорангия в почвенную воду и передвигаются к близлежащим клеткам эпидермиса корня капусты; здесь они прободают оболочку и выпускают протопласт в новую, незаражённую клетку хозяина.

Половое размножение ольпидия изогамное. Гаметы со жгутиками, сливаясь попарно, образуют планозиготу с двумя жгутиками и двумя неслившимися ядрами. В этой стадии слились только цитоплазмы. Проникнув в клетку эпидермиса, планозигота втягивает жгутики, покрывается толстой оболочкой и зимует в такой стадии. Только на следующий год пробуждение начинается со слияния ядер. При прорастании зиготы ядро делится редукционно. Разрастаясь, многоядерная ткань образует зооспорангий. Каждое ядро с частью цитоплазмы даёт начало зооспоре.

КЛАСС *ФИКОМИЦЕТЫ (PHYCOMYCETES)*

Мицелий фикомицетов «неклеточный», не расчленённый перегородками, но многоядерный. Фикомицеты бывают водные и наземные. Бесполое размножение у водных осуществляется з о о с п о р а м и, образующимися в зооспорангиях, а у наземных — с п о р а м и. Половое размножение у одних видов состоит в простом слиянии протопластов двух грибниц, у других же видов образуются антеридии и оогонии, и оплодотворение даёт ооспору.

Класс фикомицетов обширный и насчитывает несколько сот видов. Он делится на два подкласса в соответствии с особенностями полового процесса: а) о о м и ц е т ы (Oomycetes), с оогамным типом полового процесса, б) з и г о м и ц е т ы (Zygomycetes), у которых — зигогамия.

П о д к л а с с *Оомицеты (Oomycetes)*

Подкласс оомицеты содержит два семейства— с а п р о л е г н и е в ы х (Saprolegniaceae) и п е р о н о с п о р о в ы х (Peronosporaceae).

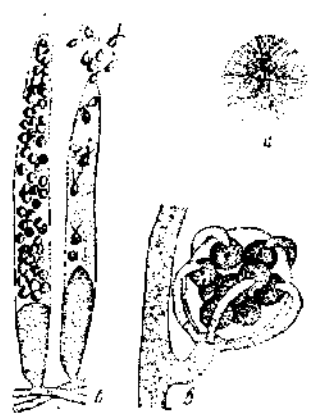


Рис. 188. Сапролегния

а — мицелий гриба на мёртвой мухе; *б* — зооспорангий и зооспоры; *в* — оогоний с яйцами, охваченный отрогами антеридия.

Здесь рассматриваются лишь единичные представители. С а п р о л е г н и я (Saprolegnia) развивается в воде на трупах насекомых, а также паразитирует на икре рыб. Если бросить в стакан с водой мёртвую муху, через несколько дней на теле мухи образуется белая паутинка, представляющая собой разветвлённый нечленистый мицелий сапролегнии. Некоторые гифы мицелия на пальцеобразных концах образуют зооспорангии, отделяющиеся от остальной части мицелия перегородкой. На верхушке зооспорангия оболочка лопается, зооспоры выходят в воду. Эти зооспоры имеют яйцевидную форму и два жгутика на переднем суженном конце. Вскоре, однако, из этих зооспор, после некоторых видоизменений в их форме и поведении, появляются другие зооспоры, но другого строения: они почковидные по форме, с двумя жгутиками в углублении, направленными в противоположные стороны. Эти зооспоры находят трупы насекомых или икру рыб, на которых и прорастают в мицелий.

При половом процессе, наступающем в плохих условиях питания, отдельная нить мицелия на конце шаровидно разрастается и превращается в оогоний; появляется перегородка, отделяющая оогоний от остальной части гифы. В оогонии лишь несколько ядер с частями цитоплазмы развиваются в яйцеклетки, остальные ядра дегенерируют. Антеридий развивается на конце смежной гифы. Разрастаясь, он приближается к оогонию, тесно примыкает к нему и развивает трубчатый отрог. Внутри антеридия нормально развивается лишь несколько ядер, остальные, как и в оогонии, отмирают. Оболочка оогония имеет поры, через

которые отрог антеридия внедряется внутрь оогония и вводит туда ядра. Из оплодотворённых яйцеклеток образуются толстостенные ооспоры, долгое время сохраняющие всхожесть. Прорастая, ооспора делится редукционно и превращается в многоядерный зооспорангий, из которого выходят зооспоры, прорастающие в гифы.

Семейство пероноспоровых является уже наземным, и органы размножения у него иные. Многие представители данного семейства — паразиты, жертвами которых нередко становятся наши ценные культурные растения.

Фитофтора (Phytophtora infestans). Этот гриб принадлежит к наиболее опасным паразитам картофеля. Мицелий его развивается во внутренних тканях вегетативных органов картофеля. Болезнь распознаётся при появлении на нижней стороне листьев бурых пятен с белым налётом. Этот налёт состоит из спорангиеносцев, выставленных из внутреннего мицелия на наружную сторону листа через устьица. Мицелий же в мезофилле листа развивается в межклеточных ходах и вызывает отмирание клеток. Спорангиеносцы на верхушке вздуваются и образуют зооспорангии с характерным сосцевидным выростом; поодиночке зооспорангии опадают, а на месте их появляются новые. Внутри зооспорангия развивается от 8 до 16 почковидных двужгутиковых зооспор. Зооспорангии падают на другой лист и в дождливую погоду вскрываются. Зооспоры прорастают каждая в гифу, которая через устьице внедряется в мезофилл листа и развивается по межклеточникам. Спорангиеносец у фитофторы после отчленения зооспорангия не замирает, а продолжает развиваться и образует новый зооспорангий. Это повторяется неоднократно. Спорангиеносцы при этом могут ветвиться симподиальным путём, всякий раз сдвигая верхний зооспорангий ещё до его опадения и продолжая рост. Зооспорангий фитофторы может и без образования зооспор непосредственно прорастать в гифу (при сухой погоде).

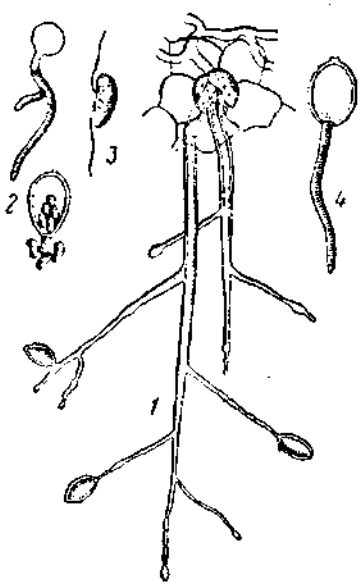


Рис. 189. Фитофтора (картофельная гниль)

1 — спорангиеносцы, свисающие из устьиц нижней стороны листа; *2* — зооспорангий и образование в нём зооспор; *3* — зооспора; *4* — прорастание зооспорангия непосредственно в гифу.

Мицелий гриба, возможно, перезимовывает в клубнях и в почве. Половой процесс у фитофторы неизвестен, но у других пероноспоровых происходит по типу оогамии.

К пероноспоровым грибам относится возбудитель болезни мильдью. Он носит название плазмопары (Plasmopara viticola). Мильдью опасная болезнь винограда. Мицелий плазмопары развивается в межклеточных ходах, образуя гаустории, которыми проникает в полости клеток. Спорангиеносцы выставляются через устьица нижней стороны листа наружу целыми кистями. Зооспорангии при опадении или дают зооспоры, или непосредственно прорастают в мицелий. Поражаются листья, а также стебли и ягоды. К осени образуются зимующие ооспоры, которые с листьями опадают и могут несколько лет сохранять всхожесть.

Подкласс *Зигомицеты (Zygomycetes)*

Грибы с сильно развитым разветвлённым нечленистым мицелием и половым процессом в виде зигогамии. Зигомицеты зооспор не образуют; образуются только споры.

К числу зигомицетов относится порядок мукоровых (Mucorales). Представителем их является головчатая плесень (Mucor mucedo). Гриб развивается сапрофитически на растительных продуктах (например, на увлажнённом хлебе, помещённом в затемнённое место), на навозе и пр. Мицелий после прорастания споры, попадающей с пылью на субстрат, пышно развивается и пронизывает

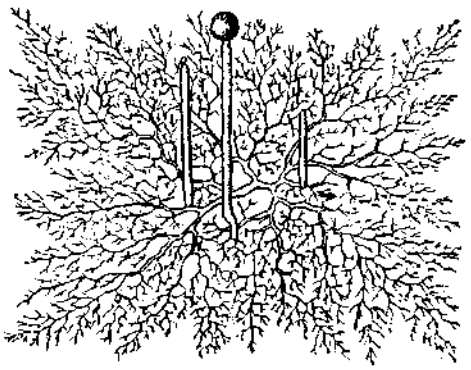


Рис. 190. Мицелий головчатой плесени (Mucor mucedo) со спорангиеносцами.

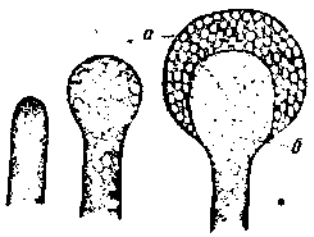


Рис. 191. Развитие спорангия у головчатой плесени (Mucor mucedo)

а — споры; *б* — булавовидное расширение колонки (схема).

его во всех направлениях, распространяясь также по поверхности. От мицелия приподнимаются вертикально спорангиеносцы, заканчивающиеся наверху шаровидным спорангием. Спорангий отграничивается перегородкой от спорангиеносца; последний образует колонку, которая представляет собой вдающуюся внутрь спорангия перегородку. Спорангий является многоядерным, и содержимое его дифференцируется на множество многоядерных

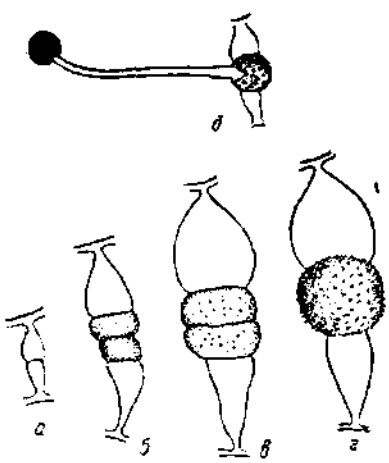


Рис. 192. Половой процесс у головчатой плесени

а, б, в — этапы зигогамии; *г* — созревание зигоспоры; *д* — прорастание зигоспоры в зародышевый спорангий.

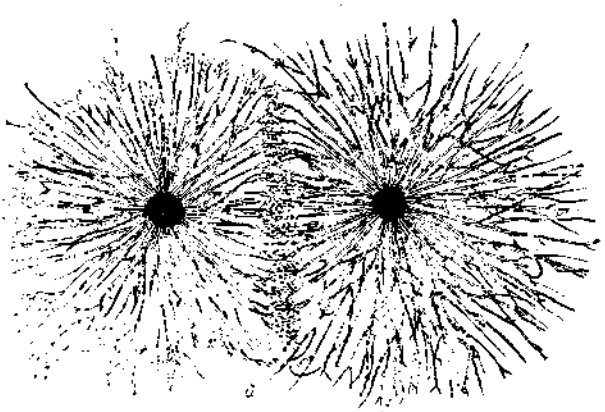


Рис. 193. Зигогамия при соприкосновении двух гетероталличных особей плесневого гриба

а — массовое образование зигоспор.

спор, которые после расплывания спорангия выпадают, разносятся ветром и в благоприятных условиях прорастают в новый мицелий. Физиологически мицелий неоднороден: наблюдаются плюс-мицелии и минус-мицелии. Морфологически это не проявляется. При сближениях таких гетероталличных нитей, они вздуваются на концах и срастаются. На этих расширенных концах образуется по одной крупной многоядерной клетке, отграниченной перегородкой от остальной части гифы. Общая стенка двух многоядерных клеток рас-

слизняется и происходит слияние протопластов, причём ядра сливаются попарно. Образовавшаяся клетка с диплоидными ядрами называется зигоспорой. Она разрастается, покрывается твёрдой шиповатой оболочкой и некоторое время остаётся в покоящемся состоянии. При прорастании из неё появляется обычно неразветвлённая гифа с так называемым зародышевым спорангием наверху. В нём перед образованием спор происходит редукционное деление ядер, так что многоядерные споры будут гаплоидные, причём часть из них будет со знаком плюс, часть — со знаком минус. Вырастающие из них мицелии обнаруживают гетероталлизм. Из других мукоровых заслуживают упоминания мукоровые дрожжи (Mucor racemosus), вызывающие алкогольное брожение в сахаристых жидкостях.

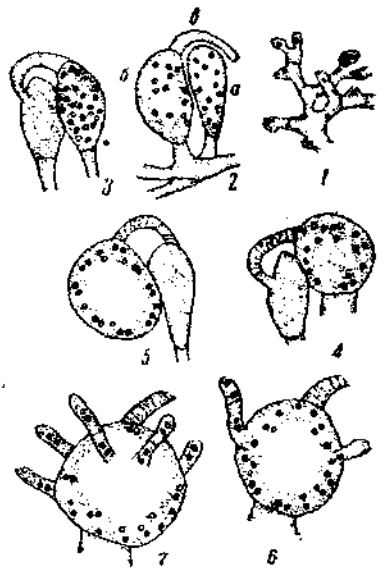


Рис. 194. Развитие сумчатого гриба пиронемы (Pyronema confluens)

1 — мицелий; 2 — половые органы: а — антеридий, б — аскогон архикарпа, в — трихогина; 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.

У мукоровых размножение может происходить путём образования оидий и хламидоспор.

КЛАСС *СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ (АСКОМИЦЕТЫ) (ASCOMYCETES)*

Аскомицеты относятся к высшим грибам. В настоящее время их известно более 37 000 видов. Мицелий их является многоклеточным, т. е. гифы разделены поперечными стенками на ряд клеток. Перегородки не сплошные, с отверстием в центре. Такой мицелий называется членистым. Большинство аскомицетов отличается многоклеточным мицелием с многоядерными, реже одноядерными, клетками. Аскомицеты являются наземными обитателями. Среди них установлено очень много вреднейших паразитов наших культурных растений.

Жизненный цикл многих сумчатых грибов стал известен благодаря классическим работам Воронина.

Отличительной особенностью аскомицетов является образование спор в особых сумках. Чтобы отчётливо представить себе развитие сумок, необходимо рассмотреть предшествующий ему половой процесс. Удобным объектом служит гриб пиронема (Pyronema confluens). Этот гриб из порядка дискомицетов (с мясистыми плодовыми телами) растёт группами на лесных гарях. На гифах мицелия образуются группами женские и мужские половые органы (рис. 194). Женский орган представлен в виде изменённого оогония, называемого архикарпом. Последний состоит из нижней расширенной части — аскогона, и верхней трубчатой, изогнутой — трихогины. Образующиеся рядом антеридии имеют цилиндрическую форму. При соприкосновении этих органов трихогина врастает своим концом в полость антеридия и содержимое последнего перемещается в аскогон. Здесь цитоплазмы сливаются, а мужские и женские ядра располагаются попарно в так называемые дикарионы, но не сливаются. Аскогон начинает прорастать в гифы, которые называются аскогенными (так как служат для образования асков, т. е. сумок). Эти гифы во время роста значительно разветвляются; дикарионы в это же время делятся митотически (каждое ядро отдельно) и тем самым умножают число дикарионов. Последние передвигаются во все окончания ветвящихся аскогенных гиф и, таким образом, распределяются по одному в их

верхушках. Пропустив дикарионы в свои окончания, гифы образуют перегородки и становятся многоклеточными. Верхушечные клетки с дикарионами ещё претерпевают некоторые сложные изменения, в результате которых окончательно дифференцируются верхушечные двухъядерные материнские клетки для образования сумок. Каждая из этих клеток вытягивается в мешковидную сумку. В сумке, наконец, и происходит копуляция (слияние) двух ядер дикариона и образование зиготы. Однако зигота вскоре делится редукционно, затем следуют ещё два деления (митозом), и в сумке получается восемь ядер, вокруг которых обособляются участки цитоплазмы, покрывающиеся оболочками. В сумке теперь восемь аскоспор. Так как не вся цитоплазма сумки употреблена на образование спор, то последние окружены материнской плазмой, носящей теперь особое название — эпиплазма.

Во время роста и ветвления аскогенные гифы обрастают со всех сторон обыкновенными гаплоидными вегетативными гифами. Сочетание этого рода гиф с диплоидными аскогенными и с сумками образует плотное сплетение, называющееся плодовым телом, а верхний слой его с сумками называется гимениальным слоем. В промежутках между сумками вырастают параллельные им бесплодные нити, называющиеся парафизами. Они имеют буферное значение.

Нередко в аскоспорах происходит деление ядра, так что они становятся многоядерными и даже многоклеточными. Созревшие сумки имеют высокое осмотическое давление, так как эпиплазма насыщается сахаром вследствие гидролиза гликогена. Повышенный тургор вызывает вскрытие особой поры или крышечки на верхушке сумки и выбрасывание через это отверстие аскоспор. У некоторых сумчатых сумки открываются пассивно вследствие высыхания.

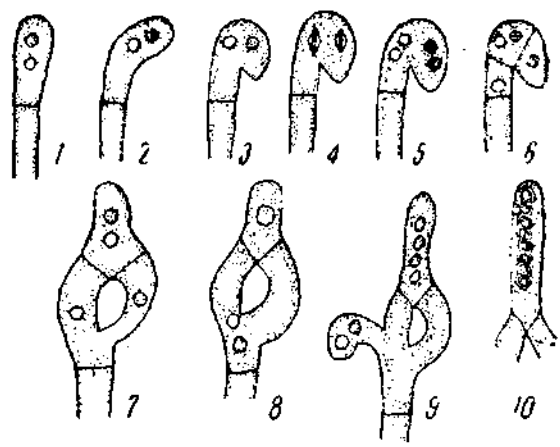


Рис. 195. Образование сумки

1 — дикарион на верхушке аскогенной гифы; *2—7* — схема сложного завершения полового процесса, сопровождающегося вычленением некоторых продуктов деления дикариона; *8* — образование зиготы; *9* — развитие сумки, в которой произошло редукционное деление и образование тетрады спор; *10* — сумка с восемью аскоспорами.

Для сумчатых грибов характерны три типа плодовых тел:

1) клейстокарпий, замкнутое плодовое тело, сумки которого освобождаются лишь при разрушении его оболочки;

2) перитеций, вначале замкнутый и вскрывающийся при созревании сумок небольшим отверстием;

3) апотеций, открытое, часто блюдцевидное тело, гимениальный слой которого развивается открыто на его поверхности.

Тип плодового тела имеет большое значение для классификации сумчатых грибов.

Класс Аскомицеты делится на два подкласса: голосумчатые (Gymnoasci), не развивающие плодовых тел, и плодосумчатые (Carpoasci), развивающие их.

Подкласс *Голосумчатые (Gymnoasci)*

Голосумчатые отличаются отсутствием плодовых тел и развитием сумок непосредственно на мицелии или в отдельных клетках.

Порядок **Первичносумчатые (Protoascales)**

Сумки одиночные, образуются прямо из зиготы или бесполым путем.

Типичными представителями являются пивные дрожжи (Saccharomyces cerevisiae). Клетки дрожжей одноядерные, обыкновенно одиночные, сферической или овальной формы. Отличаются способностью к размножению почкованием. Образующиеся на клетке выросты превращаются путём дальнейшего разрастания в клетки, подобные произведшей их, после чего они отчленяются перетяжкой. Это совершается быстро, поэтому дрожжи размножаются интенсивно (при благоприятных условиях).

При истощении питательной среды ядро вегетативной клетки дважды делится и образуется сумка с четырьмя спорами. Это происходит без предварительного полового процесса. У других видов дрожжей, например, у Saccharomyces Ludwigii, установлено, что в одной сумке образуется по две пары гетероталличных аскоспор, которые конъюгируют ещё в сумке при её вскрытии. Иногда же они сливаются при прорастании, причём на короткое время образуется дикарион, но вскоре ядра сливаются.

Пивные или хлебные дрожжи имеют огромное практическое значение. Во время хлебопечения развивается алкогольное брожение; ему предшествует переход крахмала в сахар, а последний сбраживается дрожжами в этиловый спирт и углекислоту по такой схеме:

$$\underset{\text{(глюкоза)}}{C_6H_{12}O_6} \rightarrow 2CO_2 + \underset{\text{(этиловый спирт)}}{2C_2H_5OH} + 25 \text{ больших калорий}$$

Во время хлебопечения спирт улетучивается, а углекислота распирает тесто, которое, если содержит клейковину, раздувается и даёт ноздреватый хлеб (полости возникают от скопления углекислого газа).

Как видим, энергетический эффект от брожения во много раз меньше, чем от дыхания.

Порядок **Экзоасковые (Exoascales)**

Сумки образуются прямо на мицелии, содержащем в клетках дикарионы. Один из представителей порядка—многолетний паразитный гриб тафрина (Taphrina pruni) —поражает ветви, цветки и плоды сливы. Другой вид тафрины (T. cerasi) вызывает образование «ведьминых мётел» на деревьях вишни и черешни. Третий вид (T. deformans) вызывает курчавость листьев у деревьев персика.

Подкласс ***Плодосумчатые (Carpoasci)***

Подкласс плодосумчатых делится на шесть порядков, из которых мы рассмотрим четыре, а именно: плектасковые (Plectascales), перисporиевые (Perisporiales), пиреномицеты (Pyrenomycetales) и дискомицеты (Discomycetales).

Порядок **Плектасковые (Plectascales)**

Плектасковые имеют замкнутое плодовое тело (клейстокарпий). Органы спороношения вскрываются у них лишь после полного созревания. Многие виды распространены в почве, где играют большую роль в режиме высших растений, создавая трудно проницаемый войлок из мицелиев. Другие виды известны как плесени. Представителем их является кистевик (Penicillium glaucum), поселяющийся на зрелых сочных плодах (вишни и пр.) и на разных пищевых продуктах (хлебе и др.). Мицелий членистый, проникающий внутрь субстрата и распространяющийся на поверхности в виде войлочных пятен. Характерно образование конидий. У кистевика конидиеносцы имеют

вид вертикальных нитей, которые кверху ветвятся, образуя короткие цилиндрические клетки, называемые стеригмами. Последние отчленяют цепочки шарообразных конидий, вначале бесцветных, а в зрелом состоянии зелёных или синих. Конидии падают и прорастают в гифы. При половом процессе мужские и женские гифы штопоровидно закручиваются одна вокруг другой. Плодовое тело представляет рыхлое сплетение гиф с беспорядочно расположенными в нём сумками.

Другой вид, Penicillium notatum, приобрёл известность, как продуцент антибиотика пенициллина.

К этому же порядку относится другой род плесени — аспергилл или лееч-ный гриб (Aspergillus). Легко отличается от кистевика своими одноклеточными конидиеносцами, без стеригм. Цепочки конидий располагаются на булавовидном окончании конидиеносца веерообразно и опадают поодиночке или группами базипетально (т. е. от верхушки к основанию). Виды аспергилла развиваются на плодах и других растительных продуктах. Известны и патогенные виды.

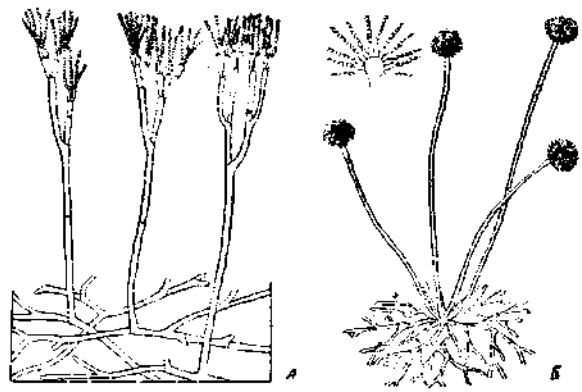


Рис. 196. *А* — кистевой гриб (Penicillium); *В* — лееч-ный гриб (Aspergillus).

Плодовое тело аспергилла — мелкий шарообразный клейстокарпий.

Порядок **Периспориевые (Perisporiales)**

Периспориевые имеют замкнутое плодовое тело (клейстокарпий), заключающее одну или несколько сумок, но сумки не разбросаны без всякого порядка, как у плектасковых, а располагаются параллельно. Сюда относятся грибы из семейства мучнисторосяных (Erysiphaceae), паразитирующие на листьях, стеблях, соцветиях и плодах растений. Мицелий белого цвета, в виде паутинки, округлых белёсых налётов, развивается на поверхности листьев и завязей. Внутрь субстрата мицелий не проникает, и только присоски его внедряются в клетки кожицы. Размножаются преимущественно конидиями, которые цепочками развиваются на коротких конидиеносцах.

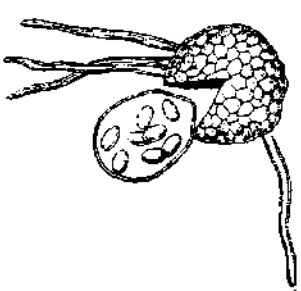


Рис. 197. Вскрывшийся клейстокарпий мучнистой росы крыжовника и освободившаяся сумка с аскоспорами.

а) Сферотека (Sphaerotheca mors uvae). Этот паразит известен под названием американской мучнистой росы. Он поражает крыжовник, смородину и некоторые другие растения. В начале летнего периода на молодых побегах появляются белые округлые налёты, которые превращаются в белые подушечки во время конидиальной стадии. Разрастаясь и сблизившись, они сливаются в сплошной покров грибницы, паразитирующей на эпидермисе. Поражаются также и ягоды. Затем мицелий становится бурым. В клейстокарпии обычно только одна сумка с восемью овальными аскоспорами. Они остаются в сумке в течение всей зимы на отвалившихся листьях и ягодах.

б) Мучнистая роса злаков (Erysiphe graminis). Один из наиболее распространённых у нас паразитов на культурных и диких злаках. Несмотря на морфологическое сходство представителей этого вида на разных родах злаков, что делает этот вид якобы всеядным, на самом деле он крайне специализирован, и те формы его, которые паразитируют на пшенице, не могут заражать рожь, ячмень и другие роды злаков. Мицелий развивается поверхностно на листьях, стеблях, колосьях и даже остях. Имеет вид вначале белых паутинистых, потом розовеющих подушек, вначале рассеянных, а потом сливающихся в сплошные мицелиальные покровы на листьях. Гаустории мицелиев проникают в кожицу через кутикулу и внешние стенки. Они удлинённые и иногда даже немного ветвятся. Подушки представляют собой в первой половине лета сплетение мицелия, конидиеносцев и цепочек конидий, а в дальнейшем на них появляются антеридии и оогонии и, наконец, зимующие клейстокарпии, шаровидные, в виде мелких чёрных головок, погружённые в сплетение гиф. Внутри каждого от 8 до 16 сумок, по 8 аскоспор в каждой.

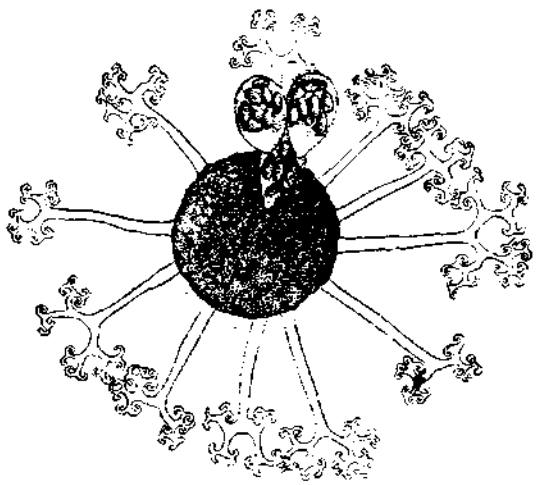


Рис. 198. Вскрывание клейстокарпия мучнистой росы дуба (Microsphaera alphitoides).

Erysiphe graminis f. tritici поражает, главным образом, яровую пшеницу.

Опавшие осенью листья с клейстокарпиями служат источником заражения озимых пшениц. На них проросшие аскоспоры образуют зимующую грибницу, имеющую вид плотных бурых подушек на нижних листьях озимой пшеницы. Весной продолжается развитие паразита на озимых и затем происходит заражение конидиями яровых пшениц. Конидии переносятся насекомыми (Горленко).

в) Мучнистая роса дуба (Microsphaera alphitoides). Сильно распространившаяся у нас заносная болезнь дуба поражает листья и стебли. Размножается конидиями и аскоспорами. Особенно страдают сеянцы в питомниках, а также в лесах.

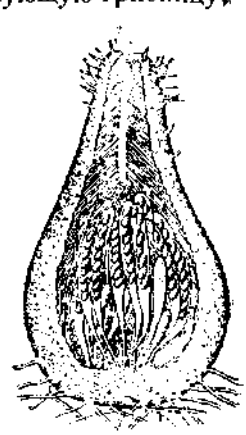


Рис. 199. Перитеций с сумками и аскоспорами.

Порядок **Пиреномицеты (Pyrenomycetales)**

Представители этого порядка имеют плодовое тело в виде перитеция, иногда сильно суживающееся наверху незначительным отверстием, через которое последовательно выставляются наружу созревающие узкие вытянутые сумки, выбрасывающие споры.

Порядок этот очень многочисленный по числу видов и разделяется на много семейств, которые рассматриваются в специальных руководствах по микологии. Мы же рассмотрим здесь только такой важный паразитный гриб, как спорынья (Claviceps purpurea). В конце лета на колосьях ржи можно наблюдать длинные, слегка изогнутые темнолиловые рожки, торчащие из колосков. Эти рожки являются склероциями. Они состоят из плотного сплетения

гиф, потерявших значительную часть воды и затвердевших. Опадая на почву, склероции перезимовывают на ней. Они способны к прорастанию после промораживания. Весной на отсыревших склероциях развиваются красноватые головки, сидящие на ножках. Каждая головка представляет собой строму. В головке сперва развиваются половые органы на гифах (аскогон и антеридий), происходит оплодотворение, затем развиваются аскогенные гифы с дикарионами, затем — образование перитециев. В них находятся длинные сумки, без парафиз между ними. В каждой сумке содержится восемь узких игловидных спор, нередко распадающихся на членики, каждый из которых способен к заражению; они созревают ко времени цветения ржи и, будучи выброшенными из сумок через отверстие плодового тела, попадают при помощи ветра или насекомых на цветки колосьев, прорастают в мицелий, который внедряется в завязь пестика. Мицелий выделяет сладкую липкую жидкость, так называемую «медвяную росу», привлекающую мух и других насекомых. К этому времени мицелий прорывает стенки завязи и развивает множество конидий, которые вместе со сладкой жидкостью прилипают к насекомым и переносятся на здоровые цветки. К концу лета мицелий в опустошённых им и ненормально разрастающихся завязях начинает уплотняться и образует описанные выше склероции.

Заражение спорыньей нередко носит характер массовых эпифитотий [1]. Склероции спорыньи ядовиты. Они содержат алкалоид эрготин, вызывающий судорожное сокращение мышц. Вместе с тем, их широко используют в гинекологической практике.

Рис. 200. Спорынья (Claviceps purpurea)

А — колос ржи со склероциями спорыньи; *а* — конидиальная стадия в завязи цветка ржи; *б* — прорастание склероция; *в* — продольный разрез через головку стромы; *г* — перитеций с сумками; *д* — сумки с аскоспорами.

Порядок Дискомицеты (Discomycetales)

Грибы этого порядка имеют открытое плодовое тело, которое называется апотецием. Сумки и окружающие их парафизы располагаются палисадно на гимениальном слое, выстилающем плоскую верхнюю (внутреннюю) часть блюдцеобразного апотеция, который, закладываясь в виде замкнутого тела, затем принимает открытую форму при созревании сумок. Этот порядок также полиморфный, но мы упомянем лишь нескольких представителей одного семейства пезизовых. У дискомицетов сумки открываются либо особой крышечкой, как у рассматриваемых здесь пезизовых, либо порой, как у других семейств.

а) Склеротиния (Sclerotinia). Этот гриб поражает плоды яблони, сливы и др. Заражение возможно конидиями и аскоспорами, попадающими на зелёные плоды и прорастающими в мицелий, который внедряется в толщу плода. Снаружи мицелий даёт конидиальное спороношение. Плод к осени высыхает (мумифицируется), опадает на землю, мицелий же превращается в склероций и перезимовывает. Весной мицелий развивает апотеции.

[1] Эпифитотия — массовое заболевание у растений.

б) Пезиза (Peziza vesiculosa). Сапрофитный ярко окрашенный гриб, поселяющийся на навозных кучах.

в) Сморчок настоящий (Morchella esculenta). Съедобный весенний гриб, распространённый в широколиственных лесах средней полосы СССР. По внешнему виду плодовое тело напоминает собой шляпочный гриб, но это сходство сейчас же исчезает, если присмотреться к шляпке. Она не гладкая, а волнистая, с чашевидными углублениями неправильной формы, отделёнными друг от друга волнистыми стенками. Шляпка непосредственно переходит в полый пенёк, чем сморчок и отличается от шляпочных грибов. Поверхность шляпки занята гименией, который в разрезе обнаруживает сумки и парафизы. В средней полосе европейской части СССР часто встречается шапочка сморчковая (Verpa bohemica) — в лиственных, особенно осиновых, лесах; съедобные свойства невысоки. Кроме сморчка и шапочки, существует еще строчок (Gyromitra esculenta), по Василькову — условно съедобный, иногда ядовитый; отличается от сморчка складчатой поверхностью бурой шляпки (у сморчка поверхность ячеистая). Растёт в сосновых лесах, на вырубках, на песчаной почве.

Рис. 201. Съедобный гриб сморчок (Morchella esculenta).

КЛАСС *БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ (BASIDIOMYCETES)*

Класс базидиальных грибов содержит свыше 20 000 видов. Базидиальные грибы отличаются от сумчатых тем, что органом полового спороношения у них является не сумка, а базидия. Если в сумке споры развиваются внутри неё, т. е. эндогенно, то базидия образует наружные споры, т. е. экзогенные. Их называют базидиоспорами в отличие от аскоспор сумчатых грибов и в отличие от спорангиоспор других классов грибов, не имеющих полового спороношения. Базидиальные грибы отличаются от сумчатых также тем, что специальные половые органы у них не образуются.

Цикл развития начинается с того, что базидиоспоры, прорастая, образуют гаплоидные мицелии. Так как споры несут в себе зачатки гетероталлизма, то и мицелии развиваются раздельнополыми, хотя половых органов не образуют. Если два гетероталличных мицелия встречаются, ядро клетки одного из них переползает в клетку другого и образуется дикарион, партнёры которого делятся одновременно. Мицелий, образовавшийся от слияния двух гаплоидных, является более мощным и долговечным. В дальнейшем развитие идёт по типу аскогенной гифы, но, в то время как у сумчатых грибов стадия дикариона была кратковременной и проявлялась лишь в виде аскогенных нитей, у базидиальных грибов стадия дикариона является преобладающей в жизненном цикле гриба. Отличительной чертой является образование базидии, по своей роли аналогичной сумке. В начале своего развития базидия не отличается от сумки. И та и другая имеют дикарион в результате незавершённого полового процесса. Затем сложным путём наступает фаза, когда ядра сливаются. Вслед за этим зигота дважды делится (в сумке — обычно трижды). Первое деление —

редукционное. Клетка при этом разрастается в виде продолговатого мешка, который и носит название б а з и д и и. На верхнем конце базидии или на боковых сторонах её появляются четыре трубчатых выроста, которые на верхушке заканчиваются иногда шарообразно. В эти четыре шарообразных окончания переходят четыре ядра базидии, и таким образом на последней наружно возникают четыре б а з и д и о с п о р ы. Выросты, на которых они сидят, называются с т е р и г м а м и. Впоследствии эти базидиоспоры активно отбрасываются или же просто отчленяются и падают на почву.

Типы базидий различны. Если деление не сопровождалось цитокинезом, то получается одноклеточная базидия, или х о л о б а з и д и я. Если цитокинез имел место, получается четырёхклеточная базидия, или ф р а г м о б а з и д и я. Соответственно этому базидиомицеты делятся на два подкласса: х о л о б а з и д и о м и ц е т ы (Holobasidiomycetes) и ф р а г м о б а з и д и о м и ц е т ы (Phragmobasidiomycetes).

Прорастая, базидиоспора даёт мицелий. Во время редукционного деления происходит физиологическая детерминация пола, так что базидиоспоры у многих видов потенциально гетероталличны, поэтому при прорастании они дают раздельнополые мицелии. Но у некоторых видов (например, у головнёвых грибов) базидиоспоры копулируют между собой по типу зигогамии, находясь ещё на базидии, и тогда зигота прорастает прямо в мицелий. Это и есть половое спороношение.

Одни базидиомицеты образуют плодовые тела, другие их не образуют, и в этом случае базидии возникают прямо на гифах. Плодовое тело, на котором развивается гимениальный слой, состоит из компактно переплетённых гиф и имеет разнообразную форму: шляпки с ножкой или пеньком у шляпных грибов, копытообразных наростов у трутовиков (на стволах деревьев), плёнки у домового гриба и пр.

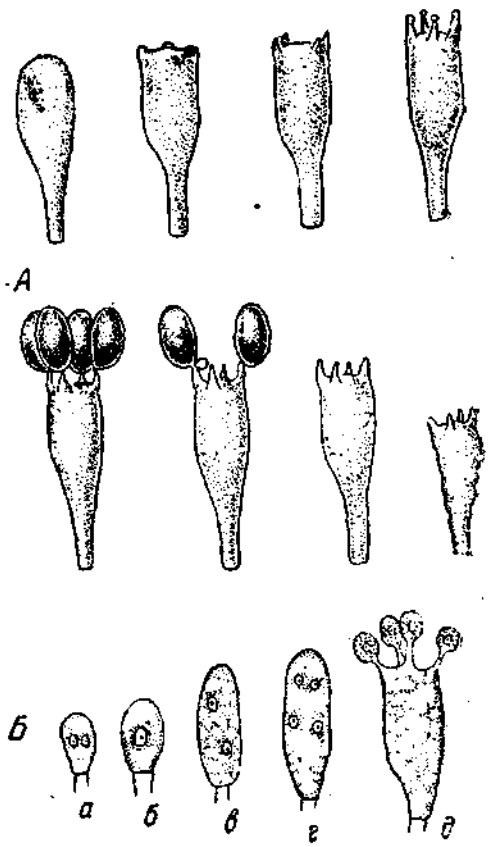


Рис. 202. Развитие холобазидии и опадение зрелых базидиоспор

А — наружный вид; Б — внутреннее строение: а — дикарион; б — слияние ядер; в — первое редукционное деление; г — второе деление; д — базидия с четырьмя базидиоспорами.

Каждый из подклассов базидиомицетов подразделяется на четыре порядка. Мы рассмотрим здесь по два порядка из обоих подклассов, а именно: 1) из холобазидиомицетов — порядки г и м е н о м и ц е т ы (Hymenomycetales) и г а с т е р о м и ц е т ы (Gasteromycetales); 2) из фрагмобазидиомицетов порядки г о л о в н ё в ы е (Ustilaginales) и р ж а в ч и н н ы е (Uredinales).

Подкласс *Холобазидиомицеты (Holobasidiomycetes)*

Порядок гастеромицетов отличается от гименомицетов закрытым плодовым телом, имеющим перидий. Только после созревания спор перидий лопается и высвобождает споры. Гименомицеты имеют открытое плодовое тело.

Порядок **Гименомицеты (Hymenomycetales)**

Этот порядок содержит более 10 000 видов (по некоторым данным до 12 000), главным образом сапрофитных, развивающихся в почве и на различных растительных остатках; имеется, однако, немало опасных паразитных видов. В порядке хорошо заметна эволюция плодового тела, которое у низших представителей имеет вид плёнок, состоящих из рыхлого сплетения гиф, причём базидии располагаются на верхней стороне этой плёнки. В дальнейшем развитие шло в направлении увеличения массы и сильного уплотнения плодового тела, а также в перемещении гимения (слоя, состоящего из базидий) на нижнюю или на внутреннюю свободную поверхность плодового тела.

Гимений, или гимениальный слой, имеет вид палисадного слоя из тесно расположенных базидий вперемежку с бесплодными нитями. Он развивается на так называемом гименофоре, плотной основе из сплетённых гиф. После созревания базидий споры сбрасываются вследствие увеличения осмотического давления в базидиях (как и в сумках).

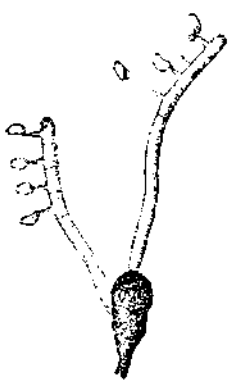


Рис. 203. Фрагмо-базидии линейной ржавчины пшеницы.

Среди гименомицетов семейства трутовиковых и пластинниковых имеют наибольшее значение. Среди них много полезных, съедобных шляпных грибов, обитателей наших лесов, но есть и ядовитые; много чрезвычайно опасных разрушителей живой и мёртвой древесины. Порядки различаются между собой по форме гименофора. У трутовиковых гименофор трубчатый, и гимений выстилает внутреннюю поверхность трубок, а у пластинниковых гименофор пластинчатый, и гимений развивается на пластинках.

СЕМ. ***ТРУТОВИКОВЫЕ (POLYPORACEAE).*** Гименофор плодового тела у высших представителей этого семейства образует множество отвесно расположенных трубочек, образованных в мясистой траме (сплетение гиф), но с открытыми отверстиями, направленными книзу. Гимений с плодущими базидиями и бесплодными базидиолами выстилает внутреннюю поверхность этих трубочек. Плодовое тело однолетнее или многолетнее, отстоящее на субстрате в виде копыта, или раковины, или шляпки с ножкой и т. п.; консистенция его сочная или сухая, деревянистая. Мицелий этих видов внутренний, развивается в живой или мёртвой древесине, а также в лесных почвах, где он является микоризным. Споры при созревании выбрасываются в полость трубочки, но ровно настолько, чтобы они свободно проваливались и выпадали из трубочки вниз.

У низших представителей этого семейства плодовые тела плоские, прижатые, гименофор образует извилины, на поверхности которых развивается гимений. Между этими крайними типами строения существуют переходные формы.

Представителем видов с просто устроенным плодовым телом является обычный домовый гриб (Serpula domestica) — опасный разрушитель домовых деревянных материалов (балок, перекрытий и пр.) — белого цвета, паутинистый, постепенно темнеющий; он проникает в сырую древесину, которую постепенно разрушает, вызывая распад целлюлозы; на поверхности древесины он развивает, помимо паутинистых подушек, длинные плотные мицелиальные тяжи, состоящие из проводящих и механических гиф. Эти тяжи способны забираться в смежные этажи здания. Поражает преимущественно деловую древесину ели, сосны, липы, березы, и не может развиваться в древесинах, богатых дубильными веществами (дуб, каштан). При обнаружении домового гриба поражённые им части надо сжигать, а профилактическим средством служит горячий трёхпроцентный раствор фтористого натрия и другие фтористые соединения.

Существенный вред нашим лесам приносят представители родов Fomes, Frametes и Polyporus.

Настоящий трутовик (Fomes fomentarius). Паразитирует преимущественно на взрослых берёзе и буке, продолжая развиваться и на отмерших деревьях. Плодовое тело многолетнее, копытообразное. Гименофор трубчатый. Помимо базидиоспор, развивающихся на нижней стороне плодового тела, образуется ещё множество конидий на верхней стороне тела. Разрушение древесины происходит очень быстро; заражённые деревья следует удалять.

Ложный трутовик (Fomes igniarius). Паразитирует на многих наших лиственных породах, особенно на осине, берёзе, липе, ольхе, дубе. Заражение происходит при поранении деревьев, а это часто бывает в парках, где привыкли формовать деревья.

В то время как настоящий трутовик разрушает древесину от периферии к центру, ложный трутовик вызывает сперва центральную «гниль», что приводит к образованию дупла. Плодовое тело копытообразное, многолетнее.

Рис. 204. Трутовик, разрушающий древесину деревьев.

Корневой трутовик (Fomes annosus). Поражает чаще хвойные породы. Плодовые тела образуются в области корневой шейки. Многолетний паразит. Вызывает изреженность кроны, суховершинность; является причиной ветровалов.

Берёзовый трутовик (Polyporus betulinus). Поражает только берёзу, весьма быстро разрушая не только древесину, но и камбий. Разрушает также берёзовые дрова. Плодовое тело однолетнее, мягкое, с загнутым краем. Больные деревья надо удалять и сжигать.

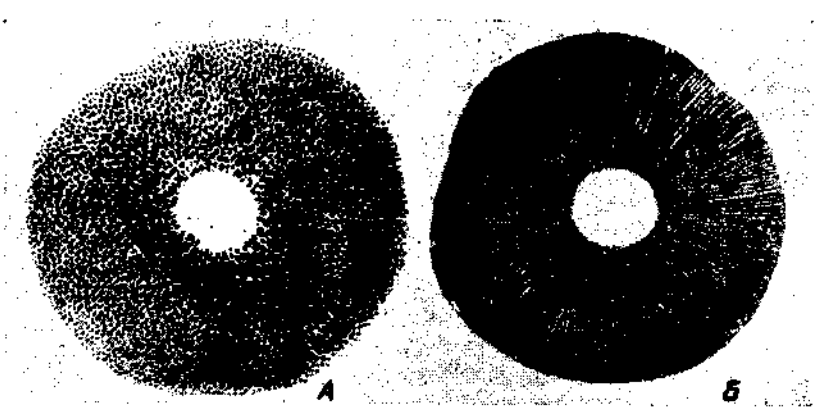


Рис. 205. Общий вид трубчатых (слева) и пластинчатых (справа) гименофоров.

Сосновый трутовик (Frametes pini). Поражает взрослые деревья сосны, вызывая разрушение стволов. Плодовое тело крупное, деревянистое, копытообразное, нарастающее ежегодно в течение многих лет. Образуется высоко над поверхностью почвы.

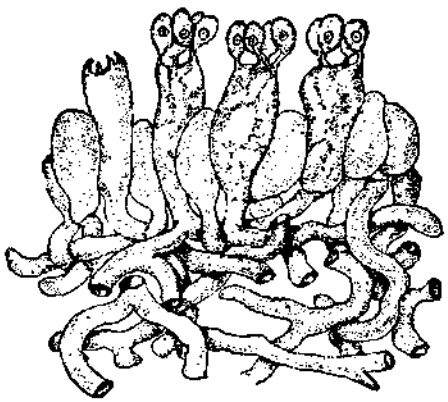


Рис. 206. Развитие базидий на гимениальном слое.

Елевый трутовик (Frametes abietis). Поражает ель.

Представители рода Boletus развивают почвенный мицелий и образуют микоризы. Плодовое тело однолетнее, эфемерное, мясистое, состоящее из первичной шляпки и вторичной ножки (шляпка развивается раньше). Трубчатый гименофор развивается на нижней стороне шляпки. Род содержит ряд ценных съедобных грибов: белый гриб, или боровик (Boletus edulis), распространённый в сосновых и других лесах, березовик (B. scaber), осиновик (B. versipellis) и др.

СЕМ. *ПЛАСТИННИКОВЫЕ (AGARICACEAE).* Грибы с пластинчатым гименофором, наиболее многочисленные. Плодовое тело имеет форму шляпки, сидящей своей центральной (иногда боковой) частью на ножке. На нижней стороне шляпки, от центра её к периферии, радиально расходятся многочисленные вертикально направленные пластинки, на которых развивается гимений, состоящий из густых рядов базидий, перемежающихся с базидиолами. Базидиоспоры выпадают в промежутки между пластинками. Грибы развиваются в почве, богатой остатками органических веществ, или реже на гнилых пнях. Многие из них являются микоризными. Плодовое тело развивается постепенно в почве, сперва в виде комка гиф, который постепенно нарастает, пробивается на поверхность почвы; шляпка первое время прижата краями к пеньку, прикрытая вместе с ним покрывалом (рис. 208). Затем растущая шляпка разрывает покрывало, которое у некоторых видов сохраняется на ножке только в виде ободка или бахромы. Большинство съедобных шляпных грибов принадлежит к этому семейству. Многие шляпные грибы служат пищей диким животным и даже приспособились распространять свои споры таким способом: споры проходят неповреждёнными через пищеварительный тракт. Это более надёжный способ расселения, так как ветер в лесу незначителен, а шляпки слишком низко расположены над поверхностью почвы.

Рис. 207. Поперечный разрез через трубчатый гименофор у трутовика

а — при малом увеличении, *б* — при большом увеличении.

Типичные представители:

а) Шампиньон обыкновенный (Psalliota campestris). Шляпка гриба толстая, мясистая, белая, с молодыми пластинками розового цвета. Пенёк в верхней части с ободком в виде кольца. Это кольцо представляет собой обрывок покрывала, соединявшего снаружи шляпку с ножкой. Один из лучших съедобных грибов, появляющихся на влажных унавоженных пастбищах. Успешно культивируется в парниках. Гриб не микоризный.

Кроме того, сюда относятся следующие съедобные грибы: сыроежки, рыжики, грузди, лисички и пр.

б) О п ё н о к осенний (Armillaria mellea). Этот гриб хотя и съедобен, но является паразитом наших лесных деревьев. Поражает особенно пни хвойных и лиственных пород. Гриб развивает ризоморфы чёрного цвета в виде разветвлённых шнуров, которые пронизывают камбиальный слой и древесину. Дерево гибнет, а опёнок продолжает некоторое время жить на трупе.

в) М у х о м о р красный (Amanita muscaria). Шляпка яркокрасная, с рассеянными белыми хлопьями, остатками покрывала. Пенёк белый. Обитает в лесах и на лесных полянах. Сильно ядовит.

П о р я д о к **Гастеромицеты (Gasteromycetales)**

Гастеромицеты являются сапрофитными грибами, развивающими мицелий в перегнойной лесной и луговой почвах. Находящаяся под перидием закрытого плодового тела ткань называется г л е б о й. Она состоит из многочисленных камер, стенки которых выстланы базидиями и прослойками бесплодной ткани. Представителем этого порядка являются д о ж д е в и к и (Lycoperdon gemmatum, L. echinatum) — в молодом состоянии съедобны.

Рис. 208. Постепенное развитие плодового тела на подпочвенном мицелии шляпного гриба.

П о д к л а с с ***Фрагмобазидиомицеты (Phragmobasidiomycetes)***

Головнёвые и ржавчинные грибы; плодовых тел не имеют.

П о р я д о к **Головнёвые (Ustilaginales)**

Представители этого порядка составляют несколько сот видов, и все они являются паразитными организмами. Мицелий членистый, сильно разветвлённый, развивающийся в межклеточном веществе и межклеточниках и внедряющийся присосками в полость клеток. Больше всего страдают цветки, которые нацело разрушаются мицелием головнёвых грибов. Вместо урожая зерна, в колосе или метёлке злака оказывается огромное количество головнёвых спор.

а) Т в ё р д а я г о л о в н я п ш е н и ц ы (Tilletia tritici). Вредный паразит, приносящий значительные убытки зерновому хозяйству. Споры этого вида головни, разносимые ветром и другими способами, часто прилипают к зёрнам пшеницы и при высеве прорастают вместе с ними. При прорастании ядро головнёвой споры делится редукционно. Образуется не фрагмобазидия, а неразделённая на клетки трубка, на которой возникает восемь нитевидных базидиоспор. Они оказываются «разнополыми» и копулируют между собой попарно, ещё сидя на базидии. Образуются четыре спаренные клетки с дикарионами. Прорастая, каждая из четырёх даёт мицелий, который может внедриться в проросток пшеницы. Заразив конус нарастания, гриб растёт вместе с хозяином (внешне это незаметно); мицелий проникает по стеблю кверху и внедряется в колос. Однако до цветения колоса никакие внешние признаки болезни не проявляются. Цветение колоса всегда сопровождается усиленным развитием мицелия головни в завязи. Он начинает ветвиться. Оболочки мицелия набухают и остудняются, а протопласты разделяются появившимися перегородками на отдельные клетки. Эти клетки разрастаются, округляются, одеваются прочной оболочкой и превращаются в головнёвые споры, в которых дикарион уже слился

в одно ядро. Околоплодник остаётся целым, так что зерновка не распадается, и споры в уцелевшей оболочке зерновки попадают в урожай зерна. Вместе с зерном они высеваются и, прорастая, заражают проросток.

Заражение может происходить не только в зерне, но и в цветке. Заражение возможно только до того, пока проросток не образовал третьего листа. После этого клетки эпидермиса уже окрепнут, и мицелий не может внедряться в них.

б) Пыльная головня пшеницы (Ustilago tritici). Один из вреднейших паразитов пшеницы, приносящий большие убытки зерновому хозяйству. Головнёвая спора диплоидная, одноядерная. При прорастании её происходит редукционное деление. Образовавшиеся четыре клетки фрагмобазидии, без образования базидиоспор, ещё в базидии попарно копулируют. Из зигот вырастают два диплоидных мицелия, которые проникают в семяпочку и в конце концов сохраняются в зародыше зерновки. При прорастании мицелии развиваются вместе с проростком пшеницы и к колошению попадают в колос, во все его колоски и цветки. Всё соцветие, кроме главной оси, разрушается мицелием в процессе питания. Ко времени колошения мицелий распадается на многочисленные головнёвые споры, являющиеся по существу хламидоспорами. Партнёры дикарионов в них сливаются.

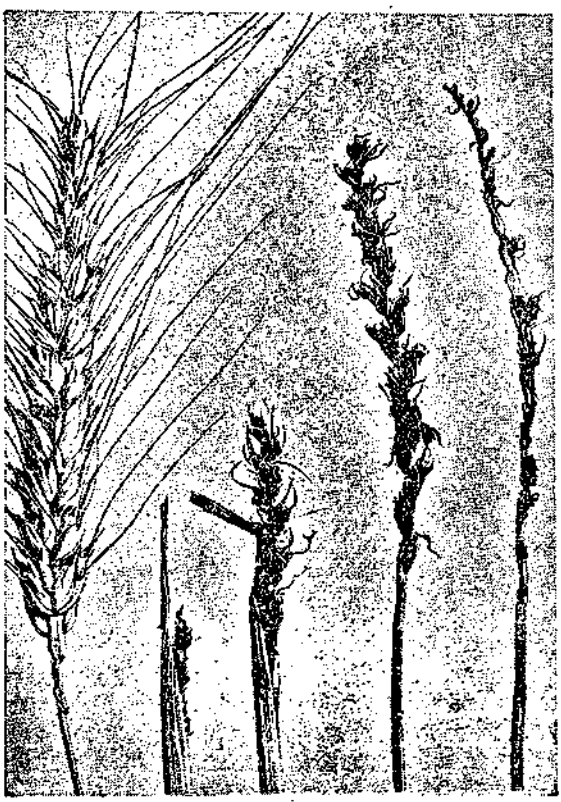


Рис. 209. Колосья мягкой пшеницы: крайний слева — нормальный, остальные поражены пыльной головнёй.

в) Пыльная головня овса (Ustilago avenae). Головнёвые споры гриба образуются в цветках овса. Высыпаясь на почву, дают при прорастании фрагмобазидию. Копулировавшие базидиоспоры дают мицелий, который проникает в проростки овса.

г) Пузырчатая головня кукурузы (Ustilago zeae). Гриб вызывает характерные вздутия початков, узлов и других частей кукурузы. Споры могут образовываться не только в соцветиях, но и в других органах (корнях, стеблевых узлах).

Все головнёвые грибы наносят огромный ущерб культуре хлебных злаков.

Порядок Ржавчинные (Uredinales)

Значительный по количеству видов порядок. Ржавчинные грибы паразитируют на высших растениях. Многие из наших культурных растений, в особенности хлебные злаки, сильно поражаются этими грибами.

В биологическом отношении ржавчинники исключительно интересны. Некоторые виды обладают сложным циклом размножения, проходя последовательно ряд разнохарактерных стадий, при условии использования двух и

более хозяев. Иначе говоря, ржавчинники — разнохозяйные паразиты (есть, однако, и однохозяйные).

Линейная ржавчина совершает полный цикл развития при наличии двух хозяев — барбариса и пшеницы. Одни стадии проходят на барбарисе, другие — на пшенице. Корончатая ржавчина овса развивается на двух хозяевах — крушине и овсе.

Линейная ржавчина (Puccinia graminis). На листьях барбариса весной можно наблюдать характерное заболевание в виде желтых пятен; между клетками мезофилла развивается мицелий ржавчинника с присосками, внедряющимися в клетки. Мицелий состоит из одноядерных клеток и является гаплоидным. На нём образуются спермогонии или пикниды. Последние представляют собой маленькие колбообразные вместилища, погружённые в палисадную ткань листа и открывающиеся вскоре наружу выходным отверстием.

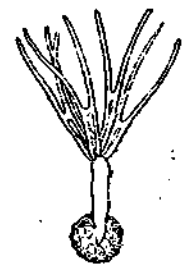


Рис. 210. Прорастание хламидоспоры твёрдой головни (Tilletia tritici); конъюгация (попарно) нитевидных базидиоспор.

Вся внутренняя поверхность полости спермогония густо выстлана, словно волосками, отростками гиф. На этих отростках развиваются округлые одноядерные споры, называемые спермациями или пикноспорами. Как и вся пикнида, они окрашены в оранжевый цвет, что объясняется наличием каротина, растворённого в запасном масле. Устье спермогония окружено ещё пучком особых бесплодных нитей, называемых перифизами.

Пикноспоры потенциально-гетероталличны. Возможно, что они здесь же попарно копулируют и дают начало диплоидному мицелию, который развивается в мезофилле листа, проникая особенно в губчатую ткань. Клетки его с дикарионами. Вскоре на нижней стороне пластинки листа барбариса появляются оранжевые пятна. Здесь сложным путём развиваются чашеобразные эцидии, вместилища, погружённые в губчатую ткань мезофилла. Дно эцидия выстлано параллельными трубчатыми клетками (базальные клетки), отходящими от мицелия. Последовательно на этих клетках сверху вниз возникают ряды эцидиоспор, расположенных цепочками. Эцидиоспоры содержат дикарион, переданный им мицелием с двухъядерными клетками. По данным других учёных, двухъядерность эцидиоспор возникает в самих эцидиях. Попав на лист или стебель пшеницы, эцидиоспора прорастает в гифу, которая через устьице внедряется в мезофилл влагалища листа или кору стебля, где и развивается в мицелий; последний также состоит из двухъядерных клеток. На этом мицелии, под покровом эпидермиса, на коротких отрогах гиф возникают во множестве уредокучки с летними спорами, или уредоспорами. Они располагаются линиями вдоль жилок листа, отчего ржавчина и называется линейной. Прорвав эпидермис, уредокучки выступают наружу в

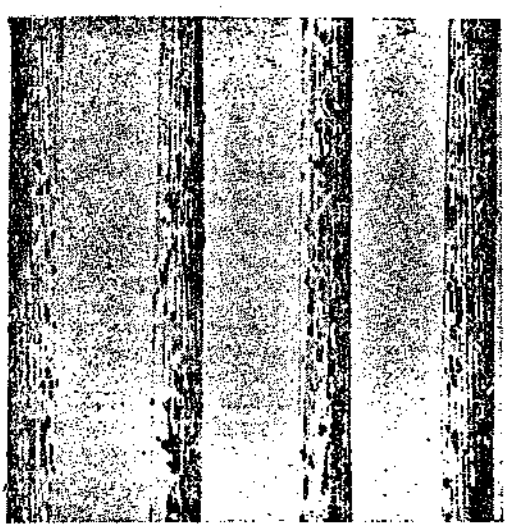


Рис. 211. Стебли пшеницы, поражённые линейной ржавчиной.

виде ржаво-красных подушек; цвет их объясняется присутствием каротина.

Уредоспоры многочисленны. Они также остаются двухъядерными. Отрываясь от своих ножек, уредоспоры разносятся насекомыми и ветром, попадая на здоровые растения или на другие листья того же растения. Они прорастают снова в мицелий, т. е. эта стадия может повторяться всё лето, создавая множественность очагов инфекции и являясь основным путём распространения ржавчины. На увядающих листьях и стеблях пшеницы уредокучки сменяются телейтокучками, на которых развиваются зимние споры, или телейтоспоры. Уже в телейтоспоре наступает слияние двух ядер в одно. Телейтоспора — обыкновенно двухклеточная. Она имеет толстую оболочку, позволяющую споре перезимовывать. Весной телейтоспора прорастает в базидию. При прорастании ядро телейтоспоры, перейдя в базидию, делится редукционно, образуя четыре клетки. Базидиоспоры, отчленившись от базидии, попадают на молодые, едва распустившиеся листья барбариса, прорастают в мицелий с одноядерными клетками, который пронизывает палисадную ткань, развивается в мицелии, образующие снова спермогонии и эцидии. Уредоспоры на юге также перезимовывают и весной заражают непосредственно пшеницу.

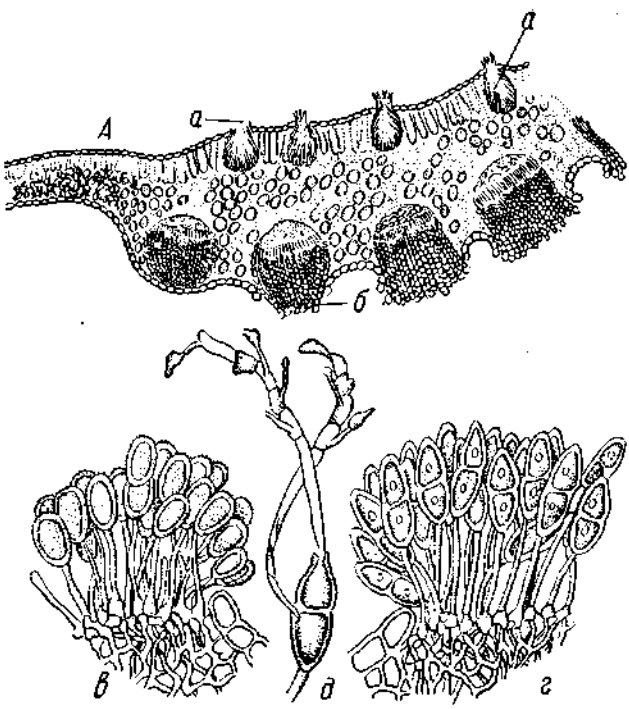


Рис. 212. Линейная ржавчина (Puccinia graminis)

А — поперечный срез поражённого листа барбариса: *а* — спермогонии (пикниды) на верхней стороне листа; *б* — эцидии на нижней стороне листа; *в* — уредокучки с уредоспорами; *г* — телейтокучки со спорами; *д* — прорастание телейтоспоры во фрагмобазидии.

Кроме линейной ржавчины, сильнейший вред пшеницам наносят бурая ржавчина (Puccinia triticina) и отчасти жёлтая ржавчина (P. glumarum).

КЛАСС *НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (FUNGI IMPERFECTI)*

Очень многочисленный класс грибов с членистым мицелием, но размножающийся только конидиями. Среди них много вредных паразитов, особенно относящихся к роду фузариум (Fusarium), виды которого поражают сеянцы культурных растений. Эту болезнь агрономы называют раком корневой шейки. Столь же опасным вредителем является так называемый вилт хлопчатника, поражающий древесину стебля и корня. Он относится к роду Verticillium. Злаки поражаются грибом Helminthosporium, картофель — Macrosporium, листья плодовых растений — Clasterosporium, многие культурные растения поражаются церкоспорой и т. д. Полный цикл развития многих несовершенных грибов остаётся неизученным. По мере выяснения цикла виды несовершенных грибов нередко переносятся в класс сумчатых и других грибов.

Филогенетическое положение грибов. Вопрос о происхождении грибов ещё неясен. Судя по водному образу жизни простейших грибов, они зародились

в воде и, несомненно, связаны с водорослями. С последними сближает их сходство в таких органах, как нити, зооспорангии и зооспоры, оогонии и антеридии, копуляционные отроги и ряд других. Некоторые считают, что грибы произошли от зелёных нитчаток в результате редукции хлорофилла у некоторых форм, приспосабливавшихся к сапрофитному питанию. Другие считают, что грибы ведут начало от наиболее простых организмов — бесхлорофильных жгутиковых. Эти предположения говорят о монофилетическом происхождении грибов.

Сторонники полифилетического происхождения считают, что различные классы грибов произошли от разных классов водорослей, преимущественно зелёных и красных. Тогда пришлось бы признать параллельные линии формообразования в разных классах.

В настоящий период грибы находятся в состоянии расцвета. Об этом можно судить по их исключительной специализации. Они настолько приспособились к покрытосеменным, что успешно следуют за их развитием: так, например, линейная ржавчина в настоящее время имеет около 200 физиологических рас, приспособленных к определённым формам пшеницы. Ферментный аппарат грибов приобрёл в процессе эволюции сильную пластичность. Специализация паразитных грибов в отношении хозяина настолько значительна, что нередко служит целям классификации высших растений. Эволюционные успехи грибов тесно связаны с таковыми у покрытосеменных растений, и от них зависят. Как и покрытосеменные, грибы находятся в стадии усиленного видообразования.

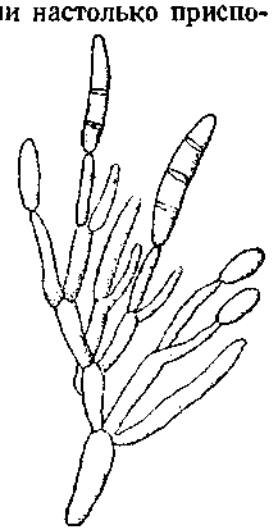


Рис. 213. Несовершенный гриб (Fusarium): конидиеносцы с многоклеточными изогнутыми конидиями.

Практическое значение грибов. Основная роль грибов в природе — минерализация органических соединений. В этом отношении они сходны с бактериями. Уступая вообще бактериям в этой роли, они в отдельных зонах занимают первое место; так, например, в тундрах грибы более деятельны как минерализаторы, чем бактерии, вследствие низких температур в почвах; в лесной подстилке кислая среда в особенности благоприятствует развитию грибов. Огромную положительную роль грибы выполняют в качестве микоризы. В последние годы грибы приобрели большую популярность как продуценты антибиотиков и витаминов.

Как пищевые растения, многие шляпные грибы очень ценятся населением. По питательности их приравнивают к мясу, однако эта репутация преувеличена. По существу, грибные продукты в том виде, как их употребляют, являются транзитным материалом, так как наличие хитина в клеточных оболочках делает белки грибов неусвояемыми. Только измельчение сушёных грибов в муку высвобождает белки. Вкусовое же значение грибов всеми признаётся.

Некоторые грибы используются на заводах для получения лимонной кислоты. Дрожжевые грибы имеют огромное мировое значение, прежде всего в хлебопечении.

Другая сторона деятельности грибов резко отрицательная. Производство растительных и животных продуктов в народном хозяйстве терпит огромные убытки от порчи их грибами. Лесные массивы, деловая древесина, шпалы, деревянные мосты, речной флот и др. разрушаются грибами. Урожаи хлебного зерна, растительного волокна и др. сильно снижаются от поражения растений грибами. Товарный сырой каучук на складах портится плесневыми грибами и почвенными актиномицетами.

Пищевые продукты — хлеб, картофель, плоды, овощи, иногда мясо, рыба и пр. — в тёплое время года часто становятся непригодными в пищу из-за поражения их грибами. Ядовитые грибы, как мухомор и др., хорошо всем известны. Наконец, различные болезни животных и человека вызываются грибами.

ЛИШАЙНИКИ (LYCHENES)

К низшим растениям относятся также такие комбинированные, симбиотические организмы, как лишайники. Слоевище лишайника составлено двумя организмами — грибом и водорослью, находящимися в сожительстве; физиологический тип этого сожительства в общем взаимно полезный, хотя элементы паразитизма со стороны одного из партнёров (чаще со стороны гриба) нередко очевидны.

По внешнему строению слоевища лишайники разделяются на три группы:

а) н а к и п н ы е, если слоевище имеет вид более или менее окрашенной корочки, вплотную приросшей к субстрату и нередко даже врастающей в последний; это часто можно видеть на скалах в горных местностях; эта группа лишайников наиболее многочисленна и в экологическом отношении наиболее неприхотлива;

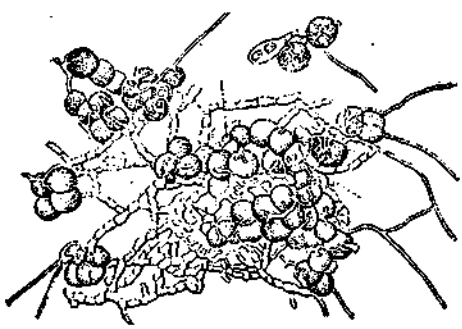


Рис. 214. Гонидиальный слой в слоевище лишайника.

б) л и с т о в а т ы е, если средняя часть слоевища прикрепляется нижней поверхностью к субстрату особыми грибными нитями, играющими роль ризоидов, а края слоевища имеют форму дихотомически надрезанных лопастей, нередко приподнятых над субстратом;

в) к у с т и с т ы е, если слоевище имеет разветвлённо-нитчатую форму или форму (но не строение) ветвящихся стебельков; такие слоевища либо приподнимаются в виде кустика, либо свисают книзу косматыми гривами (за что их называют «бородатыми»).

Снаружи лишайник покрыт сухим корковым слоем из тесно сплетённых и видоизменённых гиф гриба. У накипных лишайников на нижней стороне коркового слоя нет. Внутренняя часть слоевища состоит из многочисленных рыхло сплетённых гиф, которые в соответствующих местах оплетают клетки и колонии водорослей. Если водоросли располагаются в массе гиф, непосредственно под верхней коркой, образуя слой зелёных клеток, то такое слоевище называется г е т е р о м е р н ы м. Если же колонии и отдельные клетки водорослей рассеяны по всей внутренней части слоевища, последнее называется г о м е о м е р н ы м. Зелёные клетки водоросли именуются г о н и д и я м и.

Грибы, которые участвуют в лишайниковом симбиозе, относятся к классу сумчатых или базидиальных (у тропических видов), а водоросли — из класса сине-зелёных (носток и др.) или зелёных (цистококк, протококк и др.). Недавно открыт был третий партнёр в симбиозе — азотобактер, т. е. азотусвояющая аэробная бактерия (Павел Генкель).

Симбиоз построен на такой физиологической основе: гриб обеспечивает водоросль водой, растворёнными в ней минеральными веществами и ферментной системой; водоросли же в процессе фотосинтеза вырабатывают углеводы, которые используются как ими самими, так, особенно, грибом и, вероятно, азотобактером. Последний обеспечивает лишайник азотом.

Однако в значительной мере водоросли получают воду и минеральные соединения из атмосферы (дождь, роса и атмосферная пыль).

При искусственном расторжении симбиоза водоросль способна продолжать существование самостоятельно, гриб же чаще всего погибает. Лишайниковые грибы представляют обособленную систематическую группу, приспособившуюся к симбиозу с водорослями.

В химическом составе лишайников преобладают углеводы, главным образом полисахариды. Простых сахаров (моносахаридов) содержится очень мало.

Из полисахаридов в наибольшем количестве откладывается лихенин, близкий к целлюлозе, но легко гидролизуемый в глюкозу и растворимый в горячей воде. Некоторые виды лишайника почти не содержат лихенина и растворимых полисахаридов, заменяемых углеводами, близкими к полуклетчатке.

Лихенин составляет у большинства лишайников основной материал клеточных оболочек. Белков и жиров содержится мало; специфичными являются различные лишайниковые кислоты, многие из них окрашены в различные цвета, что определяет иногда характерный колорит высокогорных ландшафтов. Из зольных элементов очень много кремнекислоты.

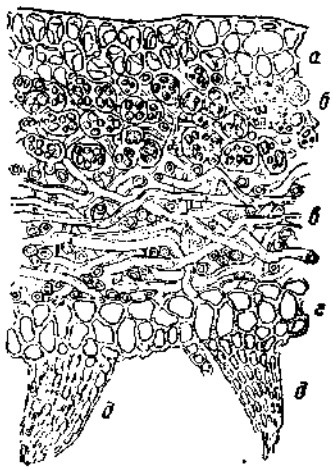


Рис. 215. Поперечный разрез через слоевище лишайника

а — верхний корковый слой; *б* — гонидии; *в* — слой из тесного сплетения гиф; *г* — нижний корковый слой; *д* — ризины.

Фотосинтез у лишайников ослабленный, вследствие чего рост их чрезвычайно медленный. Способность их к конкуренции с другими типами растений незначительна, и поэтому они занимают на земном шаре такие места и такие субстраты, которые не могут быть заселяемы другими организмами. Они растут на скалах (накипные лишайники); на поверхности почв в полупустынях, пустынях, в тундрах и в лесах; на корке деревьев и на листьях; на таких не доступных другим растениям субстратах, как стекло, фаянс, железо, текстильные материалы и др. Они выносливы к крайним условиям существования, поэтому занимают огромные территории в тундрах (лишайниковые тундры на севере СССР); населяют свободные от льдов и снега поверхности Антарктического материка, альпийские каменистые пустыни в горах и пр.

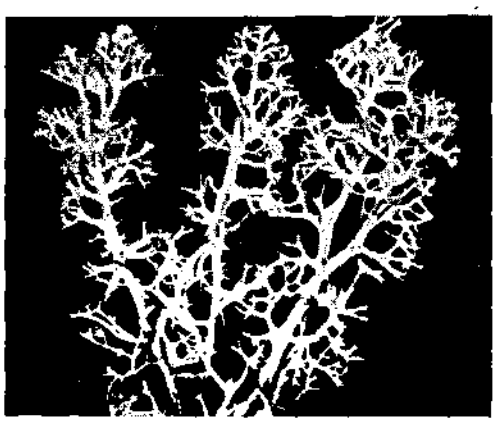


Рис. 216. Олений лишайник (Cladonia rangiferina).

Лишайники размножаются преимущественно вегетативно, обломками слоевища, затем соредиями и изидиями. В этих случаях воспроизводится симбиоз, так как соредии и изидии содержат зачатки обоих симбионтов. Но, кроме того, гриб способен размножаться самостоятельно и бесполым путём; при размножении спорами, прорастающими в мицелий, гриб может встретить подходящую свободно живущую водоросль и сделать её пленницей. Водоросль внутри слоевища лишайника размножается только делением.

Соредии образуются внутри слоевища листоватых и кустистых лишайников и представляют собой пылевидные комочки, состоящие из одной или

нескольких клеток водорослей, оплетённых грибными нитями. Они образуются в больших количествах; корочка под давлением их разросшейся массы разрывается, и обнажившиеся соредии разносятся ветром и дождевыми потоками; на новых местах они прорастают в слоевище лишайника.

И з и д и и представляют собой выросты слоевища на верхней стороне лишайника, также содержащие элементы обоих симбионтов. Вытягиваясь, они обламываются и также могут разноситься. Накипные лишайники размножаются кусочками слоевища, отщепляющимися вместе с кусочками субстрата.

В СССР лишайники занимают огромные территории в тундре и лесотундре, а также в полупустынях (здесь они в виде корочек занимают свободные от высших растений места). Много их в лесах на корке деревьев и в горах — на скалах. Наиболее распространённые и важные:

а) Ц е т р а р и я и с л а н д с к а я (Cetraria islandica), неправильно называемая «исландским мхом». В изобилии распространена по всему северу. Слоевища бурые.

б) Ц. с н е ж н а я (C. nivalis). Слоевища светлозелёные. Образует поля в горных местностях.

в) К л а д о н и я а л п е с т р и с (Cladonia alpestris). Один из господствующих видов в наших тундрах и лесной зоне. Называется я г е л е м наряду с настоящим оленьим лишайником (см. ниже).

г) Кл. м и т и с (C. mitis). Распространён вместе с предыдущим видом, но и в отдельности.

д) О л е н и й л и ш а й н и к (C. rangiferina), неправильно называемый «оленьим мхом». Растёт в изобилии в тундрах, но менее распространён, чем два предыдущих вида.

е) Л е с н а я к л а д о н и я (C. silvatica). Образует сплошные покровы в сосновых лесах нечернозёмной полосы.

ж) А л е к т о р и я (Alectoria). Широко распространена в сибирских тундрах, произрастая в виде стелющихся и сильно разветвлённых слоевищ.

з) Б о р о д а т ы й л и ш а й н и к (Usnea barbata). Поражает ветви лесных пород. Внутри разветвлений тянется основная механическая нить.

Все приведённые лишайники являются кустистыми.

В последние годы эти лишайники, благодаря исследованиям А. Курсанова, приобрели важное значение в качестве сырья для получения чистой медицинской глюкозы, а также для получения из лихенина пищевого сахара, спирта, желатинирующих веществ и др. Сбор сырья в тундрах производится простыми граблями и даёт большие запасы.

В качестве корма для северных оленей в долгий зимний период тундровые лишайники, особенно ягели, имеют основное значение, хотя они являются, главным образом, углеводной пищей, и олени к весне истощаются из-за недостатка белков. Олени зимой добывают этот корм из-под снега, работая копытами. Летом олени обязательно требуют сочной травы.

Некоторые лишайники (например, «дубовый мох», Evernia prunastri) используются в парфюмерном производстве, давая ценные эфирные масла.

Геологи и почвоведы установили огромную роль лишайников как первичных разрушителей горных пород (особенно посредством лишайниковых кислот) и образователей измельчённых материалов, из которых в дальнейшем слагаются почвообразующие породы.

II. ВЫСШИЕ ЗАРОДЫШЕВЫЕ РАСТЕНИЯ (KORMOPHYTA, EMBRYOPHYTA)

Происхождение высших растений. Высшие растения в подавляющем большинстве характеризуются наличием вегетативных органов (стебля, листа и корня), наличием стелы, а также — у архегониат — наличием женского полового органа в виде архегония. Обширный тип мохообразных растений не имеет корня и стелы, а входящий в него класс печёночников (Hepaticae) является в значительном числе своих представителей ещё слоевищным; тем не

менее все мохообразные включены в категорию высших растений из-за наличия у них архегония.

Выход на сушу низших водных растений происходил неоднократно. Процесс приспособления водорослей и особенно грибов к условиям суши не вызывает удивления, так как мы и сейчас наблюдаем огромное распространение сине-зелёных и зелёных водорослей в почвах и на поверхности почв. Приспособление к условиям суши бентосных водорослей облегчалось отливами (с последующими приливами), влажным климатом, облачностью, туманами, дождями. Происхождение высших растений тесно связано с вполне сложившимся в воде чередованием полового и бесполого поколений.

У современных зелёных водорослей мы наблюдаем только чередование изоморфных поколений, когда гаметофит и спорофит представлены раздельными и сходными многоклеточными слоевищами.

У бурых водорослей специализация поколений пошла значительно дальше. Помимо чередования изоморфных поколений (например, у Dictyota), имеются различные по своему типу чередования гетероморфных поколений: 1) мощный и долговечный гаметофит с многочисленными раздельнополыми гаметангиями существует наряду с маленькой эфемерной пластинкой спорофита (например, у Cutleria multifida); здесь явное доминирование стадии гаметофита; 2) весьма мощный, сильно дифференцированный в гистологическом отношении долговечный спорофит существует наряду с микроскопически малым, редуцированным до нескольких клеток гаметофитом (например, у видов ламинарии); спорофит здесь резко преобладает.

Из изложенного следует, что: а) чередование поколений вполне сложилось ещё у водорослей, поэтому высшие растения получили это наследство в готовом виде; б) высшие растения могли, образно выражаясь, «выбирать» из этого наследства как изоморфный, так и различные гетероморфные типы чередования поколений для своего развития в условиях суши. Мохообразные стали развиваться по типу доминирования гаметофита, псилотовые — по изоморфному типу, а все остальные высшие растения встали на путь прогрессивного развития долговечного спорофита и медленной, но неуклонной редукции размеров гаметофита и развития его эфемерности. То обстоятельство, что гаметофит растения никогда не имел корня, сыграло значительную роль в его редуцировании.

Вопрос о том, какой из классов водорослей послужил исходным для формирования высших растений, до настоящего времени обсуждается в научной литературе. Каждый из трёх основных классов водорослей — зелёные, бурые и красные — привлекается к этой возможной для них роли. Основной вопрос, который требует объяснения, — это происхождение архегония высших растений. Архегоний — орган многоклеточный, и яйцеклетка укрыта в толще его ткани. Очевидно, что такой орган мог возникнуть скорее всего из многоклеточного же гаметангия водорослей. Они имеются только у бурых водорослей, поэтому если производить высшие растения от зелёных водорослей, то приходится допустить, что в весьма отдалённом прошлом существовали виды зелёных с дихотомическим ветвлением слоевища, с изо- и гетероморфными типами чередования поколений и с многокамерными гаметангиями. Довольно высокий тип организации имеется у харовых зелёных водорослей (из ныне живущих), однако эта пресноводная узко экологическая группа без многокамерных гаметангиев вряд ли могла быть родоначальницей высших растений. В классе зелёных водорослей много слепых ветвей эволюции.

Наш ботаник Козо-Полянский считает, что ближе всего подходят к первым насельникам суши некоторые багряные водоросли, карпогон которых имеет сходство с архегонием.

Предположения о происхождении высших растений от бурых водорослей с их изоморфностью поколений, склонной чрезвычайно уклоняться в гетероморф-

ность противоположных типов, их многокамерными спорангиями и гаметангиями, их бентосным образом жизни, тенденцией к прогрессивному развитию спорофита и способностью эволюционировать в разных направлениях, как будто являются более основательными. Однако выводить их приходится, конечно, не из высокоспециализированных типов бурых водорослей, организация тела которых находится на более высоком уровне, чем первые высшие сухопутные растения.

Против бурых водорослей и за зелёные имеются такие доводы: многожгутиковые мужские гаметы, свойственные ряду высших растений, отсутствуют у бурых водорослей и присущи ряду зелёных водорослей; первичные мохообразные, так называемые антоцеротовые, близко подходят к зелёным водорослям.

Приводимый прежде довод об отсутствии бурого пигмента у высших растений оказался несостоятельным, так как у паразитных цветковых растений (гнездовка и др.) обнаружен фукоксантин, пигмент бурых водорослей.

Высшие растения разделяются на следующие отделы или типы: мохообразные (Bryophyta), папоротникообразные (Pteridophyta), голосеменные (Gymnospermae) и покрытосеменные (Angiospermae).

Обычно в таком порядке и излагают систематику высших растений. Следует тут же оговорить, что мохообразные не открывают собой эволюцию высших растений и представляют одну из начальных, но слепую ветвь эволюции. Мы начинаем с них только из соображений удобства изложения, чтобы в дальнейшем они не нарушили единую систему. Со всеми остальными высшими растениями мохообразные связаны только через водоросли, хотя в самое последнее время Кемпбел ведёт от первичной группы мохообразных — антоцеротовых — как все остальные мохообразные, так и все сосудистые высшие растения, что скорее неверно.

МОХООБРАЗНЫЕ (BRYOPHYTA)

Современные мохообразные характеризуются тем, что основное вегетирующее тело их представлено гаметофитом. В жизненном цикле мохообразных гаметофит доминирует, спорофит же занимает подчинённое положение, являясь даже паразитом на гаметофите. Тело мохообразных представляет собой либо слоевище, прижатое к субстрату, либо кверху направленный стебелёк с листьями. Корня нет, есть только ризоиды, которые у некоторых мхов сильно разветвляются и являются многоклеточными.

Женский половой орган — архегоний, бутылъчатой формы, с однослойно-клеточными боковыми стенками и многоклеточным основанием. В расширенной части архегония скрыта яйцеклетка; над ней (также в расширенной части) образуется брюшная канальцевая клетка; выше неё, вдоль узкого горлышка, расположены в один ряд шейковые канальцевые клетки.

Антеридий имеет вид удлинённого плоского мешочка на короткой ножке. Внутри его развиваются из спермагенной ткани многочисленные сперматозоиды. В стадии половой зрелости канальцевые клетки архегония расслизняются и открывают доступ по каналу к яйцеклетке. Созревшие антеридии также вскрываются и сперматозоиды высвобождаются. Но двигаться они могут только в жидкости, поэтому к архегонию они попадают во время росы или дождя.

И архегоний и антеридий развиваются на гаметофите, последний же развивается из споры. После попадания одного из сперматозоидов в яйцеклетку образуется зигота. Из зиготы вырастает спорофит, т. е. бесполое поколение. У всех мохообразных он имеет вид короткой или удлиненной ножки, бесхлорофилльной или с малым количеством хлорофилла, расширенной наверху в неболь-

шую коробочку, прикрытую сверху колпачком. Эта ножка с коробочкой называется спорогонием. В основании спорогоний образует присоски, которыми врастает в гаметофит; это приспособление для паразитизма, что и бывает, если спорогоний бесхлорофиллен. На верхушке спорогония основное содержимое коробочки — спорангий со спорогенной тканью. Каждая из клеток спорогенной ткани путём редукционного деления даёт четвёрку спор. Споры рассеиваются после вскрытия коробочки.

Чередование поколений у мохообразных имеет такой характер: одно поколение является половым, начинается оно прорастанием споры, заканчивается образованием гамет; другое поколение — бесполое; оно начинается от прорастания зиготы и заканчивается образованием спор.

Мохообразные разделяются на три класса: 1) антоцеротовые (Anthocerotes), 2) печёночники (Hepaticae) и 3) мхи (Musci).

КЛАСС *АНТОЦЕРОТОВЫЕ (ANTHOCEROTES)*

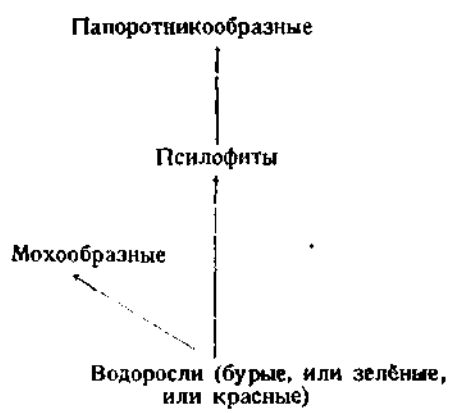
Слоевище в виде маленькой зелёной пластинки, тесно прижатой к почве. Клетки одноядерные, с 1—2-пластинчатыми хроматофорами, с пиреноидом в каждом. Это обстоятельство сближает антоцеротовые с зелёными водорослями. Антеридии и архегонии погружены в ткань слоевища и прикрыты эпидермисом; вскрываются они при созревании. Из зиготы вырастает спорогоний с сильно развитой стопой. Коробочка вытянутая, почти сидячая, с колонкой внутри, в молодом состоянии с двумя хроматофорами в каждой клетке и с устьицами. Растёт на сырых глинистых почвах. В СССР — два вида.

Этот класс приводится в качестве предполагаемого некоторыми авторами ближайшего потомка зелёных водорослей и предка наземных растений.

Некоторые авторы считают, что колонка спорогония антоцеротовых могла развиться в стелу и что именно спорогоний мог послужить исходным органом для возникновения спорофита папоротникообразных; это мнение опирается ещё на то, что в природе изредка находят спорогоны антоцероса, вегетирующими на отмершем гаметофите (слоевище) самостоятельно, благодаря наличию хроматофоров. Отсюда выводится самостоятельный спорофит у папоротникообразных. Однако у других представителей антоцеротовых колонка отсутствует, и вообще в этом классе имеется достаточно признаков редукции спорофита, а не его развития в сосудистое растение. Колонку ведь можно рассматривать, как редуцированную стелу, т. е. эта группа растений не дошла до настоящей протостелы.

Большинство современных ботаников-филогенистов считает, что мохообразные и папоротникообразные — два расходящихся ствола эволюции от гипотетической группы водорослей.

Схематически эволюция наземных растений могла иметь следующие два исходных положения:



Наконец, нельзя обойти ещё одну точку зрения: мохообразные произошли не непосредственно от водорослей, а от каких-то примитивных псилофитов (см. дальше), имевших развитый гаметофит.

КЛАСС *ПЕЧЁНОЧНИКИ (HEPATICAE)*

Большинство печёночников — слоевищные растения. Мы рассмотрим здесь лишь порядок маршанциевых (Marchantiales), который является промежуточным между более примитивными круглокоробочными (Sphaerocarpales) и высокоразвитыми юнгерманиевыми (Jungermaniales). К порядку Marchantiales принадлежит маршанция (Marchantia polymorpha). Это небольшое растеньице широко распространено в сырых и тенистых местах нашей лесной зоны. Слоевище его стелющееся, темнозелёное, дихотомически разветвлённое, пластинчатое. В выемках слоевища находятся точки роста. На верхней стороне слоевища образуются особые выводковые корзинки, на дне которых возникают на миниатюрных ножках выводковые почки с двумя точками роста. Отделяясь, почки прорастают в новое слоевище. На нижней стороне слоевища имеются ризоиды; на этой же стороне образуются особые чешуйки, считающиеся зачатками листьев и обладающие способностью долго удерживать воду во время засухи. Слоевище имеет дорзовентральное строение. Под эпидермисом находится рыхлая ткань из хлорофиллоносных клеток, расположившихся обычно параллельными столбиками в широких ромбических полостях. Последние сообщаются с внешней средой особыми отверстиями, соответствующими по своему значению устьицам. Между смежными полостями существуют перегородки. Большое количество хлорофилловых зёрен придаёт верхней стороне слоевища тёмнозелёный цвет. Глубже, под слоем полостей, расположена многослойная ткань из бесцветных вытянутых клеток, в которых откладываются запасные вещества в виде крахмала и жирного масла. Эта ткань доходит до эпидермиса нижней стороны слоевища.

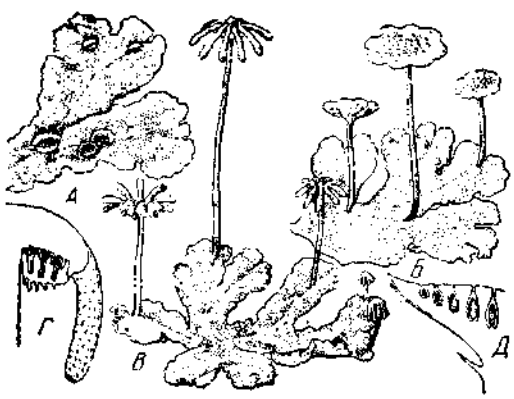


Рис. 217. Маршанция

А — часть таллома с выводковыми корзинками; *Б* — мужские подставки; *В* — женские подставки; *Г* — архегонии на нижней стороне луча подставки; *Д* — антеридии на верхней стороне подставки.

Маршанция — двудомное растение [1]. У одних растений развиваются архегонии, у других — антеридии. Архегонии развиваются на особых подставках, вырастающих на слоевище. Подставка состоит из короткой тонкой ножки, на верхушке которой распростёрта многолучевая звёздочка. На нижней стороне лучей звёздочки развиваются архегонии, повисающие на очень коротких толстых ножках. У мужских растений на подставках развиваются антеридии. Мужская подставка имеет вид плоского диска с восьмилопастным краем; на верхней стороне диска имеются многочисленные отверстия, сообщающиеся канальцем с полостями; в каждой из полостей развивается по одному антеридию. Он имеет овальную форму, сидит на короткой ножке. Оболочка состоит из одного слоя клеток. В полости антеридия развивается спермагенная ткань.

[1] Двудомными растениями называются разнополые растения с мужскими и женскими органами на разных особях.

Каждая клетка этой ткани образует два сперматозоида. Спорогоний образуется из «зародыша» в результате оплодотворения.

Порядок юнгерманиевые (Jungermaniales).

Содержит слоевищные и листостебельные виды, а также переходные между ними. Коробочка раскрывается четырьмя створками. Растут по сырым местам.

КЛАСС *МХИ (MUSCI)*

Мхи разделяются на три порядка: сфагновые (Sphagnales), андреевые (Andreales) и зелёные мхи (Bryales). В этом классе уже определилось расчленение тела растения на стебель и листья; последние имеют очередное расположение. На конце стебля имеется трёхгранная верхушечная клетка, которая делится в трёх направлениях. Предросток хорошо развит. Ризоиды многоклеточные, сильно разветвлённые (кроме сфагновых).

Порядок **Сфагновые мхи (Sphagnales)**

Стебли сфагнового мха ветвистые, невысокие. Ризоиды отсутствуют; стебли всё время нарастают верхушкой, а нижние части отмирают. Вследствие отсутствия ризоидов сфагновые мхи получают минеральное питание из капиллярно поднимающегося по стеблям и листьям раствора и частично из оседающей на них атмосферной пыли, которая растворяется кислотами, выделяемыми растением. Листорасположение спиральное. Листья состоят из одного слоя клеток и не имеют жилки. Клетки в листе двух родов: 1) ассимилирующие хлорофиллоносные, длинные и узкие; 2) широкие ромбовидные клетки, лишённые протопласта; эти клетки мёртвые, прозрачные и называются гиалиновыми. Оболочки их имеют кольчатые и спиральные утолщения, благодаря чему стенки не спадаются. Кроме того, они снабжены порами. Гиалиновые клетки, как капилляры, легко впитывают воду и долгое время удерживают её, поэтому сфагновые мхи являются мощными губками, насыщенными водой и удерживающими её. Было высчитано, что вес поглощённой воды в 25 и более раз превышает вес сухого вещества сфагнового мха. Обширные по территории

Рис. 218. Сфагновый мох (целое растение).

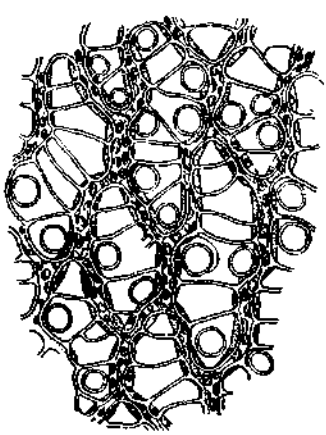


Рис. 219. Анатомическое строение листа сфагнового мха: ассимилирующие и мёртвые клетки.

покровы сфагновых мхов обусловливают постепенное заболачивание этих местностей. Наслаивание за долгие годы новых покровов мха на отмерших старых приводит к образованию мощных рыхлых торфяников. Торф является плохим проводником тепла. Он всегда холоден и обладает консервирующими свойствами. Отсутствие кислорода в массе торфа создаёт анаэробную среду. Бактерии и грибы в нём слабо развиваются. Всё, что попадает в торф, консервируется в его массе.

Виды одно- или двудомные. Спорогоний долгое время имеет очень короткую ножку, так что крупная шаровидная коробочка его не выдаётся из листьев гаметофита. Перед созреванием верхушка стебелька, на котором сидит спорогоний, начинает сильно расти в длину, вследствие чего спорогоний оказывается выдвинутым и сидящим на длинной ложной ножке. Это — приспособление для лучшего рассеивания спор.

Сфагновые мхи распространены в северной и умеренных зонах СССР до 70° северной широты и отчасти на Кавказе. Все виды объединены лишь одним родом Sphagnum в одном семействе Sphagnaceae. Вместе с зелёными лиственными мхами сфагны производят заболачивание лесов, особенно таёжных, а также заболачивание тундры. Сфагновые торфяники отличаются высокой кислотностью вследствие богатства перегнойными кислотами, выделяющимися при медленном разложении торфа, а также благодаря выделению кислот самими сфагнами. Практическое значение торфяников огромное. Торф — ценное топливо и удобрение. Крупные электростанции работают на торфе. Торф используется при конопачении изб, при хранении плодов и семян (сухой торф). В медицине сфагновые мхи нашли применение в качестве гигроскопического материала, а также для перевязок, для подушек от пролежней и пр.

Небольшой порядок Andreales (около 120 видов), распространен в умеренных и холодных широтах. Виды Andraea распространены в горах, на скалах. Стебель не имеет проводящего пучка. Шаровидная коробочка вскрывается четырьмя боковыми продольными щелями. Строение спорогония сходно со Sphagnum.

Порядок Зелёные мхи (Bryales)

Зелёные мхи распределяются на четыре порядка и много семейств. Здесь рассматриваются представители наиболее важных семейств мхов — политриховых и гипновых, широко распространённых в СССР.

Кукушкин лён (Polytrichum juniperinum, P. commune). Крупный (до 30—40 *см* высоты), образующий в лесах густые дернинки. Стебель прямой, покрыт кожицей, под которой имеется ткань из механических клеток, вглубь от неё — основная ткань, а в центре — примитивный проводящий пучок, с удлиненными клетками, но без пор. Их окружает «флоэма» — из удлиненных клеток, внешне напоминающих ситовидные трубки, но без ситочек. Нижние листья мелкие, чешуйчатые, незелёные; средние и верхние листья зелёные, крупные. На верхней стороне листа имеются пластинчатые выросты, составленные одним рядом клеток, содержащих хлорофилловые зерна («ассимиляторы»). Между этими пластинками удерживается вода. Центральная часть листа состоит из нескольких слоёв клеток, а края листа — однослойные. Архегонии и антеридии развиваются на верхушках стеблей, окружённые парафизами. Растение двудомное. Оплодотворение происходит ранней весной. Спорогоний имеет хлорофилл и устьица у основания коробочки.

Ножка спорогония вверху расширяется в апофизу, служащую основанием коробочки. Последняя состоит из урны и крышечки. Через полость урны в центре поднимается колонка, являющаяся продолжением апофизы. Наверху колонка расширяется в дисковидную эпифрагму, над которой образуется крышечка с накрывающим её опушённым конусовидным

колпачком. Этот колпачок является остатком архегония, разорванного ещё в начале развития спорофита. В полости урны развивается спорангий, в виде мешковидного цилиндра вокруг колонки. В зрелой сухой коробочке вся полость выполнена многочисленными спорами. Колпачок и крышечка опадают, но урна ещё закрыта эпифрагмой. По краю урны расположен ряд или два (у других зелёных мхов, например, у Funaria) зубчиков, способных совершать гигроскопические движения. Этот круг зубчиков называется **перистомом.** Он регулирует высевание спор из коробочки в зависимости от степени влажности воздуха. Споры легко рассеиваются токами воздуха. Прорастая,

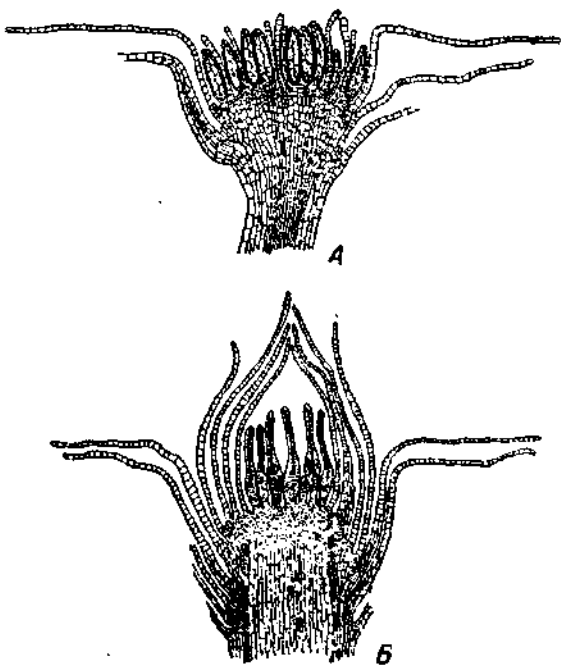


Рис. 220. Антеридии *(А)* и архегонии *(Б)* зелёного мха (Mnium).

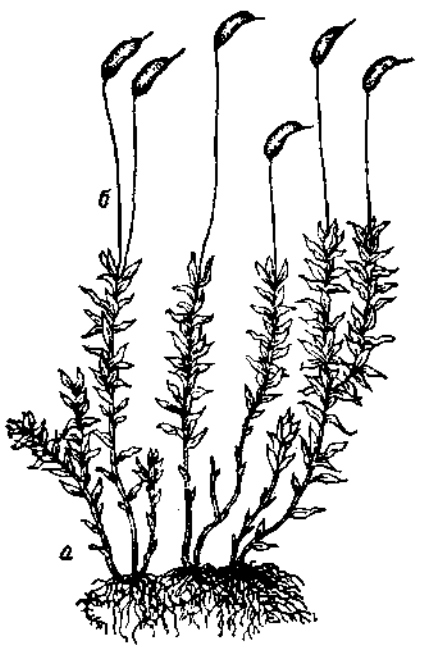


Рис. 221. Листостебельный мох

а — гаметофит с ризоидами; *б* — спорофит, на верхушке которого коробочка со спорангием и спорами.

спора образует предросток (протонему), т. е. начальную стадию развития гаметофита.

Весьма распространёнными у нас являются **гипновые мхи** (из рода Hypnum сем. Hypnaceae и др.). Они очень разнообразны по величине и внешнему виду. В тундрах они создают ландшафты. Зелёные мхи в целом — обитатели сырых, влажных территорий; особенно много их в сырых хвойных лесах, лесотундре и тундре. Они не только образуют сплошные ковры на почве, но покрывают камни, стволы деревьев и пр. После вырубки леса в лесной зоне, с целью использования под луг, моховой покров должен быть снят искусственно.

Мохообразные в целом, а зелёные мхи особенно, обнаружили в общем некоторую экологическую пластичность. Они встречаются и в степях на сухих местах, и многие из них способны выдерживать длительное высыхание.

Так как мхи базировались на развитии гаметофита, тесно связанном с влажными условиями, спорофит же в своём существовании тесно связан с ним, эволюционное развитие мохообразных оказалось весьма ограниченным. Они не дали новых типов высших растений.

Гаметофит в условиях суши оказался несостоятельным. Во всём растительном мире гаметофит никогда не имеет корня, а бескорневое питание на суше огра-

ничивает фотосинтез. Остальные типы высших растений пошли далеко вперёд благодаря высокой потенциальности спорофита.

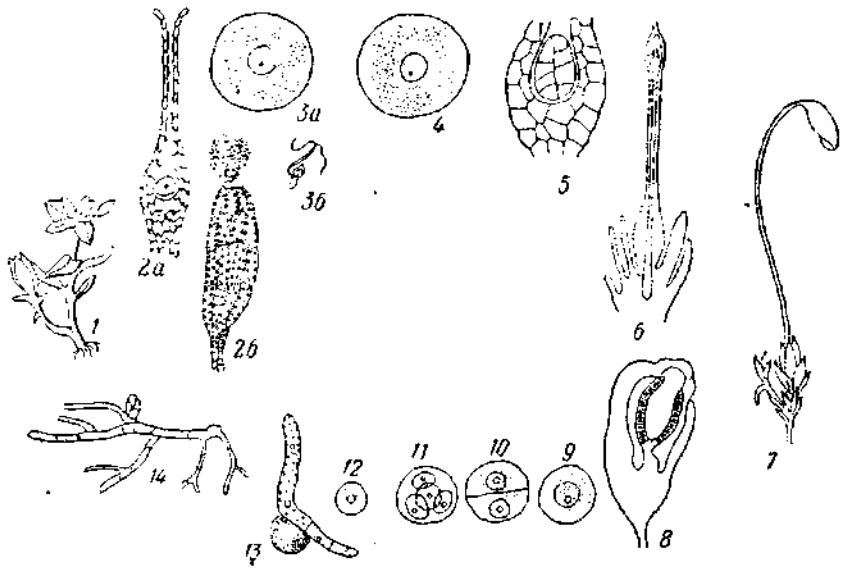


Рис. 222. Чередование поколений у листостебельного мха фунарии (Funaria hygrometrica)

1 — гаметофит; *2а* — архегоний; *2б* — антеридий; *3а* — яйцеклетка в увеличенном виде; *3б* — сперматозоид в увеличенном виде; *4* — зигота; *5* — прорастание зиготы; *6* — молодой спорогоний; *7* — зрелый спорогоний; *8* — образование в коробочке спорогония спорогенной ткани; *9* — материнская клетка спор в увеличенном виде; *10* — первое редукционное деление; *11* — тетрада спор; *12* — спора; *13* — прорастание споры в предросток; *14* — предросток (протонема) с почками.

ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ (PTERIDOPHYTA)

В древнее время, особенно в каменноугольный период истории земной коры, папоротникообразные составляли мощный зелёный покров суши. Современная промышленность земного шара, работающая на каменном угле, обязана более всего древним папоротникообразным растениям.

К папоротникообразным относятся четыре класса:

1) п с и л о ф и т о в ы е (Psilopsida);
2) п л а у н о в и д н ы е (Lycopsida);
3) ч л е н и с т ы е (Sphenopsida);
4) п а п о р о т н и к и (Pteropsida).

Из этих четырёх классов п с и л о ф и т о в ы е вымерли, но они были п е р в ы м и стелярными растениями, давшими начало остальным трём классам. Из числа последних большинство составлявших их видов также вымерло, а то, что ещё сохранилось в современной флоре, представляет незначительные остатки когда-то пышной и разнообразной древней флоры [1].

КЛАСС *ПСИЛОФИТОВЫЕ (PSILOPSIDA)*

Класс делится на два порядка: п с и л о ф и т ы (Psilophytales) и п с и л о т о в ы е (Psilotales). Псилофиты просуществовали на земле сравнительно короткое время. Появившись в ранний период палеозойской эры (см. дальше), боль-

[1] Приводимый здесь термин папоротникообразные (Pteridophyta) является условным. Он достаточно устарел, чтобы от него уже отказаться. Приводится здесь эта условная совокупность классов только для того, чтобы противопоставить её таким архегониатным, как мохообразные и голосеменные.

шинство из них к каменноугольному периоду уже вымерло, выполнив роль родоначальников сосудистых растений. В настоящее время мы встречаем ещё единичных представителей второго из двух известных пока порядков этого класса — псилота, живущего во влажных тропиках.

В 1913 г. в Шотландии, во время раскопок, были обнаружены сохранившиеся в пластах рогового камня ископаемые растения, которые были выделены в особые роды: р и н и я (Rhynia), х о р н е а (Hornea) и а с т е р о к с и л о н (Asteroxylon). Впоследствии были найдены и другие. Р и н и я (Rhynia) характеризуется наличием горизонтальной оси с ризоидами; от неё кверху были направлены вертикальные оси, на концах дихотомически разветвлённые и заканчивавшиеся верхушечными спорангиями. Вертикальная ось представляла собой первичный стебель, внутри которого имелась первичная стела [1] с ксилемой в виде

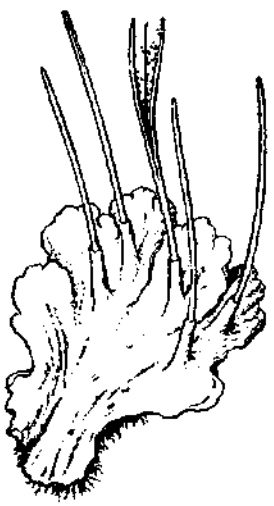


Рис. 223. Часть слоевища Anthoceros со зрелым вскрывшимся спорогонием.

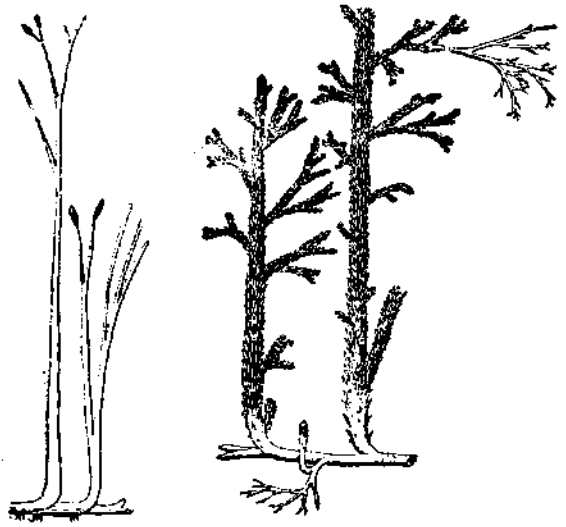


Рис. 224. Псилофиты
риния (Rhynia major) и астероксилон (Asteroxylon).

трахеид, окружённая флоэмными клетками, а также специально ассимиляционными. Наличие гиподермы под кожицей указывает на резервирование воды, столь необходимой для этих выходцев из водной среды. Кожица была с утолщёнными наружными стенками, при малом числе устьиц; кутикула толстая. У псилофитов — в е р х у ш е ч н о е расположение спорангиев, притом они находятся на о с я х. Следует запомнить это положение: концы веточек спороносные (следовательно, «плодущие»), а основания веточек — стерильные. Они как бы являлись длинными ножками спорангиев.

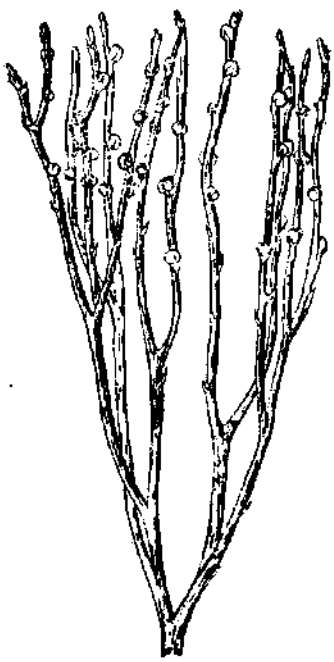
Гаметофит порядка Psilophytales не обнаружен, поэтому трудно судить о чередовании поколений у псилофитов. Однако в другом порядке псилофитовых, а именно у псилотовых (Psilotales), был открыт гаметофит, и это открытие внесло некоторую ясность в вопрос о первых стелярных растениях. Гаметофит псилота (Psilotum) очень похож на корневище спорофита и даже на весь спорофит в первой стадии его онтогенеза. Тело его цилиндрическое, внутри находится стела с настоящим проводящим пучком, но не сплошным, а прерывистым. Трахеиды пучка кольчатые и лестничные; в периферической части — внутренний мицелий; это указывает на то, что с первых ступеней эволюции наземных растений определялся симбиоз зелёного и незелёного растений. На поверхности гаметофита Psilotum развиваются антеридии и архегонии.

[1] Протостела с цилиндрической ксилемой у Rhynia и Hornea называется гаплостелой.

Сходство строения гаметофита и «юношеского» спорофита указывает на то, что высшие растения могли произойти от водорослей с чередованием изоморфных поколений. Прерывистая стела позволяет предположить редукцию её, т. е. у высших стелярных растений сразу же определилась редукция гаметофита, как эволюционное явление. Тенденцию к гетероморфности поколений псилотовые могли унаследовать скорее от бурых, а не от зелёных водорослей.

Псилотовые многие авторы относят к порядку плауновидных. Правильнее причислить их в порядок псилофитовых, так как гаметофит их отличен от такового у плауновидных и, возможно, близок к гаметофиту вымерших псилофитов.

Первые высшие растения должны были выработать у себя новые приспособления в связи с весьма значительным увеличением кислорода в окружающей среде (в воде кислорода мало), с необходимостью получать воду и минеральное питание из почвы (а не всей поверхностью тела), необходимостью защиты от испарения, защиты гамет от высыхания, защиты зародыша от прямых повреждений и пр. В связи с этим возникли такие новые органы и ткани, как архегоний, кожица с устьицами, стела, многоклеточные спорангии и пр.



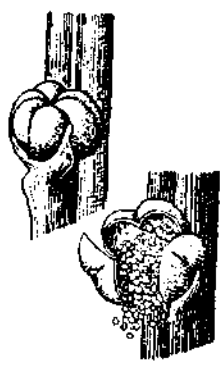


Рис. 225. Псилот (Psilotum triquetrum) со спорангиями, защищёнными листовыми выростами.

Другие приспособления стали возникать в связи с возможностями увеличения общего фотосинтеза, налаживания симбиоза с почвенными гетеротрофами, использования ветра для рассеивания спор и др. Отсюда появились многочисленные и мелкие хлоропласты, обеспечивающие большую общую поверхность соприкосновения с углекислотой и лучистой энергией; появилось ветвление и листья, т. е. увеличение фотосинтезирующей поверхности; только с увеличением продуктов фотосинтеза стало возможным обильное спорообразование.

Кроме ринии (Rhynia), в Шотландии были найдены в ископаемом состоянии и другие два рода псилофитов: Hornea и Asteroxylon. Первый отличался наличием клубней с ризоидами и наличием микоризы (в тканях спорофита). Астероксилон представляет собой уже высокоразвитое наземное растение, у которого, помимо корневища с примитивными корнями вместо ризоидов, со значительно разветвлёнными (дихотомически) боковыми осями, имелись на последних короткие, густо расположенные линейные выросты; эти выросты — листовидные ассимилировавшие чешуйки, состоявшие из паренхимного мезофилла, но пока без жилки, одетого кожицей с устьицами. Фотосинтезирующая поверхность стала значительно бо́льшей. На концах веточек, как и у ринии, возникали спорангии. Самый факт появления листьев (сперва выростов) объясняют тем, что с увеличением размеров спорофита всё сильнее сказывается несоответствие между объёмом и поверхностью, ибо объёмы растут в кубической степени, а поверхности — в квадратной; приспособляясь к росту объёма, поверхность стала давать

выросты в виде чешуек. В дальнейшем отбор привёл к распространению форм с выростами на осях, увеличивающими поверхность для фотосинтеза. У астероксилон ксилема первичной стелы была не цилиндрическая (гаплостела), а имела радиальные выступы (актиностела). В настоящее время известно около 20 родов ископаемых псилофитов.

Советский ботаник Яценко-Хмелевский недавно показал, что и с анатомической стороны нет сомнений в том, что псилофиты являются исходной группой для всех остальных типов наземных растений. В ксилеме псилофитов заложены все те виды поровости трахеид, которые в своих вариациях характеризуют все классы наземных (кроме мохообразных, у которых древесина редуцирована).

Поскольку псилофиты появились в силурийском периоде (см. дальше), а мохообразные — в каменноугольном, т. е. на несколько десятков миллионов лет позже, не может быть и речи о происхождении псилофитов из мохообразных.

От псилофитовых возникли и развились три остальных класса папоротникообразных: плауновидные, членистые и папоротники. Из них два первых представляют собой мелколистную линию эволюции, а последний — крупнолистную.

КЛАСС *ПЛАУНОВИДНЫЕ (LYCOPSIDA)*

Этот класс некогда был широко представлен древовидными и травянистыми видами. В каменноугольном периоде древовидные виды появились и вымерли, из травянистых дошли до нас немногие представители двух порядков — плауновых (Lycopodiales) и селагинелловых (Selaginellales).

Плауновидные без особых натяжек выводятся из псилофитов типа астероксилон. Они имеют стелющиеся стебли, от которых отходят приподнимающиеся, дихотомически разветвлённые ветви. Листья в виде зелёных чешуйчатых выростов стебля расположены спирально и густо. Листовые прорывы в стеле отсутствуют. Спиральным расположением листьев плауновидные отличаются от другой мелколистной линии (членистых), имеющей мутовчатое расположение листьев. Расположение спорангиев также изменилось — с окончаний веточек, путём постепенной редукции стерильных оснований, они переместились у высших форм в пазухи листьев на оси или на основания листьев, где они лучше защищены и лучше снабжаются водой и пищей.

Современные плауновидные характеризуются наличием стробила — спороносного «колоска» на верхушке побега, где на оси тесно сидят видоизменённые листья, на верхней стороне которых располагаются спорангии. Стробил у мелколистной линии папоротникообразных (т. е. у плауновидных и у членистых) появился раньше, чем у крупнолистной линии.

Порядок **Плауновые (Lycopodiales)**

Отличается от селагинелловых равноспоровостью, т. е. споры, образующиеся в спорангиях, все одинакового размера и внешности и прорастают в обоеполые заростки.

Порядок содержит одно семейство Lycopodiaceae, и в нём — два рода; из них здесь рассматривается важный в практическом отношении род плаун (Lycopodium). В СССР имеется 11 видов, из них наибольшее распространение и значение имеет плаун булавовидный (Lycopodium clavatum).

Плаун булавовидный представляет собой вечнозелёное многолетнее травянистое растение, со стелющимся стеблем до 1—3 *м* длины, который даёт приподнимающиеся веточки до 20 *см* высоты. Ползучий стебель с придаточными корнями; листья в виде мелких зелёных чешуек густо по спирали покрывают стебель. Годовой прирост главного стебля от 50 до 100 *см*. С каждым годом главный стебель передвигается в сторону, укореняясь молодыми частями,

старая же часть его отмирает, если возраст её не менее 5 лет. Таким образом, от исходного корневища стебли, радиально расходясь, переползают на новые места. Боковые стебли, дихотомически разветвляясь, несут на верхушках по 2—6 спороносных колосков (чаще всего 2—3). Спороносные колоски образуются только на приростах предыдущего года, на боковых стеблях. Спороносные листья (споролистики) черепичато прикрывают ось колоска. В основании верхней стороны каждого споролистика развивается крупный спорангий, в котором из спорогенной ткани образуется много спор. Споры шаровидно-тетраэдрические, жёлтого цвета, содержат около 50% жирного невысыхающего масла. Они не смачиваются водой, сгорают без дыма и держатся на воде (откуда и название «плавун», изменённое — плаун).

Осыпаясь, споры вмываются дождями в почву и, спустя несколько лет, прорастают в половое поколение, т. е. в гаметофит, заросток. Если он возник

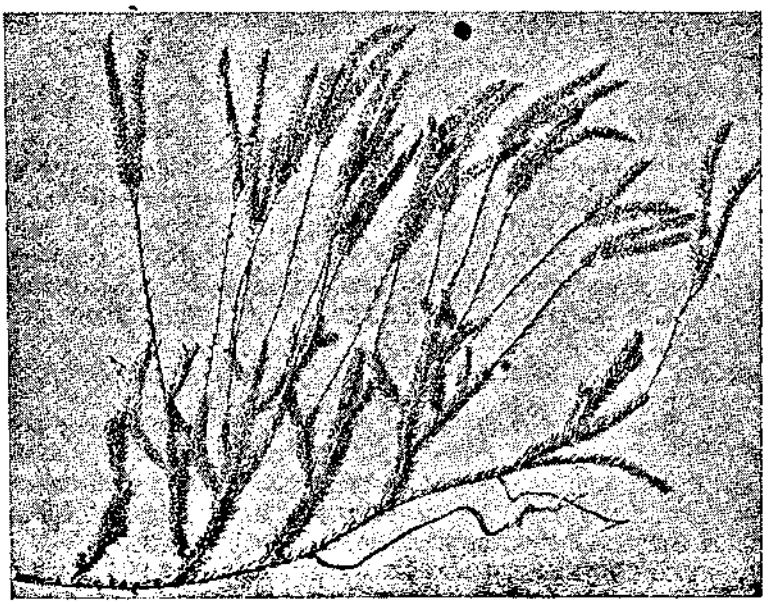


Рис. 226. Плаун булавовидный (Lycopodium clavatum).

на поверхности почвы, то зеленеет, обычно же этиолирован и сапрофитно живёт в почве. Он имеет вид маленького клубенька, внутри — паренхимная ткань, снаружи — кожица; укрепляется ризоидами. Развитие его начинается только после заражения внутренней микоризой. Заросток многолетний, архегонии и антеридии погружены в ткань заростка. Из каждой спермагенной клетки антеридия образуется один двужгутиковый сперматозоид. Оплодотворение совершается при наличии воды. Зародыш в архегонии прорастает в вышеописанное многолетнее вечнозелёное растение, которое является спорофитом. Однако период от образования споры до прорастания зародыша очень продолжителен, 12—20 лет (а от споры до споры — ещё дольше).

Вегетативное размножение спорофита происходит частями ползучего стебля.

Плаун булавовидный произрастает зарослями в хвойных лесах лесной зоны (а также в лесотундре) по всему СССР, начиная от белорусских лесов и до Камчатки и Сахалина включительно. Для заготовок его в промышленных целях имеются колоссальные, но мало разведанные ресурсы. Очень много его

на Урале. Споры плауна используются во всех видах металлургической промышленности для фасонного литья. Ими обсыпают стенки моделей и стержневых ящиков, чем устраняется прилипание формовочных смесей к стенкам. Они играют роль разделительного материала, — деталь выходит из формы гладкая, не требующая шлифовки. В тракторной, автомобильной, авиационной промышленности требуется 100 *г* спор плауна на 1 *т* литья. Споры употребляются также в ракетном деле.

Собирают колоски, когда они ещё не созрели и не раскрылись (в июле—сентябре); их сушат на солнце, на брезентах, и потом просеивают до трёх раз.

Следует упомянуть, что споры используются в медицине для присыпки, для перекладки пилюль. Широко применялись в театрах для вызывания бутафорских пожаров, вспышек и пр.

Порядок **Селагинелловые (Selaginellales)**

Этот порядок характеризуется разноспоровостью; он содержит одно семейство селагинелловых (Selaginellaceae). Род Selaginella

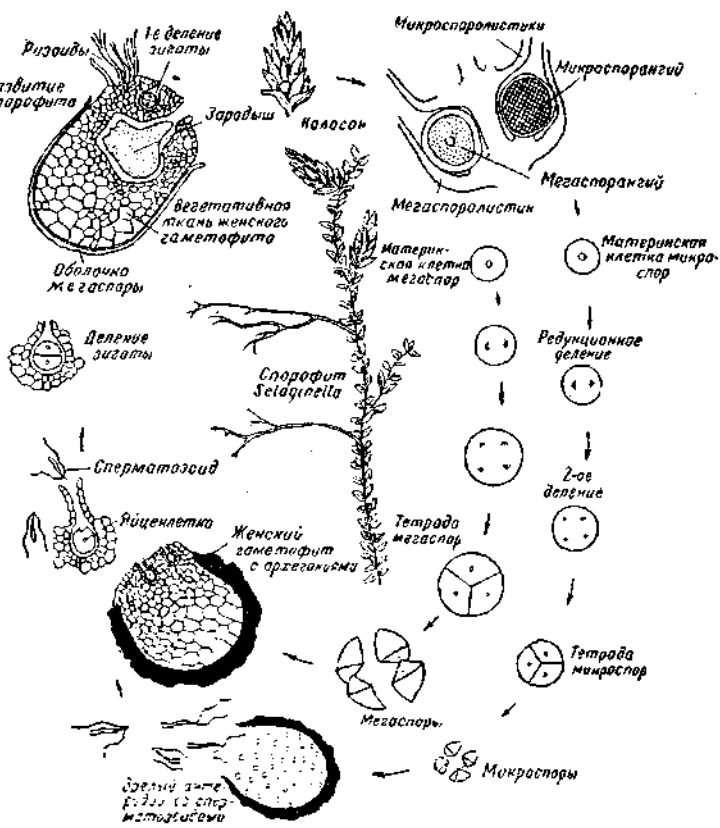


Рис. 227. Чередование поколений у селагинеллы (Selaginella selaginelloides).

имеет около 500 видов на земном шаре; почти все они обитают в тропиках. В СССР 8 видов. У одного из наших видов (S. selaginelloides) стебли короткие, ползучие, с приподнимающимися верхушками; листья удлинённо яйцевидные, мелкозубчатые, супротивные. Колоски одиночные или парные, на ножках,

четырёхгранные. На оси колоска снизу доверху расположены спороли́стики, тесно налегающие один на другой. На верхней стороне каждого спороли́стика в основании находится один спорангий. В одном колоске образуются м и к р о с п о р а н г и и и м е г а с п о р а н г и и, причём расположение их бывает двух родов: либо верхняя часть колоска занята микро-, а нижняя — мегаспорангиями, либо те и другие образуются на разных сторонах колоска. Мегаспорангии значительно крупнее, и каждый из них образует только одну тетраду мегаспор. В микроспорангии образуются многочисленные микроспоры. Из созревших микроспорангиев микроспоры высыпаются и разносятся ветром[1].

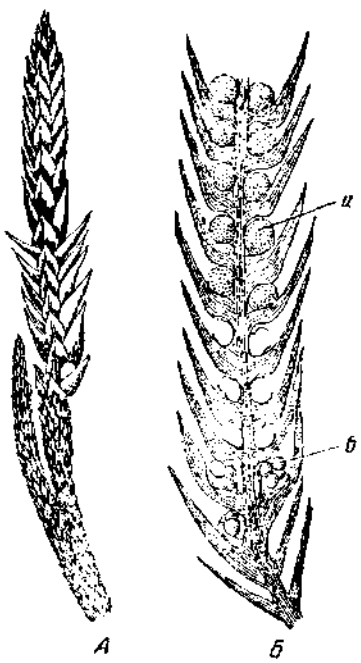


Рис. 228. Колоски селагинеллы

А — общий вид; *Б* — продольный разрез по оси колоска: *а* — микроспорангий с микроспорами; *б* — мегаспорангий с мегаспорами.

Мегаспоры при вскрытии спорангия высыпаются, падают на почву и здесь прорастают. Если микроспора оказалась в соседстве, то, прорастая, она образует мужской гаметофит, сильно редуцированный. Он имеет одну вегетативную клетку (она же ризоидальная); несколько остальных клеток являются спермагенными и клетками стенки, и составляют антеридий. Женский заросток развивается в оболочке мегаспоры и в ней остаётся. Он гораздо крупнее мужского, имеет ткань из многих ассимилирующих клеток, необходимых для питания будущего зародыша. В эту ткань погружены архегонии, которые тоже сильно редуцированы и имеют короткую шейку. Оплодотворение происходит в воде, что бывает после дождя или росы.

Как видим, селагинелловые подвинулись далеко в эволюционном отношении: у них появилась разноспоровость, повлекшая за собой возникновение двудомных заростков (однополых). Гаметофиты, в особенности мужской, уже сильно редуцированы и крайне эфемерны.

Ископаемые п л а у н о в и д н ы е принадлежат к особым порядкам. Наиболее хорошо изучены два семейства: л е п и д о д е н д р о н о в ы е (Lepidodendraceae) и с и г и л л я р и е в ы е (Sigillariaceae).

Род л е п и д о д е н д р о н представлен был высокими крупными деревьями до 30 *м* высоты и до 2 *м* в диаметре стебля. Ветвление дихотомическое, характерное не только для стебля, но и для корня. На ископаемых стволах в очередном порядке тесно расположены многочисленные листовые рубцы — следы от чешуйчатых очередных листьев, покрывавших ствол и ветви деревьев. Спороносные колоски помещались на окончаниях ветвей.

Род с и г и л л я р и я (Sigillaria) также был представлен крупными деревьями, с дихотомическим ветвлением стебля и корня. Ветвление стебля было незначительным, листья длинные, очень узкие.

Оба эти рода имели вторичное утолщение стебля, они принадлежали к разноспоровым, на что указывают ископаемые стробилы. В каменноугольном периоде эти деревья образовывали мощные леса на болотах. Неисчислимые количества спор погребались под пологом этих деревьев и послужили материалом для образования высококачественных углей. Ископаемые плаунообразные являются, конечно, первичными формами, а современные потомки их — вторичными.

---

[1] Приставки «микро», «мега» (от греч. слов) означают размеры: «микро» — мелкие, «мега» — крупные. Обычно употребляемая приставка «макро» означает не «крупный», а «удлинённый», поэтому её здесь не следует употреблять.

КЛАСС *ЧЛЕНИСТЫЕ (SPHENOPSIDA)*

Этот класс отличается наличием узлов и междоузлий стебля, причём «листья» мутовчато располагаются на узлах; на этих же узлах образуются боковые ветви. Членистые[1] делятся на два порядка: клинолистные (Sphenophyllales) и хвощевидные (Equisetales). Клинолистные были травянистыми растениями и характеризовались мутовками из клиновидных, заострённых к основанию листьев. Не дав никаких новых линий эволюции, они полностью вымерли. Порядок хвощевидных имел три семейства, из которых сохранилось только одно — хвощевые (Equisetaceae), а из этого семейства — только один род хвощ (Equisetum). Хвощи являются потомками второго порядка, уже значительно изменённые и подвергшиеся редукции.

Один из видов хвоща — полевой хвощ (Equisetum arvense), засоряющий поля и луга, развивает корневища, от которых ранней весной сперва

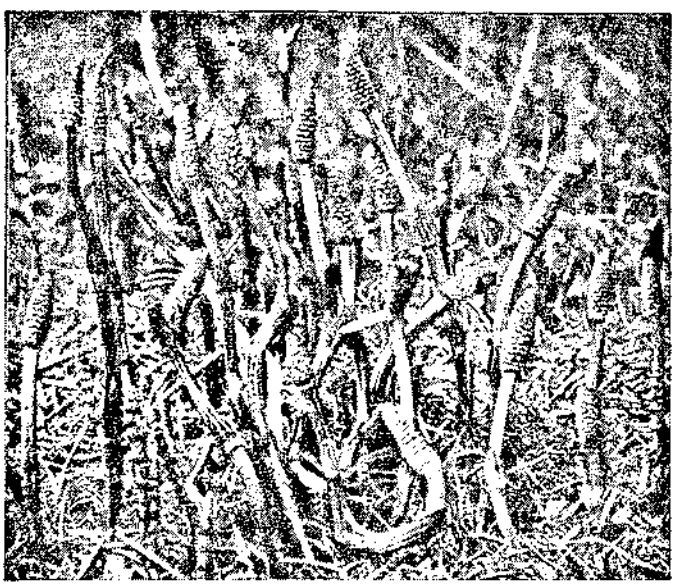


Рис. 229. Спороносные весенние побеги хвоща полевого (Equisetum arvense).

появляются буроватые, с прозеленью, короткие, прямые, неветвящиеся стебли, членистые, с междоузлиями. Листья сросшиеся в мутовках. Стебель имеет сифоностелу и заканчивается спороносным колоском (стробилом). Последний состоит из оси, на которой мутовчато тесно расположены (перпендикулярно к оси) видоизменённые споролистики, имеющие вид шестигранных щитков. Они тесно примыкают друг к другу, закрывая ось колоска. На внутренней стороне щитка кругообразно располагаются 6—8 спорангиев, внутри которых образуются споры. Таким образом, членистые имеют ту особенность, что спорангии перешли на особые листья (у псилофитов они на верхушечках осей) и листья эти не ассимилирующие, а только спороносные. Как и у плауновидных, мы наблюдаем сосредоточение споролистиков в стробиле (колоске). По созревании спорангиев ось колоска несколько вытягивается, щитки расходятся, и сквозь промежутки высыпаются споры. Наружно все споры одинаковы и по форме и

[1] Название «членистые» происходит от того, что побеги у этого класса правильно расчленены на узлы и междоузлия.

по величине. Спора снабжена придатками в виде элатер — четырёх спиральных лент, очень гигроскопичных, в зависимости от степени влажности воздуха завивающихся или раскручивающихся. Сцепляясь группами при помощи элатер, споры хвоща образуют лёгкие комочки, переносимые ветром и водой. Морфологически однородные, споры физиологически большей частью различны, т. е. одни споры, прорастая, дают мужские заростки, другие — женские заростки. Сцепление спор в комочки имеет то преимущество, что при прорастании могут оказаться в соседстве разнополые заростки. Физиологический диморфизм спор легко устанавливается при окраске их нейтральротом.

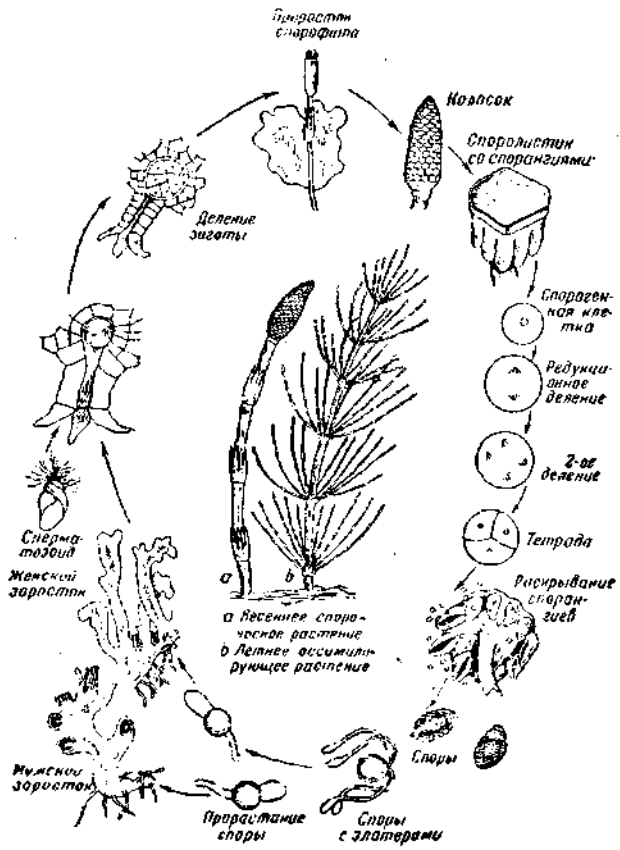


Рис. 230. Чередование поколений у хвоща.

Мужской заросток хвоща имеет вид маленькой зелёной, расчленённой на лопасти пластинки, прикрепляющейся к почве ризоидами. По величине он меньше женского заростка; лопасти его узкие. На концах лопастей развиваются антеридии. Сперматозоиды многожгутиковые. Женский заросток более крупный. Оплодотворение происходит после дождя. Зародыш даёт начало многолетнему спорофиту.

В начале весны (или в середине) из корневищ появляются зелёные ассимилирующие мощные вегетативные побеги хвоща. Они «бесплодны», и по всей длине образуют мутовки ветвей. Назначение этих побегов — ассимиляция и откладывание запасных веществ в корневище и клубеньки. Они держатся всё лето. Таким образом, у спорофита полевого хвоща возникают из корневища два типа надземных побегов — весенний спороносный, не ассимилирующий и не ветвящийся, и летний вегетативный, ветвящийся, ассимилирующий. Другие виды хвоща имеют только один тип побега, одновременно и спороносный и ассимилирующий.

Помимо полевого хвоща, отметим ещё з и м н и й х в о щ (E. hiemale), распространённый в широколиственных лесах СССР. На Дальнем Востоке верхушки его зимующих стеблей поедаются лошадьми, рогатым скотом и свиньями. Поедаются лишь старые, перезимовавшие побеги, так как они содержат много растворимых углеводов. Следует, однако, иметь в виду, что в побегах его содержится много кремнезёма. Стебли существуют 2—3 года, растут же только в первое лето. Спороносные колоски появляются в конце июля-августа и перезимовывают. Споры созревают весной. Всего известно на земном шаре 52 вида хвоща.

К порядку хвощевидных относится ещё вымершее семейство к а л а м и т о в ы х (Calamariaceae). Это были мощные деревья, с мутовчато расположенными несраставшимися листьями. Ветви также располагались кольцеобразно. Стебель имел вторичное утолщение. Споролистики были собраны в верхушечном колоске, как и у хвощей. Каламиты были

одними из господствующих растений каменноугольного периода в истории земли. Это были растения болот и неглубоких водоёмов.

В эволюционном отношении членистые (Sphenopsida) представляют совершенно самостоятельную мелколистную ветвь эволюции стелярных растений. Своеобразные листья членистых представляют собой не выросты на оси, а видоизменённые и сильно редуцированные веточки, т. е. это листья вторичного происхождения. Спорангии сидят на особых придатках, происхождение которых ещё неясно. Кроме того, членистые имеют иное строение стелы (см. стр. 352), иное строение сперматозоидов.

КЛАСС *ПАПОРОТНИКИ (PTEROPSIDA)*

Третью линию эволюции, связанную с псилофитами, составляют папоротники. Эта линия — крупнолистная. Из всех папоротникообразных папоротники оказались наиболее жизненными. Зародившись в палеозойской эре, они во многих формах дошли до нашего времени. Большинство палеозойских видов вымерло, некоторые же ещё сохранились, а мезозойские папоротники и сейчас представлены большим морфологическим и экологическим разнообразием.

Папоротники разделяются на два подкласса: первичные (Eusporangiatae), у которых спорангии с многослойными стенками, и настоящие папоротники (Leptosporangiatae), у которых спорангии со стенками из одного слоя клеток. Первичные все были равноспоровыми, настоящие — и равно- и разноспоровыми. Первый подкласс более древний. Среди его представителей установлены такие, которые имели ещё верхушечные спорангии на осях и без особой натяжки выводились из риниевых псилофитов.

Для понимания строения папоротника необходимо коротко остановиться на строении его листа. Многим хорошо известны крупные листья папоротников. Эти листья аналогичны, но не гомологичны листьям плауновидных. Если последние образовались как мелкие выросты на осях (тип астероксилона), то у папоротников листья возникли следующим образом: а) дихотомически-разветвлённые ветви приобрели форму кладодиев, т. е. подверглись уплощению; б) вследствие уплощения систем ветвления разрастание их пошло также в боковом направлении; в) это разрастание привело к сближению и соприкосновению уплощённых систем ветвления и к срастанию их в листоподобный орган; г) тем самым спорангии оказались уже на этих листоподобных органах, притом в тесном соседстве (ввиду срастания верхушек дихотомических отрогов), откуда и произошло их скучивание, эволюционно закрепившееся в виде сорусов; д) относительно горизонтальное расположение этих листоподобных органов привело постепенно к дорзовентральному анатомическому строению, типичному для настоящего листа.

Такое стеблевое происхождение листа папоротников подтверждается верхушечным ростом его (в то время как настоящий лист растёт основанием), причём этот рост у некоторых представителей почти неограничен, так что листья многих папоротников очень велики. Если присмотреться к пёрышкам (долькам) листа наших перистых папоротников, то можно заметить симподиальный характер ветвления, который возник у папоротников на определённом этапе их эволюции.

Вначале все листья у папоротников были и фотосинтезирующими и спороносными. В ходе эволюции происходила стерилизация нижних листьев и приспособление их только к потребностям фотосинтеза. Верхние листья, наоборот, специализировались для спороношения: они утратили способность к образованию хлорофилла, стали жёлтыми или бурыми, и значительно уменьшились в размерах по сравнению с нижними зелёными. Сосредоточение спорангиев в верхней части растения способствует более лёгкому рассеиванию спор. Таков, например, распространённый у нас страусник (Onoclea struthiopteris).

Стробил (колосок) у папоротников отсутствует. Спорофит и гаметофит папоротников резко различаются. Спорофит у многих представителей достиг высокой ступени развития, мощности и долговечности; древовидные формы

в тропиках живут по нескольку тысяч лет. Гаметофит очень мелкий и эфемерный, упрощение его наглядно. Папоротники имеют стебли, листья и корни.

Первый подкласс — эвспорангиаты — содержит три порядка: 1) ужовниковые (Ophioglossales), 2) маратциевые (Marattiales) и 3) шилицевые (Isoetales).

Наиболее примитивными являются ужовниковые; в современной флоре известно только три рода. Стебель ужовниковых короткий; листья образуются по одному ежегодно, растут очень медленно, не имеют улиткообразного свёртывания перед распусканием и разграничены на спороносную и стерильную части. Спорангии примитивные. Заростки (гаметофиты) двуполые, клубневидные, многолетние, мелкие, погружённые в почву и поэтому бесхло-

Рис. 231. Папоротник Pteridium tauricum в Грузии.

рофилльные, но пронизанные микоризой. В СССР два рода — ужовник (Ophioglossum) и гроздовник (Botrychium), преимущественно в лесах и на лугах.

Порядок маратциевых — тропический, в СССР отсутствует. Порядок шилициевых (они же шильниковые, полушниковые) (Isoetales) многими авторами выделяется в особый класс или даже включается в класс плауновидных. Форма листьев, отличающаяся от папоротниковых, объясняется водным образом жизни; сперматозоиды многожгутиковые. Они заслуживают выделения их в особый класс [1]. Они растут на дне озёр или на болотах, на прибрежьях озёр. Имеется только один род шилица (шильник, полушник — Isoetes); стебель у видов его очень короткий, клубневидный, многолетний, образующий ежегодно массу придаточных корней и над-

[1] По существу это и следовало бы сделать, но малый объем современных и древних шилициевых, а также необходимость критического изучения их, пока не позволяют вводить в учебник новый класс.

земный пучок многочисленных прикорневых, длинных и заострённых на конце листьев (откуда и название «шильник»). Мегаспорангии образуются на расширенных основаниях нижних (наружных в розетке) листьев, микроспорангии — на верхних (внутренних); и те и другие занимают нижнюю поверхность листьев, будучи погружёнными в особые спорангиеносные ямки. Заростки двудомные (однополые); женский не выходит из мегаспоры. В СССР четыре вида, главным образом в северной части.

Второй подкласс — лептоспорангиаты — содержит равноспоровые наземные и разноспоровые водные порядки. Отличительными чертами этого подкласса являются спорангий со стенкой из одного ряда клеток и наличие крупной меристематической верхушечной клетки (точки роста). Однослойная стенка произошла из многослойной путём последовательной редукции остальных слоёв. Здесь рассматриваются два порядка — настоящие папоротники (Eufilicales) и водные папоротники (Hydropteridales).

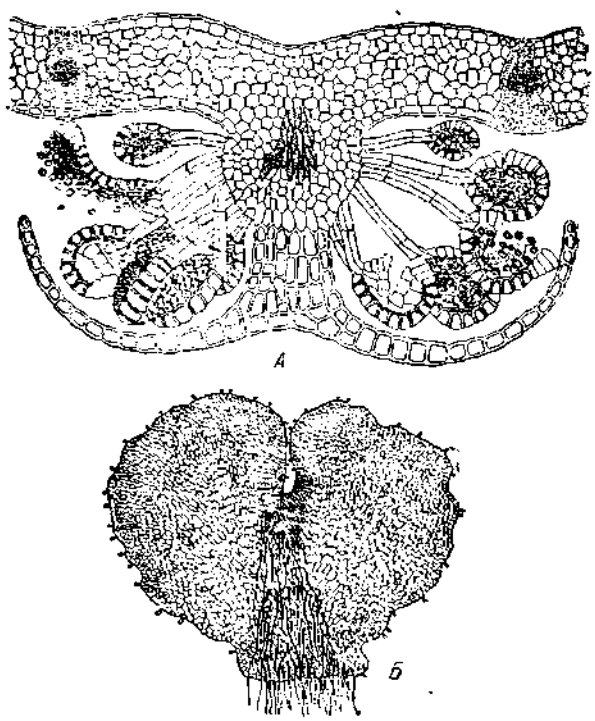


Рис. 232. Лесной папоротник
А — разрез соруса со спорангиями; Б — заросток с ризоидами.

В порядок настоящих папоротников здесь включаются только два семейства — чистоустовые (Osmundaceae) и собственно-папоротники (Polypodiaceae).

Чистоустовые не имеют покрывальца (индузия), защищающего сорусы (кучки спорангиев); спорангии сидят на коротких ножках и не имеют кольца, служащего для разбрасывания спор; раскрываются створками. В СССР — один род Osmunda, насчитывающий три многолетних вида. Листья перистые или двоякоперистые, прикорневые, появляются из корневищ; кучки шаровидных спорангиев образуются на плодущих сегментах листа, с обеих его сторон, другие сегменты бесплодны. Растут чистоусты на лесных полянах и по оврагам, два вида — на Дальнем Востоке и один вид — в Западной Грузии (*O. regalis*), на болотах.

Семейство Polypodiaceae — самое многочисленное. В СССР более ста видов, относящихся к разным родам, а на земном шаре их более тысячи. Отличительными признаками этого семейства являются наличие длинных ножек у спорангиев и неполного, но хорошо выраженного кольца на спорангии, представляющего собой приспособление для активного выбрасывания спор. Сорусы чаще прикрыты покрывальцем, но у некоторых родов — без покрывальца. (Рис. 232).

Здесь рассматривается лишь несколько родов данного семейства. Надо иметь в виду, что нередко один и тот же вид был отнесён разными авторами

к различным родам. Таков, например, м у ж с к о й п а п о р о т н и к (Aspidium filix mas). Он образует крупное корневище в почве, покрытое бурыми чешуями. Из верхушки корневища ежегодно появляется на поверхности пучок крупных двоякоперисторассечённых листьев. Молодые листья на верхушке улиткообразно свёрнуты. Закладывание новой группы листьев происходит в почве, причём появляются они на поверхность лишь на третий год.

От корневищ отходят придаточные корни. Стебель у него п о л и с т е л и ч н ы й. Каждая стела состоит из двух или более спаянных между собой пучков и является отдельным цилиндром, имеющим собственные эндодерму и перицикл. Стелы располагаются в стебле папоротника прерывисто. Ксилема окружена флоэмой. Однако у папоротников из порядка Eufilicales установлено большое разнообразие стелярных типов, от простых протостел до эустел. Камбия папоротник не имеет, поэтому у него отсутствуют вторичные ксилема и флоэма. Летом на нижней поверхности листьев закладываются круглые с о р у с ы. Они представляют собой кучку спорангиев, прикрываемых и н д у з и е м (покрывальцем). Место, на котором сидят спорангии, называется п л а ц е н т о й. Спорангий имеет линзообразную форму; стенка образована одним слоем клеток, среди которых выделяется полукольцо из них с подковообразно утолщёнными оболочками (снаряд для раскрывания спорангия и разбрасывания спор). Внутри спорангия закладывается спорообразующая ткань. Спор на одном растении образуется несколько десятков миллионов. При созревании сорусов они становятся коричневыми.

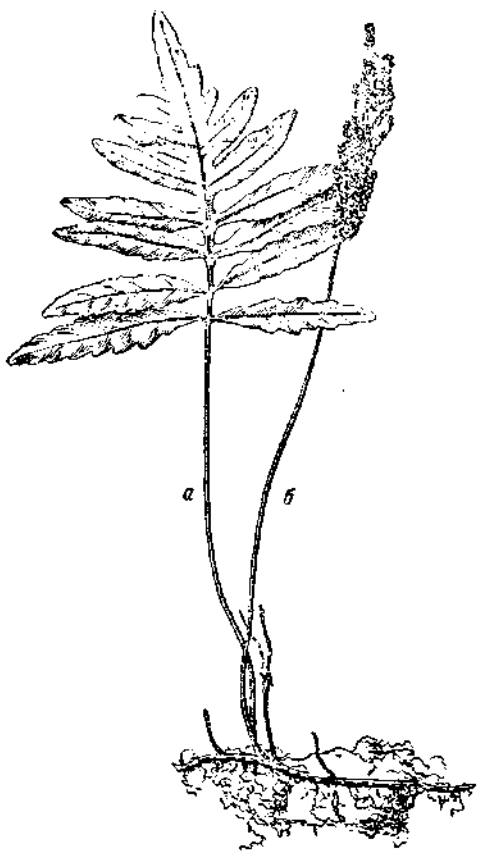


Рис. 233. Папоротник Onoclea sensibilis
а — ассимилирующий лист (трофофилл); *б* — спороносный лист.

Попав в благоприятные условия влажности и тепла, споры прорастают. Гаметофит имеет вид сердцевидной зелёной пластинки диаметром около 1 *см*. На нижней поверхности пластинки заростка имеются ризоиды, которыми он прикрепляется к почве, тесно к ней прижимаясь. Здесь же, на нижней поверхности, вблизи выемки заростка, образуются архегонии, расширенные части (брюшко) которых погружены в ткань заростка, шейки же возвышаются над поверхностью его. Антеридии образуются в средней части заростка, между ризоидами; в них возникают спирально извитые сперматозоиды, несущие на передней части (вдоль нескольких оборотов спирали) реснички. Вся остальная часть заростка состоит из ассимилирующей вегетативной ткани. Заросток прижат нижней поверхностью к почве и под ним удерживается влага; сперматозоиды, выйдя из вскрывшегося антеридия, по воде подплывают к устьям архегониев, проникают в брюшко и оплодотворяют яйцеклетки. После оплодотворения в каждом архегонии образуется зародыш, который сразу же прорастает. Прорастая, он даёт корешок, углубляющийся

в почву, и стебелёк с листом. Лишь очень короткое время зародыш питается тканью заростка. Вскоре он переходит на самостоятельное питание. Из молодого проростка с течением времени развивается многолетний мощный спорофит. Гаметофит ещё сильно привязан к влаге, оплодотворение происходит в воде, спорофит же является типично сухопутным растением.

Род Pteridium отличается тем, что спорангии образуют на краях листа непрерывную полоску и прикрыты загнутым краем листа. Покрывальце двойное. Листья дважды-трижды перисторассечённые. Имеются два вида:

О р л я к (P. aquilinum). Корневище длинное, горизонтально ветвящееся в почве, листья голые. Распространён в хвойных и лиственных лесах, часто на песчаных склонах, по всему СССР. Корневище содержит до 45% крахмала, легко омыливается; из крахмала готовят клейстер; поедается только свиньями, для других домашних животных ядовито; имеет вяжущие и отчасти глистогонные свойства.

Г в и м р а (P. tauricum). Листья снизу рыжевато опушённые. Сильно распространён в Западной Грузии, на местах срубленных лесов. Трудно искоренимый основной засоритель чайных плантаций.

Род М н о г о н о ж к а, с л а д к и й к о р е н ь (Polypodium). Сорусы без покрывальца. В СССР четыре вида. Наиболее распространены: P. vulgare, со сладким корневищем; растёт на скалах, иногда на почве в лесах; P. serratum — в Западной Грузии, в низовьях гор, на стволах и пнях деревьев, на сырых скалах.

Род Л и с т о в и к (Phyllitis), с линейными сорусами, косо расположенными и взаимно параллельными, представлен только одним видом — Ph. scolopendrium, широко распространённым в средней и нижней зонах гор Кавказа, в тенистых лесах.

П о р я д о к **Водные папоротники (Hydropteridales)**

Немногочисленную группу составляют разноспоровые водные папоротники; типичным представителем является с а л ь в и н и я (Salvinia natans). Это маленькое, плавающее на воде растение с корнеподобными листьями, погружёнными в воду. Стебель разветвлённый. Листья двух родов: одни надводные, другие подводные, отличающиеся по форме. Надводные листья являются ассимиляционными и плавательными, подводные — бурого цвета, рассечённые на длинные нитевидные доли, покрытые густыми короткими волосками. В основании подводных листьев группами образуются шаровидные спорокарпии, идентичные по

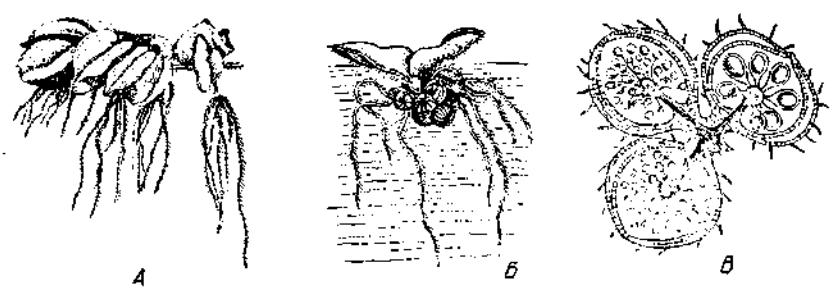


Рис. 234. Водный папоротник Salvinia

А — общий вид растения с воздушными и подводными листьями; Б — листья со спорокарпиями; В — микро- и мегаспорангии.

своему значению сорусам. Ножка спорокарпия продолжена внутрь шарика и в его полости булавовидно вздувается на конце. На этой булавовидной головке из особых выростов образуются спорангии: в одних спорокарпиях мелкие микроспорангии, в других — крупные мегаспорангии. Микроспорангии на длинных ножках в большом числе веерообразно усаживают головку внутри спорокарпия. В других спорокарпиях образуются значительно более крупные мегаспорангии. Они образуются в небольшом числе, имеют овальную форму, ножки их короткие. В каждом мегаспорангии возникает только одна крупная шарообразная м е г а с п о р а. Созревшие спорокарпии отделяются от материнского растения и оседают на дно водоёма, где и перезимовывают. Весной спорангии, освободившись от оболочки спорокарпия, всплывают на поверхность воды. Оболочки спорангиев также вскрываются, а микро- и мегаспоры прорастают в заростки внутри спорангиев. Мужской заросток очень маленький, он содержит два антеридия, из которых один даёт начало четырём сперматозоидам, а другой — двум. Одна из клеток заростка является зачатком ризоида, а самая большая, трубчатая,

представляет вегетативную часть заростка. Таким образом, мужской гаметофит сильно редуцирован.

Мегаспора даёт начало женскому заростку. Он не покидает оболочку мегаспоры, а развивается в ней. Вегетативное тело женского заростка многоклеточное, чем и отличается от мужского. Клетки его хлорофиллоносные.

В настоящий период известно около 6000 видов папоротников на земном шаре. И в современную эпоху они оказались приспособленными к разнообразным экологическим условиям. В умеренных широтах папоротники являются растениями, приуроченными к полянам и оврагам лесов. Известны, однако, и очень засухоустойчивые виды. В тропиках распространены мощные древовидные, а также эпифитные виды папоротников. Размножаются папоротники преимущественно спорами, но вегетативное размножение довольно разнообразно.

Познанием разноспоровых папоротникообразных мы обязаны в значительной мере классическим работам Беляева и Арнольди. Беляев в своих морфолого-анатомических изысканиях показал эволюционное развитие мужского полового поколения у «архегониат», и особенно у разноспоровых плауновидных, водяных папоротников, а также у голосеменных растений. Очень детально были изучены им сперматозоиды папоротников, хвощей (а также харовых водорослей), причём было доказано, что сперматозоиды состоят не только из ядра, но и из протоплазмы, т. е. мужские гаметы архегониат — это клетки.

Арнольди изучал параллельно развитие женского полового поколения у разноспоровых архегониат.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ (GYMNOSPERMAE)

Значительный по объёму тип голосеменных разделяется на два класса: 1) Cycadophyta и 2) Coniferophyta. Первый класс содержит порядки: а) семенные папоротники (Cycadofilicales); б) саговники (Cycadales); в) бенеттитовые (Benettitales). Второй класс содержит порядки: г) кордаиты (Cordaitales); д) гинкговые (Ginkgoales); е) хвойные (Coniferales); ж) хвойниковые (Gnetales). Последние весьма своеобразны и в группу «архегониат» включаются условно.

Голосеменные, как и предыдущие высшие, относят к архегониатам, но их особенностью является наличие семян. В процессе эволюции семя появилось раньше цветка и плода. Семена образуются на мегаспоролистиках и лежат открыто; отсюда и название «голосеменные» растения.

Семена возникли впервые у особой группы папоротников, появившихся в верхнем девоне, сильно развившихся в каменноугольном периоде, но в последующем за ним пермском периоде почти сошедших с арены. Эти папоротники известны нам только по ископаемым остаткам. Они выделены в особый порядок семенных папоротников (Cycadofilicales, Pteridospermales), происшедших от настоящих разноспоровых папоротников. Известны также ископаемые семенные плауновидные (Lepidospermales), связанные филогенетически с ликопсидами.

КЛАСС *CYCADOPHYTA*

Характеризуется крупными перистыми листьями. Стебли неветвящиеся.

Порядок Семенные папоротники (Cycadofilicales)

Семенные папоротники были представлены крупными и мелкими деревьями, а также лианами. Корни ещё только стеблевые, т. е. придаточные. Листья были крупные, преимущественно перистые. Ассимилирующие листья (трофофиллы) резко отличались от спороносных (спорофиллов). Последние — двух типов: а) микроспоролистики несли двугнёздные микроспорангии, которые здесь уже срастались вместе, образуя так называемые

синангии (прототип тычинки); б) мегаспоролистики несли мегаспорангии особого строения, которым присвоено название семяпочка. Таким образом, семяпочка[1] есть мегаспорангий, что следует запомнить, так как отныне он удержи-

Рис. 235. Семенной папоротник каменноугольного периода Calathospermum scoticum (реконструкция).

вается вплоть до самых молодых семейств современных покрытосеменных (цветковых) растений. В этой семяпочке из тетрады мегаспор уцелеет только одна.

[1] Название «семяпочка» неудачное: никакой почки здесь нет. Но этот термин стал историческим и исключение его связано с неудобствами при чтении литературы. Правильнее было бы называть «семезачаток».

Семенные папоротники и семенные плауновидные сохранились в земной коре только в виде органов спорофита; гаметофит известен для немногих.

Анатомическое строение стебля показывает наличие эустелы с сильно развитой сердцевиной; пучки коллатеральные; вторичные элементы хорошо развиты; впервые появились окаймлённые поры на трахеидах.

Описание семяпочки даётся дальше, в порядке саговниковых, которые произошли от семенных папоротников и частично сохранились в настоящее время.

Порядок Саговники (Cycadales)

В настоящее время саговники сохранились кое-где в тропических и субтропических областях земного шара, особенно в Средней Америке и юго-восточной Азии, представляя собой остатки когда-то пышной саговниковой флоры в мезозойской эре. Появились они в пермском периоде палеозоя. Они непосредственно связаны с семенными папоротниками, которые дали начало двум линиям дальнейшей эволюции: саговникам и бенеттитовым.

Саговники отличаются от всех папоротникообразных и от семенных папоротников их хорошо отличает также морфологическое строение споролистиков. Видоизменённые спороносные листья составляют стробил, впервые (с запозданием) появившийся у крупнолистной линии эволюции.

Одним из типичных представителей саговников является известный в культуре наших влажных субтропиков, как декоративное растение, саговник (Cycas revoluta). На родине — это мощные пальмовидные (но ничего общего не имеющие с пальмами) деревья, неветвящиеся, двудомные; ствол короткий и толстый, покрыт панцырем из бурых остатков оснований листьев; ствол увенчивается пучком расходящихся во все стороны длинных темнозелёных, однажды перистых, глянцевых и жёстких листьев. Стебель характеризуется наличием эустелы, вторичных камбиальных элементов, сильно развитой крупноклетной сердцевиной, богатой крахмальными зёрнами; либриформа ещё нет.

Вследствие двудомности на одних деревьях образуются микроспоролистики, на других — мегаспоролистики. Те и другие окружены зелёными перистыми листьями (трофофиллами). Микроспоролистики цельные, а не перистые, мелкие, собранные в компактную группу, которую, как указывалось, считают стробилом. У других родов саговниковых стробил выражен хорошо (например, у Zamia). Микроспорангии развиваются на нижней стороне споролистиков в большом количестве, не срастаясь в синангии.

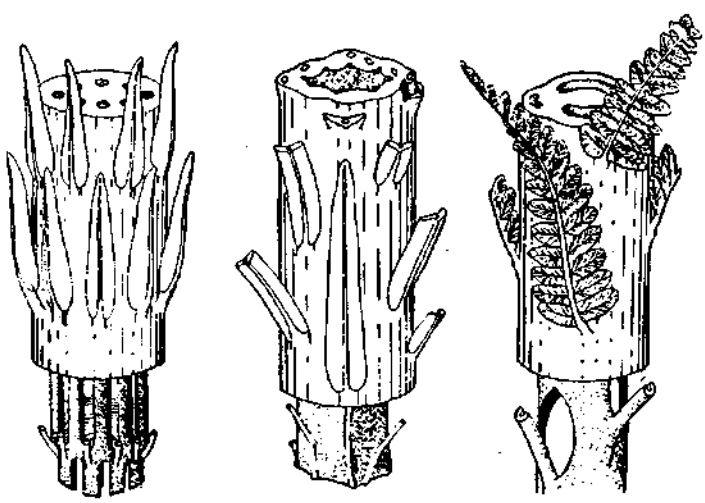


Рис. 236. Стела у плауновидных (слева), членистых (в центре) и папоротников (справа).

Рис. 237. Сравнительный habitus у представителей крупнолистной (слева) и мелколистной линии эволюции голосеменных.

Мегаспоролистики имеют другую форму. Они слабоперистые, небольшие, бесхлорофилльные; стробила не образуют; в нижней части их по бокам развиваются две или несколько пар крупных мегаспорангиев, т. е. семяпочек (как у семенных папоротников). Наружная часть семяпочки состоит из двух покровов, называемых интегументами; так как они многослойны, их нельзя считать просто стенкой спорангия, ибо ещё у настоящих папоротников она была однослойной. Очевидно, интегумент — это стерилизованный[1] синангий; он облекает семяпочку почти по всей поверхности, оставляя на верхушке небольшое отверстие, которое называется пыльцевходом (micropylé). Вся внутренняя часть семяпочки под интегументом, составляющая спорангий, называется нуцеллусом. Канал пыльцевхода подходит к нуцеллусу, и в этом месте образуется небольшая полость, называемая пыльцевой камерой. Нуцеллус весь состоит из паренхимных клеток, которые, однако, претерпевают сильные изменения. На некоторой глубине под верхним слоем клеток, против пыльцевхода, возникает чаще лишь одна материнская спорогенная клетка (археспориальная). Все остальные клетки мегаспорангия подверглись (в процессе эволюции) стерилизации. Эта археспориальная клетка, как обычно, редукционно делится и образует тетраду мегаспор: из четырёх сохраняется только одна, остальные три дегенерируют. Эта единственная мегаспора окружена клетками нуцеллуса и интегументом. Выйти из спорангия она уже не может. Оболочка её ещё слегка покрывается кутикулой — отголосок образования твёрдой поверхности споры.

Рис. 238. Молодой саговник (Cycas revoluta) в Батумском ботаническом саду.

Постепенное усыхание суши привело к необходимости надёжной защиты мегаспоры. Здесь, внутри мегаспорангия, она и прорастает (как полагается по правилу чередования поколений) в женский гаметофит, который носит название эндосперма. Разрастается он внутри нуцеллуса вследствие деления дочерних, внучатых и т. д. клеток проросшей мегаспоры, вытесняя при этом ткань нуцеллуса (за счёт которого он питается) (рис. 240). Из клеток эндосперма, ближайших к пыльцевой камере, довольно сложным путём образуются архегонии (два или больше); прикрывающие их клетки нуцеллуса растворяются, на месте их остаются над архегониями выемки, занимаемые выделяющейся сахаристой жидкостью: это образуются архегониальные камеры. В это время архегонии уже половозрелы, сохранившиеся ещё от редукции несколько канальцевых клеток расслизняются для пропуска сперматозоида к яйцеклетке.

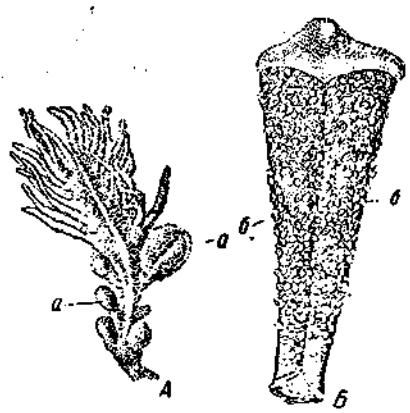


Рис. 239. Мегаспоролистик (*А*) и микроспоролистик (*Б*) саговника (Cycas revoluta)

а — мегаспорангии (семяпочки); *б* — микроспорангии (пыльники).

Этот процесс совершается значительно позже созревания и вскрытия микроспорангиев. В последних имеется много спорогенных клеток, составляющих археспорий, что при большом числе микроспорангиев обеспечивает получение значительного количества микроспор. После вскрытия спорангиев споры легко разносятся ветром. Микроспорам присваивается уже название пыльцы. Пыльца, пыльцевые клетки (часто именуемые пыльцевыми зёрнами) суть, следовательно, микроспоры. Филогенетическое происхождение пыльцы, тычинки, а также семяпочки теперь читателю должно стать

[1] «Обеспложенный».

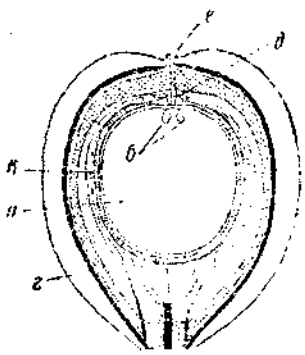


Рис. 240. Схема строения семяпочки (мегаспорангия) саговника

а — эндосперм (зароток); *б* — архегонии; *в* — нуцеллус; *г* — интегумент (покров), его внутренний слой с разветвлениями проводящего пучка; *д* — архегониальная камера; *е* — пыльцевход.

ясным. Микроспорангии в микроспоролистике в дальнейшем называются пыльцевыми гнёздами. Они совместно формируют пыльник тычинки.

Ещё находясь в микроспорангии, зрелая одноядерная микроспора прорастает в мужской гаметофит. Это пока выражается только в делении клетки. Первое деление[1] образует две клетки, затем одна из них ещё раз делится, и получается трёхклеточный гаметофит в оболочке микроспоры. Вокруг каждого из ядер обособляется участок цитоплазмы, так что получаются три клетки: вегетативная, антеридиальная (генеративная) и гаусториальная (ризоидальная). Как видим, редукция гаметофита дошла у саговников до трёхклетной стадии. В таком виде пыльца переносится в воздухе, и некоторые микроспоры попадают на семяпочки других деревьев саговника. Обычно на семяпочке всегда имеется капля жидкости, выделяемая нуцеллусом через пыльцевход. Микроспора, попав в такую каплю, удерживается в ней и при испарении влаги втягивается в пыльцевую камеру. Через пыльцевход на нуцеллус обычно попадает несколько микроспор, причём они обыкновенно скатываются в боковые выемки между интегументами и нуцеллусом. Раздражение, вызываемое пыльцой, обусловливает полное смыкание покровов и закрытие пыльцевхода; новые микроспоры уже попасть не могут. На поверхности нуцеллуса гаусториальная клетка микроспоры выпячивается, образует гаусторий (присосок), который внедряется в ткань нуцеллуса, как бы заякоривая мужской гаметофит и, вероятно, обеспечивая ему питание.

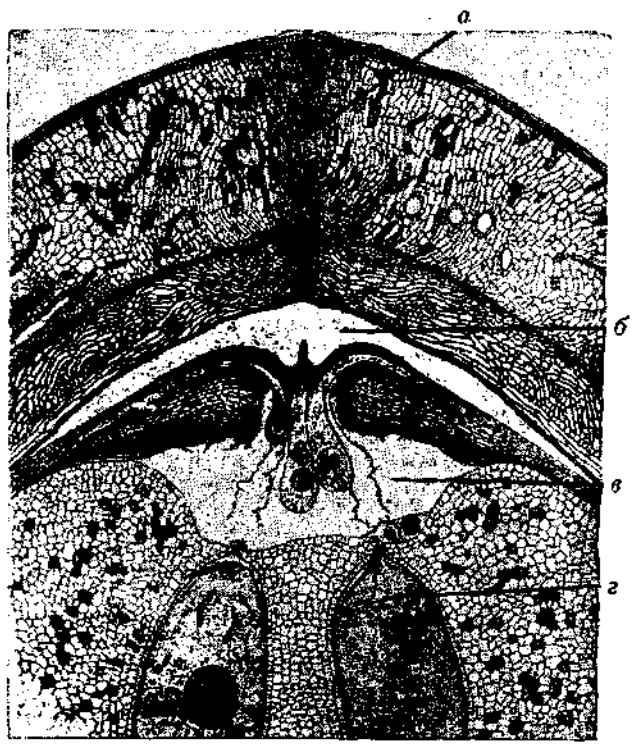


Рис. 241. Оплодотворение у саговниковых (Zamia)

а — сомкнувшиеся покровы семяпочки; *б* — пыльцевая камера; *в* — архегониальная камера, над ней свисают пыльцевые отроги; в выемке зародыша над устьем архегония — два сперматозоида; *г* — архегоний.

[1] Это деление и все последующие в пыльце — митозные; редукционное деление было при образовании пыльцы.

Генеративная клетка делится дважды: в первый раз она образует вторичную генеративную клетку, из которой при последующем её делении образуются уже два очень крупных сперматозоида, оснащённых двумя спиральными блефаропластами [1] с массой мелких ресничатых жгутиков. Эти блефаропласты возникли из цитоплазмы другой клетки. Вегетативная клетка тоже слегка выпячивается в трубковидный вырост над архегониальной камерой. Представление о том, что сперматозоиды некоторое время «плавают» в архегониальной камере и в шейке архегония, ошибочно. В момент оплодотворения в архегониальной камере нет и следа свободной жидкости. На последних стадиях развития сперматозоидов нижний конец трубковидного выроста сильно вздувается и настолько набухает, что, наконец, лопается, выпуская в архегоний сперматозоиды с жидкостью. Эта жидкость является единственной средой, в которой могут передвигаться сперматозоиды. Один из сперматозоидов втягивается в яйцеклетку. После оплодотворения зигота делится многократно, образуя зародыш и подвесок.

Открытие в 1896 г. сперматозоидов у саговника (Cycas), т. е. у деревьев, живущих на суше и уже столь далеко ушедших от своих предков, связанных с водой, показывает, сколь медленно половой процесс отходил от водных условий. Такие же сперматозоиды в том же году были открыты у другого порядка голосеменных — г и н к г о в ы х (см. дальше).

Порядок Бенеттитовые (Benettitales)

Этот порядок, некогда весьма многочисленный, известен нам только по ископаемым находкам. Появившись в пермском периоде, он вымер ещё в нижнем мелу. Нам необходимо рассмотреть его потому, что многие ботаники выводят происхождение цветковых растений от бенеттитовых. По строению стебля и листьев они легко связываются с семенными папоротниками. От саговников их отличает разноспоровый стробил и наличие одного мегаспорангия на споролистике, редуцированном до стержня, на верхушке которого развивался мегаспорангий (семяпочка). Верхушечное расположение спорангия здесь надо считать вторичным (а не первичным, как у псилофитов).

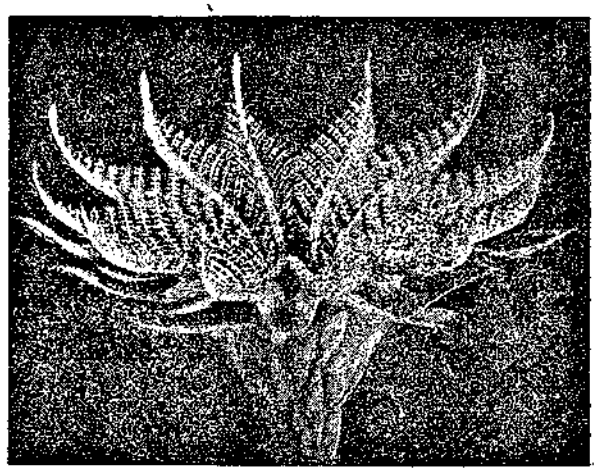


Рис. 242. Общий вид цветка бенеттитовых (Cycadeoidaea).

Бенеттиты имели стройные, высокие, неветвящиеся стволы с венцом крупных перистых листьев наверху или же ствол был укороченный и сильно вздутый. Кроме того, существовали и травянистые формы, с цельными листьями, что также надо иметь в виду при обсуждении вопроса о происхождении цветковых растений. Рассмотрим строение одного из предполагаемых цветковых — Cycadeoidaea dacotensis. Расположение листьев было спиральное. Стробилы развивались в пазухах листьев, как видоизменённые побеги. Ось стробила была толстая, в основании его развивались прицветные кроющие листья, в которых видят прообраз околоцветника. Выше их, уже не по спирали, а по окружности, были расположены перистые микроспоролистики, которые в почкосложении, ещё наподобие папоротников, были улиткообразно свёрнуты. На дольках этих микроспоролистиков возникали многогнёздные синангии. Эти части стробила сравнивают с тычинками. Ось стробила имела коническое мясистое окончание (прообраз цветоложа), на котором, опять по спирали, располагались мегаспоролистики, редуцированные до длинного спорангиеносца (ножки) с верхушечным мегаспорангием (семяпочкой).

Эти мегаспоролистики чередовались с неспороносными узкими листьями, на верхушке расширенными, имеющими защитное для семяпочек значение. Семяпочки имели удлинённые трубчатые пыльцевходы, чуть выставленные из стробила. Семена бенеттитов имели две семядоли.

Так как расцвет бенеттитов совпал с появлением на земле сосущих насекомых, можно допустить, что опыление производилось не только ветром, но и насекомыми. Можно даже

[1] Тельце, лежащее в основании жгута; органоид клетки, открытый Беляевым.

предположить, что выделение семяпочками саговников сахаристой жидкости в камерах и наружу через микропиле уже приучало насекомых к посещению фертильных [1] частей растения.

КЛАСС *CONIFEROPHYTA*

Порядок Кордаиты (Cordaitales)

Напомним, что от семенных папоротникообразных произошли по одной линии саговники и бенеттитовые, а по другой — кордаиты, гинкговые, хвойные и хвойниковые. К этой второй линии мы и переходим. Она отличается цельными листьями и ветвистыми стеблями. Некоторые склонны выводить её не от семенных папоротников, а от семенных плауновидных, т. е. по мелколистной линии филогенеза архегониат (особенно хвойные).

Кордаиты, древесные ископаемые растения, были в полном расцвете в каменноугольном периоде, образуя мощные лесные насаждения вместе с древесными ликопсидами. В юре они вымерли.

Особенности их следующие: они были однодомными; микроспорангии были верхушечные на концах редуцированных мелких споролистиков, которые, скучиваясь, образовывали с е р ё ж к и; мегаспорангии (семяпочки) были также верхушечные, одиночные, на длинных ножках, и имели только один многослойный интегумент.

Порядок Гинкговые (Ginkgoales)

[Зародившись в пермском периоде или в конце карбона, гинкговые в своих остатках дошли до нашего времени; есть указания на то, что Ginkgo biloba ещё произрастает в диком виде в Китае. В культуре этот вид поддерживается во всех ботанических садах земного шара как последний представитель вымирающего порядка. Гинкго — крупные листопадные деревья с моноподиальным обильным ветвлением. Вторичные элементы строения стебля развиты сильно, но либриформа и сосудов нет. Листья с широкой дланевидной пластинкой, образовавшейся от срастания дихотомических долек (характерных, например, для ископаемой Baiera gracilis, из порядка гинкговых). На одном дереве гинкго можно найти все переходы от пластинки, разрезанной на доли, до совершенно цельной или чаще с небольшой выемкой в средней части. Жилкование дихотомическое. Деревья двудомные. Микроспоролистики (тычинки) располагаются по спирали на оси серёжки; на концах их — сорусы (пыльники) из двух микроспорангиев. Мегаспоролистик в виде бугорка несёт по две семяпочки, из них нормально развивается только одна. Опыление при помощи ветра. У гинкго установлены сперматозоиды типа саговниковых.

Порядок Хвойные (Coniferales)

Из всех голосеменных хвойные наиболее приспособились к современным условиям существования. Хвойные включают 50 родов и около 550 видов; из них 30 родов находятся в северном полушарии, 14 — в южном, а 6 родов — в обоих полушариях. Такие роды, как сосна (Pinus), ель (Picea), пихта (Abies), лиственница (Larix), кипарис (Cupressus), можжевельник (Juniperus) и тисс (Taxus), имеют широкое распространение в северном полушарии. Многие роды ограничены в своем ареале частями континентов. В основном разнообразие хвойных сосредоточено по периметру Тихого океана. Хвойные происходят из отдаленнейших периодов истории; они возникли задолго до того, как образовались современные горы и равнины. Наиболее древним является китайский очаг происхождения хвойных. Успех современных хвойных объясняется тем, что они достигли высокого ксероморфного [2] строения по сравнению с другими голосеменными и даже по сравнению с покрытосеменными деревьями; в зимнее время, несмотря на наличие хвои, они испаряют воду в несколько десятков раз меньше, чем оголённые покрытосеменные. Крупнолистная линия эволюции высших растений могла иметь успех в мезозойской эре, но в кенозойской перевес получила мелколистная линия.

---

[1] «Плодущих».

[2] Т. е. такого, которое позволяет крайне экономно регулировать и сокращать водный баланс.

В типе голосеменных хвойные ближе стоят к кордаитам, от которых, вероятно, и произошли.

Травянистые растения среди хвойных неизвестны. В большинстве это деревья и отчасти кустарники. Ветвление моноподиальное, редко — симподиальное. Анатомическое строение стебля изложено в главе о стебле. Листья хвойных многолетние, игловидные или чешуевидные, расположены на очень укороченных побегах, собраны в пучки у некоторых родов, у других — одиночные. У лиственницы листья ежегодно опадают. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Примером размножения, характерного для хвойных, может служить обыкновенная сосна (Pinus silvestris). Это — однодомное дерево. Микроспоролистики собраны в шишках, сидящих у основания молодых ветвей. Шишка имеет ось, на которой снизу доверху по окружности сидят чешуйчатые микроспоролистики. Каждый из них на нижней стороне имеет два микроспорангия, в которых развиваются микроспоры в виде сухой жёлтой пыльцы. Пыльца имеет двойную оболочку — экзину и интину. Экзина в двух местах отходит от интины и образует два пузырчатых мешка, облегчающих перенос пыльцы воздушными токами. Эти пузыри наполнены вначале жидкостью, потом воздухом.

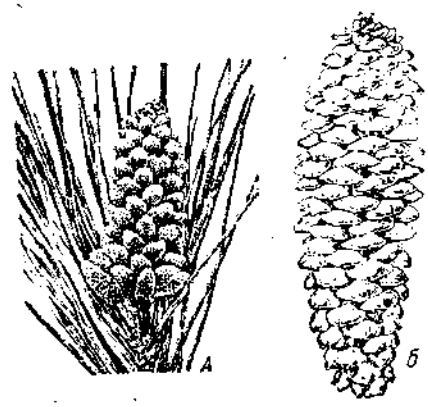


Рис. 243. Кучки мужских шишек сосны с микроспоролистиками (*А*). Зрелая семенная шишка сосны (*Б*).

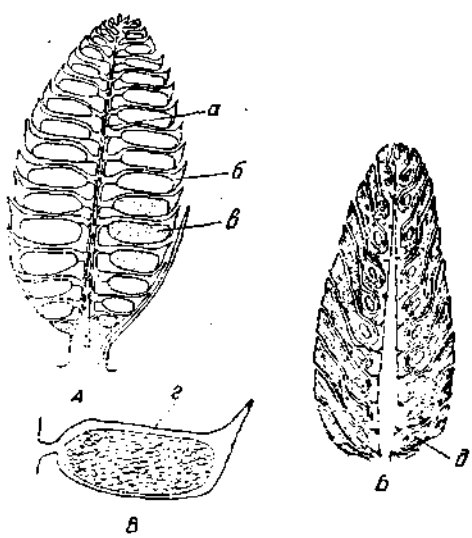


Рис. 244. *А* — продольный разрез вдоль оси мужской шишки сосны

а — ось; *б* — микроспоролистики; *в* — микроспорангии; *г* — микроспоры внутри микроспорангия (увелич.); *Б* — продольный разрез вдоль оси женской шишки сосны; *д* — семяпочка.

«Женские» шишки в молодом состоянии отличаются характерным красноватым оттенком. Они возникают на верхушках молодых побегов. Здесь, на оси шишки, расположены два рода чешуй: наружная бесплодная, называемая кроющей чешуёй, постепенно одревеснеющая, и внутренняя семенная, на верхней стороне которой (обращённой к оси шишки) в основании расположены две семяпочки. Происхождение этих чешуй неясно. Повидимому, кроющая чешуя есть стерилизованный мегаспоролистик, в пазухе которого возник кладодий со спорангиями. Семяпочка состоит из нуцеллуса и покрова (интегумента). На верхушке семяпочки находится пыльцевход. Семяпочка, как вообще у семенных растений, возникает из ткани плаценты и имеет вначале вид бугорка. В ткани бугорка обычно одна из клеток становится исходной для образования мегаспор. Она делится с редукцией хромозом на четыре мегаспоры, из которых три верхние клетки дегенерируют, а одна сохраняется. Прорастая, мегаспора даёт женский многоклеточный зароток, который называется эндоспермом. На стороне заростка, обращённой

к пыльцевходу, образуются два архегония, называемых корпускулами. В основании каждого помещается крупная яйцеклетка, над ней — маленькая брюшная, быстро дегенерирующая, и две-четыре маленькие шейковые клетки. Ни архегониальной, ни пыльцевой камеры уже нет — половой процесс отошел, наконец, от водной среды.

Микроспора прорастает ещё в микроспорангии, т. е. в гнезде пыльника. При делении ядра микроспоры образуются одна антеридиальная клетка и одна

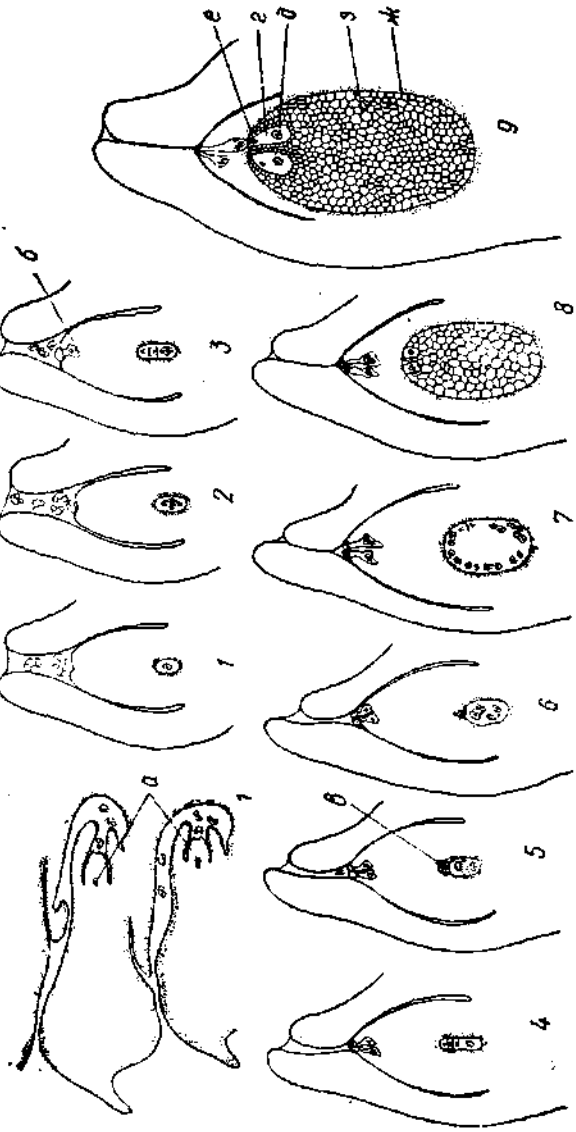


Рис. 245. Схема развития женского заростка у сосны

1 — семяпочка; *а* — археспориальная клетка; *2* — первое редукционное деление; *3* — второе деление; *б* — начавшее прорастать пыльцевое зерно; *4* — тетрада мегаспор; *5* — верхние три мегаспоры гибнут (*в*), нижняя развивается в женский гаметофит (заросток) — первое деление мегаспоры; *6* — второе деление мегаспоры; *7* — заросток в стадии свободного образования ядер; *8* — центростремительное образование клеточных стенок между свободными ядрами заростка; на верхнем конце заложились материнские клетки архегониев; *9* — семяпочка перед оплодотворением; пыльцевая трубка со спермиями достигла заростка (*з*); архегонии вполне сформировались и состоят из: яйцеклетки (*д*), двух шейковых клеток (*е*); нуцеллус (*ж*) вытеснен и частично разрушен заростком и пыльцевыми трубками.

вегетативная. После образования этих двух клеток микроспорангий вскрывается, и пыльца разносится ветром. Попав через пыльцевход на нуцеллус семяпочки, пыльца долгое время, иногда целый год, остаётся на нуцеллусе в состоянии покоя, прилипая к нему. Как и у цикадовых, пыльцевход закрывается, защищая этим половые поколения. Потом микроспора прорастает. Вегетативная клетка через разрыв в экзине прорастает в пыльцевую трубку, которая внедряется в нуцеллус и долгое время медленно растёт в его ткани.

Ядро вегетативной клетки при этом всё время находится на конце пыльцевой трубки. Антеридиальная клетка в это время разделяется на две клетки — генеративную и базальную. Базальная клетка попадает в трубку и приближается к ядру вегетативной клетки. Генеративная клетка также попадает в трубку и здесь делится на два спермия. Пыльцевая трубка доносит их до архегониев. Здесь она лопается, и только один спермий проникает к яйцеклетке и оплодотворяет её. Зигота делится сначала на четыре ядра, которые перемещаются книзу; здесь делятся все ядра, образуя зародыш и очень длинный извитой подвесок. Развиваются они за счёт первичного эндосперма. Созревание семян происходит в конце второго лета. Женская шишка при этом сильно разрастается, из красной становится зелёной, чешуи во время оплодотворения и развития семени плотно примыкают друг к другу, закрывая все промежутки между ними. Зрелая шишка становится бурой, чешуи оттопыриваются, и семена высыпаются.

Подвижных сперматозоидов более не существует, вместо них развиваются спермии, доносимые до архегониев пыльцевой трубкой. Эти спермии ещё обладают червеобразным движением, но жгутиков нет. Из двух спермиев, повидимому, только один оплодотворяет.

Оплодотворение у хвойных было открыто в 1880 г. Горожанкиным, который впервые наблюдал, как через образовавшееся отверстие на кончике пыльцевой трубки мужская гамета выходила в яйцевой мешок. Перед тем Страсбургер давал неверное представление, будто мужские половые ядра сперва растворяются в пыльцевой трубке, потом их субстанция просачивается через стенку трубки и затем уже внутри архегония снова отслаивается в виде полового ядра.

Здесь уместно вспомнить пророческие слова одного из старейших русских классиков ботаники Бекетова: «всем ботаникам надо теперь уставиться на кончик цветневой трубочки — там ждут ботаника величайшие открытия».

Хвойные растения разделяются на пять семейств: тиссовые (Taxaceae), араукариевые (Araucariaceae), елевые (Abietaceae), таксодиевые (Taxodiaceae) и кипарисовые (Cupressaceae).

СЕМ. *ТИССОВЫЕ (TAXACEAE).* Систематическое положение тиссовых неясно. В последнее время их выделяют даже в особый порядок Taxales. Тиссовые — двудомные или однодомные деревья и кустарники; женские споролистики мясистые, вздутые. Настоящих шишек не образуется. Семяпочка одна, прямостоячая, окружена мясистым присеменником. Листья очередные, линейные, плоские. В семейство входит несколько различных родов. Наибольшее значение имеет следующий род:

Тисс (Taxus). Растения двудомные и однодомные. Семя с твёрдой оболочкой и яркокрасным присеменником. Всего известно семь видов, из которых два обитают в СССР.

а) Тисс обыкновенный (Taxus baccata). Корка красноватая. Древесина красноватая, крепкая. Широкораскидистое дерево или кустарник, обычно с несколькими вершинами. В диком виде встречается в лесах Кавказа, отчасти Крыма, на Карпатах. Отличается долговечностью: известны деревья в возрасте нескольких тысяч лет. б) Тисс восточный, розовое дерево (T. cuspidata). Листья остроконечные. Встречается в хвойных лесах Приамурья, на Сахалине.

СЕМ. *АРАУКАРИЕВЫЕ* (Araucariaceae). Однодомные и двудомные красивые деревья, обитающие в тропическом и субтропическом поясе южного полушария. В мезозойской эре были и в северном полушарии. Плодущая чешуя с одной семяпочкой. В настоящее время сохранилось только два рода: араукария (Araucaria) и агатис (Agathis). Известно только 11 видов араукарий. Они распространены в Бразилии, Чили, на островах Океании и в восточной Австралии. Наиболее примитивное семейство хвойных (см. стр. 353).

а) Араукария бразильская (A. brasiliensis). Дерево до 50 *м* высоты. В СССР культивируется в Сухуми и Батуми. б) Араукария чилийская (A. imbricata). Красивое декоративное дерево. в) В комнатной культуре чаще всего — A. excelsa.

СЕМ. *ПИХТОВЫЕ (ABIETACEAE)* или *СОСНОВЫЕ (PINACEAE).* Это семейство наиболее обширное, имеющее огромный ареал на земном шаре и представлен-

ное на всех континентах. Листья очередные, одиночные или собранные в пучки. Растения однодомные, иногда двудомные. Шишки при созревании деревянистые, раскрывающиеся. Пыльца с воздушными мешками или без них.

Семейство заключает в себе 9 родов, обитающих по преимуществу в северном полушарии.

Сосна (Pinus). Деревья или небольшие деревца, с моноподиальным ветвлением и мутовчато расположенными боковыми ветвями. Листья (хвоя) различной длины у разных видов, сидят пучками по 2—5 на укороченных побегах. Шишки созревают в конце второго или на третьем году после цветения, грубодеревянистые. Всего известно около 70 видов.

Рис. 246. Обыкновенная сосна (Pinus silvestris).

а) Сосна обыкновенная (P. silvestris). Прямоствольное дерево до 40 *м* высоты. Корень стержневой. Игл по две в пучке. Шишки одиночные или расположены по 2—4 около верхушек побегов, поникающие. Светолюбивое растение. Рекомендована Законом о плане полезащитных лесонасаждений для облесения песков в лесостепной и степной зонах европейской части СССР. Древесина прочная, даёт ценный строевой и мебельный лес и пиломатериалы. Содержит много бальзамов и смол. Благодаря смолам водоупорна и легко выдерживает речные сплавы. Широко распространена в лесных насаждениях СССР. В горах — до 2 500 *м*, где занимает обычно южные склоны. Вид очень полиморфный и имеет много разновидностей. В Закавказье и в Крыму его замещает вид P. hamata. б) Сосна крымская (P. Palassiana). Дерево до 40—45 *м* высоты. Концы ветвей приподняты. Шишки сидячие. В пучке по две хвои. Растёт в лесах Крыма на горных склонах. Рекомендована для облесения песков степной зоны европейской части СССР. в) Сибирский кедр (P. sibirica). Крупное дерево до 30—35 *м* высоты. Кора сероватая. В пучке по 5 игл. Шишки сидят прямо, а при созревании не раскрываются. Сибирская сосна распространена в лесах Сибири, от Урала до Забайкалья, а P. cembra — у нас в Карпатах. Семена со скорлупным присемянником, благодаря чему известны под названием «кедровых орехов». г) Сосна горная (P. montana), в Карпатских горах.

Ель (Picea). Расположение веток ложно мутовчатое. Иглы почти четырёхгранные, одиночные, спирально расположенные. Шишки обычно поникающие, созревают в год цветения, после созревания отваливаются целиком. Известно около 50 видов, обитающих в северном полушарии.

а) Ель обыкновенная (P. excelsa). Дерево высокое, прямоствольное. Стержневой корень скоро останавливается в росте и сильно развиваются боковые, горизонтальные корни. Хвоя одиночная, в разрезе ромбовидная. В зрелом виде шишка длинная, 10—15 *см* длины.

Древесина смолистая, легко скалывается. Растение теневыносливое. На севере СССР и в лесной зоне образует густые леса, в которых часто составляет основной фон. Используется в широких размерах. Доставляет строевой лес, пиломатериалы, отличный резонансовый материал для музыкальных инструментов (например, верхние деки скрипок, виолончелей и пр.). Даёт главную массу сырья для выделки бумаги. Широко распространена в Западной Белоруссии, в Западной Украине, на Карпатах. б) Ель сибирская (P. obovata). Шишки короткие, край чешуй гладкий, полулунный. В лесах южной части Сибири. Крона узкая, со шпицеобразной вершиной. в) Ель восточная (P. orientalis). В лесах западной части Кавказа. г) Ель Шренка (P. Schrenkiana). Образует редколесье и лесные куртины в горах Средней Азии.

Пихта (Abies). Крупные деревья. Главные ветви имеют мутовчатое расположение. Ствол прямой. Иглы одиночные, расположены по спирали, плоские, с двумя полосками воскового налёта на нижней стороне. Зрелые шишки прямостоячие, созревают в год цветения, при созревании рассыпаются.

Известно 45 видов пихты. Все они обитают в северном полушарии.

а) Пихта кавказская (A. Nordmanniana). Величественное декоративное дерево, с прямым серым стволом, пирамидальной кроной. Лесные массивы преимущественно в западной части Кавказских гор, поднимаясь до 2 000 *м*. Древесина малоценная, но даёт резонансный материал специально для контрабасов. б) П. сибирская (A. sibirica).

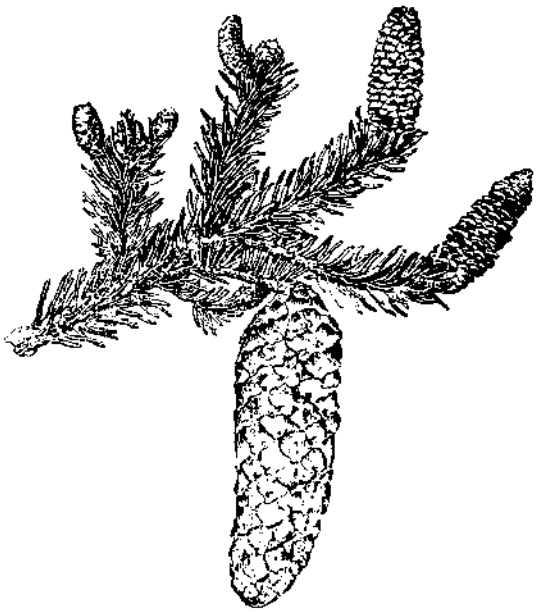


Рис. 247. Ель европейская (Picea excelsa).

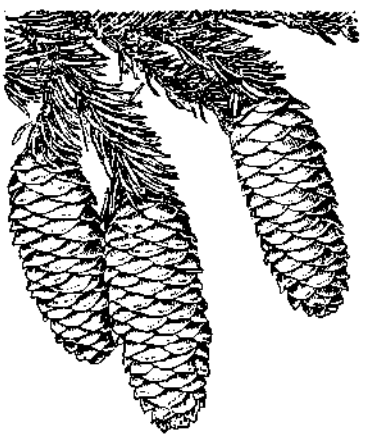


Рис. 248. Ель сибирская (P. obovata).

Дерево до 40 *м* высотой; с гладкой серой корой и конической кроной. Растёт по всей Сибири, начиная с северо-востока Европы. Древесина малоценная. Бальзам, полученный из этой пихты, является превосходным средством для лечения ран; из него же приготовляют борнил-ацетат, а из последнего — отличную медицинскую камфору; служит также для склейки линз. в) П. белокорая (A. nephrolepis). Горное дерево Приамурья. Корка светлосерая. Древесина плохая. г) П. европейская (A. alba). Иглы располо-

Рис. 249. Пихта кавказская (Abies Nordmanniana)
вертикально торчащие шишки.

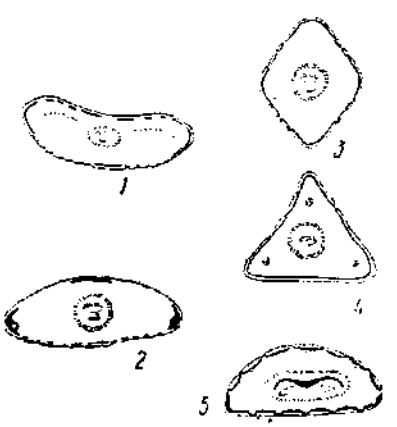


Рис. 250. Поперечные разрезы хвои
1 — пихты белой (Abies alba); *2* — лиственницы сибирской (Larix sibirica); *3* — ели европейской (Picea excelsa); *4* — сосны сибирской (Pinus sibirica); *5* — сосны обыкновенной (P. silvestris).

жены гребенчато. В лесах юго-западной Украины, отчасти в Западной Белоруссии; в Беловежской пуще вымерла почти нацело.

Лиственница (Larix). Крупные деревья, прямоствольные, однодомные. Ветви неправильно мутовчатые. Иглы однолетние, т. е. к зиме опадающие. Шишка созревает в год цветения. Всего известно до 25 видов, которые все обитают в северном полушарии. Пыльца без воздушных мешков.

а) Лиственница сибирская (L. sibirica). Таёжное дерево с пирамидальной кроной, до 40 *м* высотой. Нижние ветви седлообразно изогнуты. В Сибири образует чистые лесные насаждения или встречается в смеси с другими хвойными. В Европе — от Онеги до Урала. Кора содержит до 10% дубильных веществ и широко используется. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений. б) Л. даурская (L. dahurica). Дерево до 30 *м* высоты. Растёт на сырых, болотистых почвах. Древесина крепкая, довольно тяжёлая. Стволы используются на постройку мостов, креплений, телеграфных столбов. Кора богата дубильными веществами (до 20%). Растёт в Восточной Сибири, Приамурье, на о. Сахалине. в) Л. камчатская (L. kamtschatica). Довольно крупное дерево, обитающее в долинах Камчатки. г) Л. европейская (L. europaea, L. decidua). Иглы часто без воскового налёта, яркозелёные. В средней горной части карпатских лесов.

Кедр (Cedrus). Небольшой наиболее древний в семействе пихтовых род, состоящий только из четырёх видов. Он находится в отдалении от Тихого океана. Деревья крупные, с серым прямым стволом, с декоративной кроной. Пучки многохвойные на укороченных побегах, на удлинённых — иглы одиночные, расположены по спирали. Кедры обитают в диком виде в Средиземье (2 вида), на о. Кипре (1) и в Гималаях (1 вид). У нас акклиматизированы в Крыму и Закавказье.

Рис. 251. Можжевельник колючий (Juniperus oxycedrus).

СЕМ. *ТАКСОДИЕВЫЕ* (Taxodiaceae). Деревья и кустарники. Листья расположены спиралью. У рода Taxodium — симподиальное ветвление и воздушные корни, выставляющиеся из почвы. Растёт на болотах Флориды. У нас акклиматизирован в субтропиках.

Род *секвойя* (Sequoia) состоит из двух видов.

Мамонтово дерево (S. gigantea) Гигантское дерево, один из исполинов растительного мира, достигающее в Калифорнии 150 *м* высоты и более 40 *м* окружности. Листья многолетние, шиловидные, в разрезе трёхгранные, на молодых побегах — плоские. Расположение спиральное. В диком виде обитает в горах Сиерра-Невада в Калифорнии, где организованы заповедники. Многие деревья имеют от роду 6 000 лет. В СССР самые высокие экземпляры (в Батуми) имеют всего 22 *м* высоты.

Название «секвойя» дано в честь индейского вождя Секвойя, а название «мамонтово дерево» — за сходство кривых сучьев с бивнями мамонта.

СЕМ. *КИПАРИСОВЫЕ* (Cupressaceae). Деревья и кустарники. Листья мутовчатые или супротивные, чешуйчатые или игловидные. Растения двудомные и однодомные, чешуи (кроющие и плодущие) срослись в одну чешую, супротивные.

Семейство разделяется на следующие подсемейства: 1) можжевеловые (Juniperoideae), 2) туевые (Thuioideae) и 3) кипарисные (Cupressoideae).

Подсем. *можжевеловые* (Juniperoideae). Шишки в зрелом состоянии образуют «шишкоягоду».

Можжевельник (Juniperus). Вечнозелёные деревья и кустарники. Листья зелёные, чешуйчатые или колюче-игловидные, супротивные или мутовчатые (по 3 в мутовке). У некоторых видов листья гетероморфные — на молодых растениях игловидные и мутовчатые, на старых — чешуевидные и супротивные. Шишки образуются в пазухах листьев или на

верхушках веток. Зрелая шишка мясистая, сочная, созревает на втором году, составлена из сросшихся в общую массу чешуй. Семена орешковидные.

Очень полиморфный род, состоящий из более 60 видов, обитающих в северном полушарии.

а) Можжевельник обыкновенный (J. communis). Прямоствольное деревцо с тёмносерой коркой. *Листья многолетние, оттопыренные, игловидные, колючезаострённые*, по 3 листа в мутовке. Растения однодомные и двудомные. В диком виде распространён от северной Украины до Мурмана в европейской части и по всей Сибири, а также на Кавказе. Очень долговечен — известны деревья в 2 000 лет. Древесина с красноватым ядром и белой заболонью, очень прочная. б) М. красный (J. oxycedrus). Дерево или кустарник с прямым стволом, корка гладкая, серая. Листья игловидные. В диком виде растёт на освещённых сухих горных склонах восточной части Кавказа и Крыма. Древесина очень прочная, даёт материал для обкладок карандашей. в) М. сибирский (J. sibirica). Низкорослый искривлённый кустарник до 1 *м* высотой. Растёт в арктической зоне Европы и Азии, в высокогорных зонах Средней Азии и Кавказа. г) М. казачий (J. sabina). Кустарник с красновато-серой коркой, стелющимися и приподнятыми ветвями, чешуйчатыми листьями. Произрастает в Европе, Сибири, Средней Азии и на Кавказе, на голых скалах-осыпях, поднимаясь в горах до 3 500 *м*. Древесина красивая и очень прочная. д) М. зеравшанский (J. seravshanica). Одно из так называемых «арчовых» деревьев Гиссарского хребта в Средней Азии. Содержит весьма ценный бальзам, хорошо излечивающий раны.

Подсем. *туевые* (Thuioideae). Содержит 12 родов, все в северном полушарии.

У нас возделываются два иноземных рода: туя (Thuia) и биота (Biota); в диком виде один род Microbiota, кустарник, растёт на Дальнем Востоке (горы Сихотэ-Алиня).

Деревья с двусторонними сплюснутыми облиственными веточками. Листья светло-зелёные, с восковым налётом, чешуевидные. Растения однодомные.

а) Туя западная (T. occidentalis). Дерево до 20 *м* высотой. Родина — в приатлантической части Северной Америки. б) Биота восточная (Biota orientalis). Дерево до 3 *м* высотой. Родина в Китае.

Подсем. *кипарисовые* (Cupressoideae). Листья супротивные, зрелые шишки деревянистые.

Кипарис (Cupressus sempervirens). Крона раскидистая, горизонтальная; отсюда название разновидности: var. horisontalis; от этой формы в культуре возник пирамидальный кипарис (var. pyramidalis): дерево до 25 *м* высоты, с длинной, густой, устремлённой ввысь веретенообразной кроной. Ствол серый, ветви прижаты к стволу и вертикально направлены. Характерное ландшафтное дерево Южного Крыма и отчасти Черноморского побережья Кавказа. Растёт быстро. В диком виде кипарис растёт в Иране, Малой Азии, на островах Средиземья.

Порядок **Хвойниковые (Gnetales)**

Растения однодомные или двудомные. Семяпочка одна, с 1—2 покровами, вытянутыми на концах в трубку, имеющую некоторое сходство со столбиком у пестичных растений, но совершенно другого происхождения. Вторичная древесина имеет сосуды (особого типа); смоляные ходы отсутствуют; листья супротивные; зародыши двудольные. Все эти признаки придают порядку хвойниковых совершенно обособленное положение среди всех голосеменных.

Порядок состоит из трёх семейств и трёх родов: 1) род гнетум (Gnetum) (сем. гнетовые, Gnetaceae), представлен тропическими деревьями и лианами; 2) род вельвичия (Welwitschia) (сем. вельвичиевые), с одним видом в южноафриканских пустынях; 3) род хвойник (Ephedra) (сем. эфедровые — Ephedraceae), имеющий ряд видов. Эти три рода настолько различны, что, вероятно, имеют разное происхождение. Некоторые считают, что из этих трёх родов только Ephedra имеет архегонии.

Род *хвойник, эфедра* (Ephedra). Кустарники или деревца с членистыми ветвями. Листья супротивные, сросшиеся попарно, редуцированные до мелких чешуйчатых влагалищ, отчего стебли производят впечатление безлистных. Растения двудомные, редко однодомные. Род, наиболее близкий к хвойным.

Наиболее известный вид — кузьмичева трава (E. distachya), небольшой кустарничек, до 20 *см* высотой, распространён в европейской и азиатской частях СССР. Микроспорангий развивается на специальной ножке — антерофоре. Другой вид, E. equisetina, средне-азиатский кустарничек, в последнее время приобрёл важное практическое значение: он содержит алкалоид эфедрин, успешно используемый при лечении астмы.

От псилофитов до покрытосеменных. У мохообразных, папоротникообразных и голосеменных наблюдаются: 1) размножение вегетативное, бесполое и половой процесс; 2) чередование бесполого и полового гетероморфных поко-

лений; 3) прогрессивное развитие спорофита и всё более заметное упрощение гаметофита (кроме мохообразных); спорофит становится многолетним высоко специализированным растением, гаметофит эфемерен и приспособлен лишь к половым задачам; он является сперва двуполым, потом разнополым; сперва развивается в почве или на почве, потом в оболочке мегаспоры; начиная от некоторых плауновидных и папоротников, и далее по восходящим линиям эволюции, вплоть до цветковых, разноспоровость становится общим признаком; 4) постепенное сосредоточение споролистиков в верхушечном стробиле или шишке, принимающем характер побега с предельным ростом; споролистики, как правило (кроме некоторых папортников), отличаются по форме от питающих листьев; 5) у голосеменных — превращение микроспорангиев в гнёзда пыльника, и мегаспорангия — в семяпочку; мегаспора не покидает материнского растения; 6) постепенная потеря гаметофитом самостоятельности и превращение его в конце концов в пыльцевую трубку с вегетативным ядром и двумя сперматозоидами или спермиями для мужского партнёра, а для женского — превращение в первичный эндосперм; 7) постепенный отход полового процесса от водной среды, так что у первых голосеменных ещё сохраняется её последний отголосок в виде архегониальной камеры, а у хвойных пыльцевая трубка доносит спермии уже до самых архегониев.

Начиная с папоротникообразных корень становится органом минерального питания, но стержневой корень впервые появился у саговниковых. Уже у псилофитов, первых обитателей суши, наметилось появление листьев, а на стеблях у них были устьица. В эволюции листа у папоротниковидных можно проследить все стадии постепенного усложнения жилкования — от простого дихотомического до сложного сетчатого. Вторичное утолщение стебля свойственно было ещё вымершим плауновидным. Семя появляется впервые у семенных папоротников, и, таким образом, оно гораздо древнее цветка и плода. Что касается происхождения отдельных типов, то мохообразные произошли, вероятно, от зелёных водорослей; псилофиты, возможно, произошли от бурых; от псилофитов дивергентно произошли мелколистные и крупнолистные классы стелярных растений. В мелколистной линии, возникшей от псилофитов типа Asteroxylon, в свою очередь произошло расхождение по пути плауновидных и по пути членистых. Папоротники — крупнолистная линия, возникшая вследствие кладодификации систем ветвления риниевых псилофитов. Современные саговники ведут свое начало от семенных папоротников. Это же относится к бенеттитовым, от которых легче всего перебросить мост к цветковым растениям.

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ЦВЕТКОВЫЕ (ANGIOSPERMAE, ANTHOPHYTA)

Цветок, семя и плод

Покрытосеменные растения, по сравнению с другими высшими растениями, в настоящее время господствуют в растительном покрове земного шара. Появившись в эпоху юры, они стали весьма быстро распространяться, обнаружив исключительную способность к видообразованию. Отличительными чертами их служит наличие плода, который развивается из особого органа — пестика, являющегося частью цветка.

Гёте первый дал определение цветка, назвав его «метаморфизированным листостебельным побегом, приспособленным для целей размножения». Под такое определение, однако, подойдёт даже гаметофит мха, поэтому неизбежно расширенное толкование.

Цветок представляет собой укороченный неразветвлённый метаморфизированный побег (почку),

служащий для образования спор и гамет, для полового процесса, после которого образуются семя и плод. Ось цветка, т. е. его стеблевая часть, называется цветоложем, или тором. Цветоложе обыкновенно бывает расширенным в той или иной степени. Стеблевая часть под цветоложем, если она имеется, называется цветоножкой. На цветоложе в акропетальном порядке (от основания к верхушке) образуются из первичных бугорков части цветка, являющиеся видоизменёнными листьями; эти части известны под названиями чашелистиков, лепестков, тычинок и плодолистиков. Чашелистики в совокупности образуют чашечку, лепестки — венчик, тычинки — андроцей, а плодолистики — гинецей. Происхождение этих элементов цветка, следовательно, наружное, и в образовании их принимают участие и туника и корпус. Существуют различные взгляды на происхождение частей цветка; некоторые приписывают последним осевое происхождение, особенно гинецею. Однако классическая теория листовой природы элементов цветка (кроме цветоложа) остаётся непоколебленной.

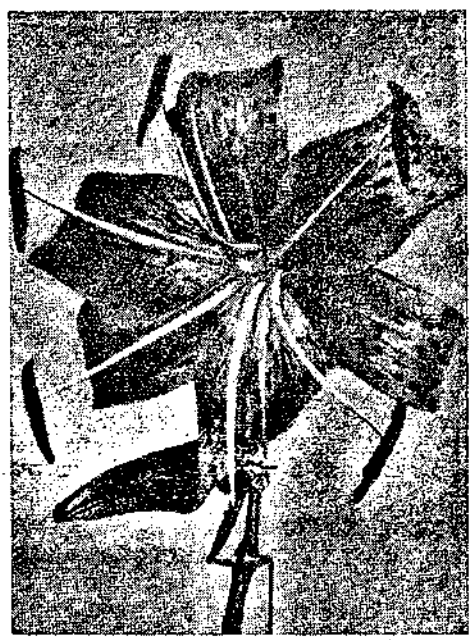


Рис. 252. Цветок лилии.

Верхушка цветоносного побега состоит из двух зон развития. Внешняя зона представляет собой так называемую зародышевую муфту, состоящую из небольших клеток с густой цитоплазмой, в которой происходит деление преимущественно антиклинное, поэтому получаются правильные поверхностные слои. Зародышевая муфта одевает внутреннюю зону верхушки цветоносного побега, так называемый паренхиматический массив, состоящий из очень крупных, тонкостенных, весьма вакуолизированных клеток. Таким образом, если в вегетативном побеге активный рост сосредоточен в корпусе, а не в тунике, то в цветочном побеге деление клеток и активный рост сосредоточены в зародышевой муфте. Паренхиматический массив лишь приспосабливается медленным ростом к процессам, происходящим в муфте. Этим объясняется многообразие форм цветоложа, с которыми мы дальше встретимся. Все части цветка образуются из зародышевой муфты.

Цветки образуются и на боковых, и на главном стеблях, в большинстве случаев они являются пазушными. Цветки боковых побегов часто на цветоножке имеют изменённые листья, один или несколько, которые называются прицветничками. Цветоложе может иметь различную форму: дискообразную, блюдцеобразную, коническую, глубоко-вогнутую и т. д.

Цветок несёт на своём цветоложе, по направлению от периферии к центру, следующие части: чашечку, венчик, андроцей и гинецей.

Чашечка состоит обыкновенно из нескольких чашелистиков, представляющих собой метаморфизированные мелкие листья различной формы: шиловидной, ланцетной, треугольной и т. п. Цвет чашелистиков обыкновенно зелёный, что ещё более сближает их с листьями, но иногда они бывают окрашены в жёлтый, красный и другие цвета в течение всего периода цветения

или же ко времени созревания плодов, как у Physalis alkekengi. Чашелистики занимают самый внешний круг или нижний отрезок спирального расположения на цветоложе. Они могут срастаться полностью, частично или вовсе не срастаться и соответственно этому образовать сростнолистную или раздельнолистную чашечку. Часто при срастании чашелистиков нижняя часть чашечки образует трубочку. У некоторых растений чашечка образует не один, а два круга чашелистиков, так что получается двухъярусная чашечка, состоящая из чашечки и подчашия, как у многих видов семейства мальвовых. При распускании цветка чашечка иногда опадает, как, например, у мака.

Следующий круг изменённых листьев или отрезок спирали на цветоложе составляет венчик. В большинстве случаев он окрашен в различные цвета: жёлтый, розовый, красный, голубой, синий, фиолетовый и др. (белый цвет венчика зависит от воздушных полостей в лепестках). Окраска зависит от антоциана, или антохлора, или же от каротиноидов. Венчик называется свободнолепестным, когда лепестки свободны, или же сростнолепестным, когда они срастаются полностью или частично, и образуют нередко в нижней части трубку венчика. Трубка сростнолепестного венчика иногда очень длинная, как у дурмана, табака и др. Чашечка и венчик вместе составляют околоцветник. Он бывает двойным, когда состоит из чашечки и венчика, и простым, когда состоит из одного круга листочков. Околоцветник может и вовсе отсутствовать, как у ясеня. Такой цветок называется голым, или беспокровным.

Рис. 253. Превращение тычинок (микроспоролистиков) в покровные части цветка.

Простой околоцветник может быть окрашен столь же ярко, как и венчик в двойном околоцветнике, например, у многих представителей семейства лилейных. Такой околоцветник называется венчиковидным. В других случаях он невзрачен, например, у свёклы, крапивы и др. (чашечковидный околоцветник).

Околоцветник служит покровом для споролистиков, но часто специализирован для привлечения насекомых. Внутрь от околоцветника на цветоложе расположены тычинки (микроспоролистики). Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Редуцированная тычинка, лишённая пыльника, называется стаминодием. Тычиночная нить слагается жилкой листа с некоторым количеством мезофилла. Пыльник состоит в большинстве случаев из двух пар параллельно сложенных пыльцевых мешков, соединённых связником, к которому и прикрепляется тычиночная нить.

Число тычинок различно у разных видов растений — от одной до нескольких десятков и даже более. Тычинки могут срастаться нитями в общую тычиночную трубку, как у мальвовых, или же срастаться пыльниками, как у сложноцветных. Вся совокупность тычинок цветка называется андроцеем. Андроцей представляет собой собрание микроспоролистиков.

Внутренний участок цветоложа занят гинецеем, т. е. совокупностью сросшихся плодолистиков (или одним плодолистиком), образующих пестик.

Мегаспоролистики отныне будут именоваться плодолистиками. Форма пестика разнообразна. Обыкновенно он состоит из нижней, расширенной части, называемой завязью, которая на верхушке постепенно или сразу утончается в столбик (один или несколько), заканчивающийся на верхушке

рыльцем. Столбик может отсутствовать, и тогда рыльце будет сидячим, как у мака. Форма рыльца очень разнообразна. Рыльце бывает головчатое, как, например, у сливы, черешни, вишни, персика, гречихи, гороха и др.; лопастное—двухлопастное у валерьяны, многих сложноцветных, трёхлопастное — у колокольчика, звёздчатое — у мака, айланта, перистолопастное — у злаков, ветвистое — у шафрана и т. д. Столбики представляют собой верхушки плодолистиков (мегаспоролистиков), а лопасти рыльца — их свободные концы.

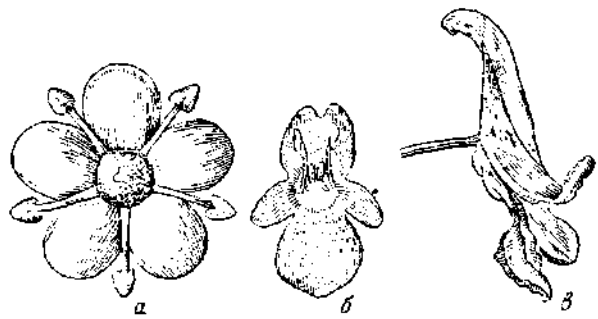


Рис. 254. Цветки

а — актиноморфный (правильный); *б* — зигоморфный (неправильный) в одной плоскости; *в* — зигоморфный в любой плоскости.

Число лопастей рыльца отражает число плодолистиков, образовавших пестик. Итак, чашечка и венчик являются покровными органами цветка, а тычинки и пестики — спорообразующими органами цветка.

Рассматривая цветоложе, нетрудно увидеть, что части цветка располагаются по правилам листорасположения. Некоторым доказательством листового происхождения тычинок является цветок кувшинки. Расположение частей цветка здесь спиральное. Наблюдая за ходом лепестков по спирали на цветоложе, замечаем, что лепестки постепенно уменьшаются; затем у некоторых внутренних лепестков появляются зачатки пыльников, а далее идёт постепенная замена лепестка настоящей тычинкой [1]. Примерами превращения тычинок и пестиков в листья могут служить махровые цветки левкоя и др.

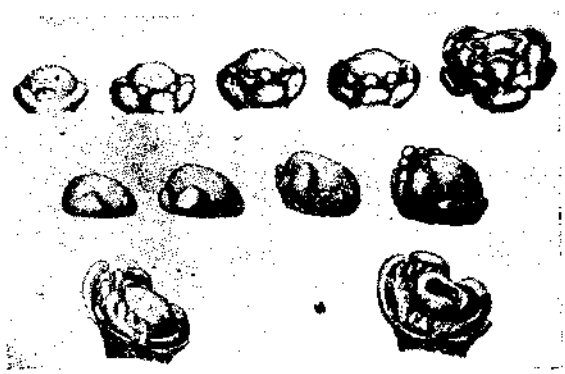


Рис. 255. Развитие цветка из бугорков конуса нарастания

Верхний ряд — правильного с верхней завязью (Oxalis violacea); два нижних ряда — неправильного с верхней завязью (у резеды, Reseda odorata).

Цветок бывает правильный, или актиноморфный, если через него вдоль можно провести несколько плоскостей симметрии и если они дают симметрию в нескольких направлениях, как, например, у груши, яблони, сливы, лилии, табака, хлопчатника, льна и пр. Неправильные, или зигоморфные, цветки такие, через венчик которых можно провести не более одной плоскости симметрии. Таковы цветки, например, у большинства бобовых растений, у губоцветных, у фиалки, львиного зева и др. Зигоморфные цветки обычно являются боковыми, пазушными цветками. Если ни в одном направлении через венчик нельзя провести плоскость симметрии, то такой цветок называют асимметричным.

Правильный или неправильный цветок определяется при дифференцировании конуса нарастания, в котором последовательно закладываются бугорки

[1] Фактически в цветке имеет место превращение тычинок в лепестки.

околоцветника, андроцея и гинецея. При заложении правильного цветка все бугорки закладываются симметрично и имеют согласованный рост. Развитие бугорков идёт в акропетальном порядке на оси цветка, и последними развиваются бугорки плодолистиков. При заложении неправильного цветка асимметрия определяется неравномерным ростом частей конуса нарастания; бугорки развиваются также акропетально, но не симметрично и не синхронно: одна сторона конуса растёт быстрее, чем другая, что влечёт за собой искривление цветоложа.

Части цветка могут располагаться на цветоложе по спирали, как это бывает у наиболее древних по происхождению двудольных, и в этом случае цветок называется спиральным, или ациклическим. Если части цветка располагаются последовательными мутовками, такие цветки называются круговыми, или циклическими. Растения с такими цветками преобладают. Бывают ещё полукруговые, или гемициклические, цветки, у которых члены околоцветника располагаются мутовчато, а члены андроцея и гинецея — по спирали (например, лютик).

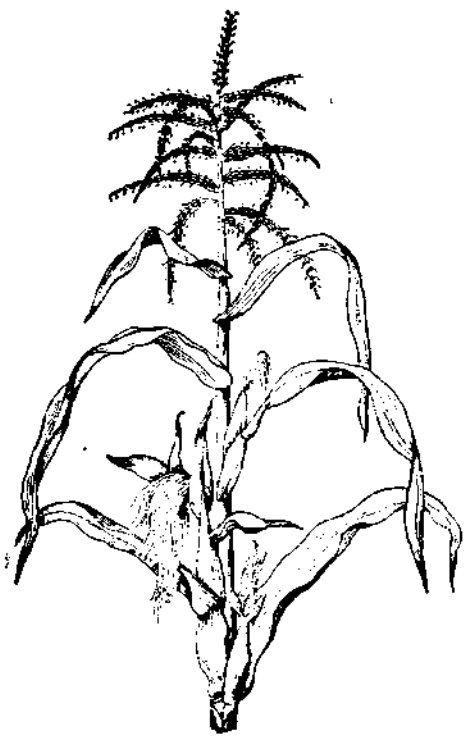


Рис. 256. Однодомное растение кукурузы (Zea mays). Наверху — метёлка с мужскими цветками; в пазухах листьев — початки с женскими цветками.

Рис. 257. Женское соцветие (початок) кукурузы: свисают столбики пестиков.

Полным цветком является цветок 5-циклический, в котором 2 цикла — околоцветник, 2 цикла — андроцей и 1 цикл — гинецей.

«Половые» типы цветков и растений. В практике принято считать тычинки и пестики половыми органами цветка. Это, конечно, неправильно, — как раз наоборот, они являются первоначально органами спороношения, т. е. бесполого размножения. Они разноспоровые, и при прорастании спор обнаруживается их пол. Тычинка предопределяет мужской пол, а пестик — женский. Отсюда и определяют пол уже по споролистикам. Цветки бывают обоеполые (гермафродитные), когда они содержат и андроцей и гинецей, и однополые, когда цветки содержат один только андроцей или только гинецей. Растения, имеющие на одном экземпляре однополые цветки, называются однодомными. К однодомным растениям относится кукуруза, у которой мужские цветки собраны в метёлку на верхушке растения, а женские расположены на початках, образующихся в пазухах листьев. К однодомным же растениям относятся тыква, огурец, арбуз, некоторые виды злаков (из рода Panicum и др.), дикий виноград (Vitis silvestris), грецкий орех, орешник, дуб, берёза, кокосовая пальма и пр.

Двудомными называются такие виды, у которых одни растения (целые индивидуумы) одного и того же вида имеют только мужские цветки,

а другие — только женские. К двудомным растениям относится конопля, у которой мужское растение носит народное название «посконь», а женское растение — «матёрка». Двудомными растениями являются хмель, щавель (Rumex acetosa), крапива, спаржа, шпинат, некоторые виды земляники (Fragaria elatior), финиковая пальма, тунговое дерево, японская хурма, гуттаперчевое дерево эйкомия, тополь, ива, лимонник (Schizandra), лесная зорька (Melandrium album) и др.

В цветках двудомных растений часто можно видеть рудименты другого пола (у лесной зорьки, у тунгового дерева и др.). Ещё чаще это наблюдается в цветках однодомных растений (тыквенные, кукуруза и пр.). Двудомность является нередко факультативным признаком; так, тунговое дерево, японская хурма, лимонник, шелковица, инжир, актинидия и др. нередко имеют однодомные цветки.

Трёхдомными изредка называются такие виды, у которых одни растения несут только мужские, другие — только женские, а третьи — обоеполые цветки. К таким растениям относятся некоторые гвоздичные из рода мыльнянка (Saponaria), смолёвка (Silene).

Необходимо выделить ещё группу полигамных растений, у которых на одном растении бывают и обоеполые и однополые цветки, как у дыни, ясеня, сумаха, чемерицы, подсолнечника, георгины, конского каштана и др.

Встречаются разнообразные сочетания, переходы от одного полового типа к другому, благодаря чему выделяемые группы являются не абсолютными, а относительными. У ивы (Salix cinerea) можно находить в одной серёжке последовательные переходы от мужских цветков к женским, или обратно. Даже среди таких, казалось бы, настоящих обоеполых цветков, как цветки ржи, ячменя, пшеницы, встречаются однополые цветки. Среди некоторых видов мяты, тимьяна встречаются растения или с однополыми, или с обоеполыми цветками.

Более двух третей всех цветковых растений являются гермафродитными, с обоеполыми цветками. Двудомных растений пока известно 4—5%.

Видов у растений (в процентах)

	Среди однодольных	Среди двудольных
Обоеполых (гермафродитных)	73	71
Однодомных	10	4
Двудомных	3	4
Трёхдомных	7	14
Полигамных	7	7

Появление того или иного пола у растений является не только в большой мере наследственным признаком, но в значительной степени зависит от внешних условий; при этом одни виды сильнее подвержены изменению пола, другие — менее. Различные температурные условия, особенности питания, длина дня, концентрация водородных ионов, воздействие рентгеновскими лучами, травматические повреждения могут изменять пол. Вследствие этого нередко можно видеть появление початка на мужском соцветии кукурузы, или изменение пола у тутового дерева, или появление женских цветков на мужских деревьях гуттаперчевого дерева (Eucommia ulmoides) под влиянием усиленной обрезки зелёных побегов и т. д. Просушивание семян бахчевых растений при повышенных температурах способствует более раннему появлению женских цветков.

Искусственное изменение пола имеет практическое значение в растениеводстве.

Строение тычинки. Микроспорогенез. Взрослая тычинка в большинстве случаев состоит из пыльника, связника и тычиночной нити. Пыльник состоит часто из двух пар пыльцевых мешков. Физиологическая функция пыльника заключается в том, что в нём совершаются развитие и формирование пыльцы.

Тычиночная нить имеет эпидермис с кутикулой или без неё. Устьиц обыкновенно нет. Уже у чашелистиков устьиц мало, а мезофилл не дифференцирован. В лепестках венчика упрощение ещё значительнее.

Тычинка образуется из бугорка конуса нарастания цветоносного побега. Меристематический тычиночный бугорок вначале вполне однороден, но даль-

нейший рост его сопровождается дифференцированием. Появляется прокамбиальный пучок, дающий начало пучку, проходящему в связнике. Проводящий пучок — со спиральными сосудами и слабо выраженными ситовидными трубками. Пыльник, напомним, состоит из двух пыльцевых мешков, соединённых связником. В первой стадии развития он покрыт эпидермисом, наружные стенки которого кутинизированы; содержимое его выполнено паренхимным мезофиллом, а в центре проходит проводящий пучок. Постепенно в двух участках каждого пыльцевого мешка, неглубоко под поверхностью, начинается заложение гнёзд пыльника (спорангиев); эти гнёзда образуются из более крупных клеток, с крупными ядрами и ядрышками, представляющих собой а р х е с п о р и й. Каждая клетка его делится тангентальной перегородкой, образуя внешнюю париетальную и внутреннюю спорогенную клетки. Париетальные, путём последующих тангентальных делений, дают начало: а) субэпидермальному ф и б р о з н о м у слою клеток, стенки которых претерпевают изменения, неравномерно утолщаясь и способствуя в дальнейшем вскрытию пыльцевого мешка; б) следующему за ним внутри слою дегенерирующих клеток неизвестного назначения; в) в ы с т и л а ю щ е м у с л о ю или т а п е т у м у. Тапетум — самый внутренний слой, состоящий из одного ряда очень крупных табличатых клеток, одевающих гнездо спорогенных клеток. Клетки тапетума, сперва одноядерные, потом становятся многоядерными, причём ядра могут сливаться, образуя полиплоидную выстилающую ткань; клетки обычно сильно вакуолизированы. Клетки тапетума содержат много жирного масла, капли которого окрашены внепластидными каротиноидами, растворёнными в нём. Эти вещества играют существенную роль в образовании спор и гамет. У многих растений стенки клеток тапетума расслизняются, протопласты сливаются, образуя так называемый п е р и п л а з м о д и й — многоядерный симпласт, частично проникающий в спорогенную ткань во время формирования пыльцы; такой тип тапетума называется а м е б о и д н ы м. У других растений симпласта не образуется вследствие сохранения клеточных оболочек в нормальном состоянии, и тогда такой тапетум называется с е к р е т о р н ы м.

Рис. 258. Типы семяпочек: прямая, обратная, изогнутая (схема).

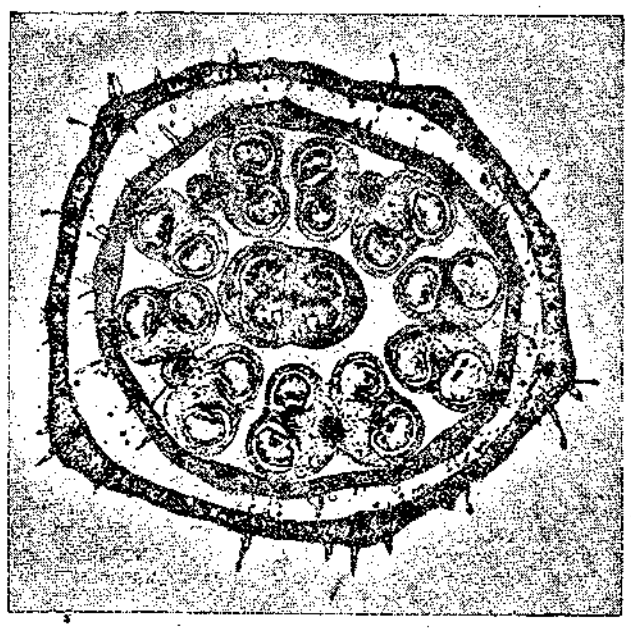


Рис. 259. Микрофотография поперечного разреза через цветок табака (внешний круг — спайнолистная чашечка; за ним — круг спайнолепестного венчика; далее ковнутри — пыльники; в центре — завязь).

Клетки спорогенной ткани делением умножаются в числе. Они становятся материнскими клетками пыльцы. Каждая из этих клеток образует тетраду микроспор (пыльцевых клеток). Если каждое деление сопровождается цитокинезом, т. е. сперва образуется диада, а потом тетрада, то такой тип мейозиса называется последовательным. Если цитокинез происходит только после образования тетрады, т. е. все перегородки появляются сразу лишь после второго деления, то такой тип мейозиса называется одновременным.

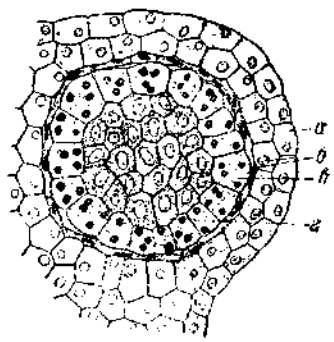


Рис. 260. Поперечный разрез одного из гнёзд пыльника (сильно увеличено)

а — эпидермис; *б* — субэпидермальные слои; *в* — выстилающий слой (тапетум); *г* — материнские клетки микроспор (пыльцы).

Перипластмодий распределяется между клетками тетрад, способствуя их питанию. При нормальном микроспорогенезе в пределах гнезда образование тетрад происходит синхронно. Вследствие разрушения тапетума полость гнезда увеличивается, микроспоры разрыхляются, округляются, но некоторое время остаются в четвёрках. У двудольных тетрада располагается в форме тетраэдра, так что под микроскопом, при определении положения тетрады, видны три микроспоры в виде треугольника, а четвёртая микроспора лежит в другой плоскости. При этом двудольным обычно свойствен одновременный тип цитокинеза. У однодольных растений все четыре микроспоры лежат в одной плоскости, а тип цитокинеза у них по преимуществу последовательный. В дальнейшем тетрады распадаются, и в гнезде находится беспорядочная масса пыльцы, состоящая из одиночных самостоятельных клеток — микроспор. Иногда тетрады не распадаются, а остаются соединёнными между собой и слипаются вместе в общий пыльцевой ком, так называемый поллиний (например, у орхидных), или остаются в целых тетрадах, как у рогоза (Typha latifolia).

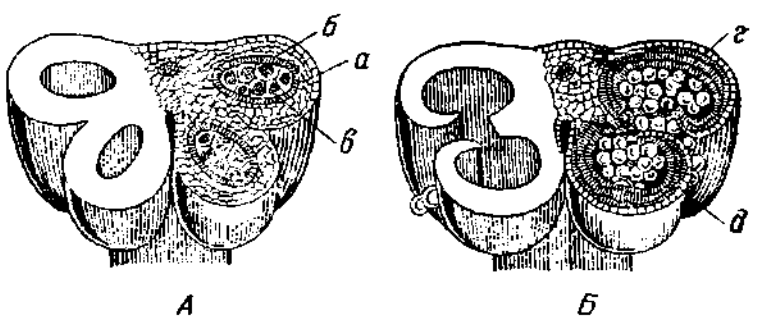


Рис. 261. Поперечный разрез через целый пыльник (состоящий из двух пар пыльцевых мешков)

А — закрытый пыльник; *Б* — вскрывшийся зрелый пыльник: *а* — субэпидермальные слои; *б* — выстилающий слой; *в* — спорогенная ткань; *г* — пыльца; *д* — фиброзный слой.

Здесь описан наиболее распространённый тип микроспорогенеза. Имеются, конечно, разнообразные отклонения. Так, например, в семействе осоковых материнская клетка пыльцы не образует тетрады, а сама превращается в микроспору; внутри её ядро делится дважды без цитокинеза; из этих четырёх ядер сохраняется одно, остальные три дегенерируют так, что микроспора остаётся одноядерной. Явление это, конечно, вторичное по происхождению.

Строение пыльцевой клетки и начало развития мужского гаметофита. Зрелая пыльцевая клетка (микроспора) является одноядерной и

имеет двойную оболочку. Наружная оболочка называется э к з и н о й. Она представляет собой утолщённую, иногда слоистую, оболочку с различными выростами в виде шипиков, бугорков и тому подобных местных утолщений или, наоборот, имеет ямки. Значение этих образований сказывается при переносе пыльцы. Благодаря этим рельефным образованиям она легче удерживается на рыльцах пестиков. Нередки, однако, гладкие оболочки. Экзина, состоящая первоначально из пектинов, пропитывается каким-то веществом, близким к кутину, от которого отличается тем, что остаётся проницаемой для воды. Именно вследствие проницаемости экзины пыльца некоторых растений (злаков) во влажной среде лопается. Кроме того, она пропитывается маслом с каротиноидами, что имеет большое значение для прорастания пыльцы. Экзина в нормальной пыльце часто не бывает сплошной, а имеет от одного до нескольких отверстий, поры или щели. Основным веществом оболочки является углевод п о л л е н и н с формулой $C_{90}H_{144}O_{24}$. Высокое содержание углерода в оболочках спор, особенно папоротникообразных, объясняет нам высокое качество каменных углей, образованных отложениями из спор. Помимо полленина, в оболочке много клетчатки.

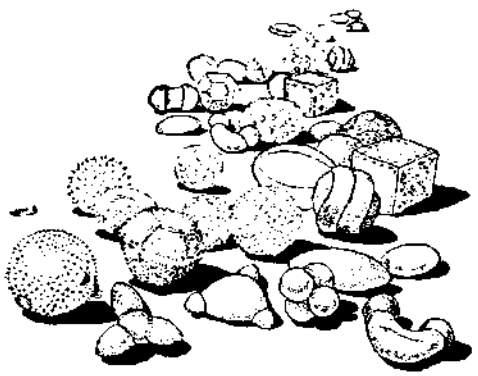


Рис. 262. Формы пыльцевого зерна у покрытосеменных (схема).

Внутренняя оболочка пыльцы называется и н т и н о й. Она состоит из пектиновых веществ. Интина в виде тонкого мешочка облекает протопласт пыльцы. Против отверстий в экзине интина образует утолщения, которые до прорастания пыльцы закрывают доступ извне.

Размеры, форма, поверхность экзины пыльцевых клеток настолько характерны, что по пыльце можно определять виды растений. Пыльцевые клетки бывают круглые, как у фасоли, жёлтой люцерны, гусиной лапчатки и др.; продолговатые и бисквитообразной формы, как у моркови; ребристые, как у цикория; трёхгранные, как у липы, и т. д. По характеру поверхности экзины пыльцевые клетки бывают гладкие, как у красного клевера, дониника, лука, смородины, кукурузы, мягкой пшеницы и др.; сегментированные, как у шалфея, змееголовника, фацелии и др.; шиповатые, как у подсолнечника, бодяка полевого и др.; бугорчатые, как у лопуха и др.; ямчатые, как у моркови, левкоя, гречихи, липы, арбуза и др. По величине пыльцевые зёрна сильно разнятся. Очень крупные пыльцевые зёрна у тыкв (до 150—200 микронов), у мальвовых (до 165 микронов). Большинство растений имеет среднюю величину пыльцевых клеток — от 15 до 50 микронов.

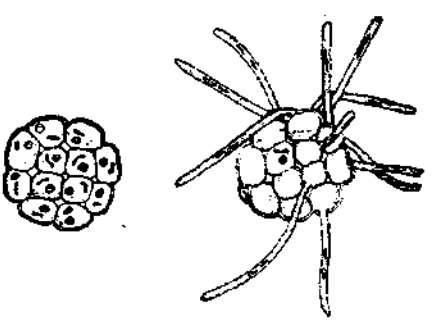


Рис. 263. Пыльники, соединённые вместе у серебристой акации (Acacia dealbata) (по Поддубной-Арнольди), и прорастание их в кучке.

Во время созревания пыльцы в пыльнике пыльцевые гнёзда соединяются попарно в общую полость, и, наконец, мешки вскрываются для выхода пыльцы наружу. Вскрывание пыльников обусловлено по большей части сокращением клеток эпидермиса при подсыхании и разрывом особых тонкостенных слоёв

клеток фиброзного слоя; оно происходит различными способами; в большинстве случаев пыльники вскрываются продольной щелью. Нередко также на верхушке пыльника образуется круглое отверстие или короткая узкая щель. Щель для выхода пыльцы в обоеполом цветке может образоваться как на стороне, обращённой к рыльцу пестика (у многих самоопылителей), так и на обратной к рыльцу стороне (у перекрестноопылителей).

Бесполое размножение у покрытосеменных заканчивается образованием микроспор (пыльцы). Микроспора прорастает ещё на материнском растении. При прорастании ядро микроспоры делится митозом, в результате чего образуются два ядра. Они неодинаковы по величине и в физиологическом отношении. Более крупное и округлое ядро с крупным ядрышком называется в е г е т а т и в н ы м; другое ядро, насыщенное хроматином, имеющее нередко веретеновидную форму, вокруг которого обособляется свой участок цитоплазмы, называется г е н е р а т и в н ы м.

Таким образом, прорастание микроспоры даёт мужской гаметофит, состоящий из одной вегетативной и одной генеративной клеток, заключённых ещё в оболочке микроспоры. У многих растений генеративная клетка делится ещё в оболочке микроспоры и образует два с п е р м и я. Форма их разнообразна: вытянутая, спиральная, шарообразная и пр. Спиральный спермий сильно напоминает сперматозоид. Функционально спермий тот же сперматозоид, но жгутиков не имеет; подвижностью обычно всё же обладает, как и вообще клеточные ядра, но у спермиев ядра более подвижны.

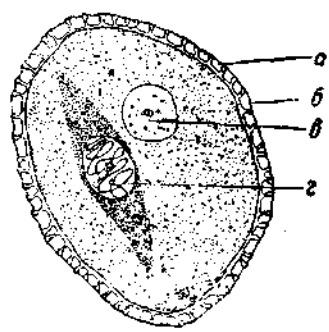


Рис. 264. Двухядерная пыльца лилии

а — экзина; *б* — интина; *в* — вегетативное ядро; *г* — генеративная клетка.

Пыльца покрытосеменных может быть д в у х ъ я д е р н о й или т р ё х ъ я д е р н о й. Ядро генеративной клетки делится и даёт два спермия ещё в пыльце; у многих же растений оно делится в пыльцевой трубке. Трёхъядерная пыльца свойственна семействам злаков, сложноцветных, гвоздичных, маревых и др. Двухъядерная пыльца свойственна семействам орхидных, норичниковых, заразиховых и др.

У большинства покрытосеменных спермии являются клетками, т. е. имеют свою цитоплазму. Новые методы прижизненной окраски клеток показывают, как правило, наличие цитоплазмы у спермиев (Финн, Кострюкова).

Пестик (плодник), его строение и значение. Центральную часть цветка занимает гинецей, состоящий из некоторого числа плодолистиков (иногда — из одного).

Плодолистики являются мегаспоролистиками цветка; на внутренней стороне их обычно развиваются мегаспорангии (семяпочки).

Срастаясь между собой различными способами, плодолистики образуют замкнутый пестик — орган, присущий только покрытосеменным растениям. В большинстве случаев пестик состоит из основной нижней расширенной части — з а в я з и, которая кверху сильно суживается в с т о л б и к, а последний на верхушке образует р ы л ь ц е разнообразной формы.

По положению на цветоложе з а в я з ь бывает в е р х н я я, если она свободна, соединяясь только «донной» частью.

С р е д н я я, или п о л у н и ж н я я, з а в я з ь получается, когда она до половины срастается с цветоложем, а верхняя половина со столбиком и рыльцем остаётся свободной. Наконец, н и ж н я я з а в я з ь образуется в результате срастания оснований чашечки, венчика, андроцея и гинецея. Такое понятие о н и ж н е й з а в я з и является классическим. Другое понятие о нижней завязи предполагает наличие срастания плодолистиков

с внутренними стенками полого (вогнутого) цветоложа. Однако последний тип нижней завязи с настоящим вогнутым цветоложем в качестве внешней стенки редок (он бывает у семейств Juglandaceae, Santalaceae). Во всяком случае, и здесь мы имеем дело с нижней завязью.

Таким образом, в первом случае вся нижняя завязь — листового происхождения, а во втором — осевого и листового. Цветки с нижней завязью свойственны яблоне, груше, семействам тыквенных, колокольчиковых, сложноцветных и др.

Околоцветник у цветка с нижней завязью называется надпестичным, с верхней — подпестичным. Бывают также околопестичные околоцветники, когда цветоложе расширено (гипантий) и элементы цветка сидят на краях его около гинецея. Это бывает у цветков со средней завязью (сахарная свёкла, земляника, шиповник и др.).

В последнее время нередко выдвигаются теории осевого происхождения плодолистиков, семяпочек или одних только семяпочек.

Если края одного плодолистика загнулись глубоко внутрь полости, дошли до внутренней стенки плодолистика и образовали перегородку, разделяю-

Рис. 265. Различное положение завязи в цветке (схема)

а — цветок подпестичный (завязь верхняя); *б* — завязь погруженная, но свободная; *в* — цветок околопестичный (завязь полунижняя); *г* — цветок надпестичный (завязь нижняя).

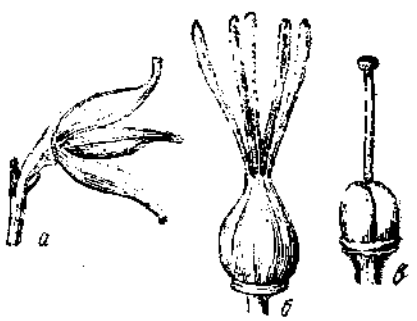


Рис. 266. Гинецей

а — апокарпный; *б* — ценокарпный со свободными столбиками; *в* — ценокарпный.

щую полость завязи пополам, то в этом случае получается ложно-двугнёздная завязь (ложная потому, что два гнезда образованы одним плодолистиком). Если пестик образован несколькими сросшимися плодолистиками и каждый из них краями доходит до центра полости, где они все сходятся, получится завязь со столькими гнёздами, сколько плодолистиков участвует в образовании пестика.

Соответственно этому различают завязи: двугнёздную, трёхгнёздную, многогнёздную. Если же плодолистики срастаются в завязь без загиба краёв, получается одногнёздная завязь. Если края плодолистика не разделяют полностью полость завязи, они образуют неполные перегородки, как у мака (виды Papaver). Иногда неполные перегородки образуются не из краёв плодолистика, а выростами на плодолистике, и тогда получаются ложные перегородки, как, например, у льна, и др.

Если пестик образовался из нескольких сросшихся плодолистиков, то такой гинецей называется ценокарпным. Если каждый из нескольких плодолистиков образует отдельный пестик и в цветке создаётся несколько пестиков, гинецей называется апокарпным, как, например, у магнолиевых, у лютиковых, многих розоцветных.

Классификацию гинецеев усовершенствовал на эволюционной основе Тахтаджян.

Апокарпный гинецей состоит из свободных плодолистиков; каждый из них образует самостоятельный пестик. Количество таких пестиков может быть значительным (например, в цветке магнолии); иногда число их уменьшается до одного (у костянковых, розоцветных и др.). Плаценты у этого исходного типа только постенные и развиваются или на краях, или в средней части плодолистика. Апокарпный гинецей — наиболее примитивный. Путём срастания плодолистиков из него возник ценокарпный гинецей, который в эволюции покрытосеменных последовательно образовал следующие типы: а) синкарпный, состоящий из нескольких сросшихся плодолистиков, с многогнёздной завязью и угловой плацентацией в центре (плаценты образуются на краях сросшихся в центре завязи плодолистиков, рис. 267); б) паракарпный — с одногнёздной завязью и образованием постенных плацент (рис. 267); в) лизикарпный — с одногнёздной завязью и осевыми плацентами в центре.

Плодолистики то срастаются полностью в один пестик, от завязи и до рыльца, то могут срастаться только завязями, а столбики с рыльцами остаются свободными; или срастаются завязи и столбики, а рыльца в бо́льшей или меньшей степени остаются свободными. Наконец, иногда срастаются столбики, а завязи остаются свободными. Судить о количестве плодолистиков в завязи возможно по числу средних жилок на стенках завязи. Часто число свободных столбиков или лопастей рыльца также указывает на число плодолистиков, из которых составлен пестик.

Столбик служит для выдвижения рыльца и проведения в завязь пыльцевых трубок. В построении столбика может участвовать несколько плодолистиков, окружающих канал, который обычно заполнен особой паренхиматозной проводниковой тканью. Отдельные, свободные на конце, ветви столбика до рылец называются стилодиями. Они несут на себе рыльца, как специализированные для удержания и проращивания пыльцы части стилодия, располагая их удобными для приёма пыльцы способами. Обычно стилодиев столько, сколько и плодолистиков. Стилодии устроены проще столбика, но также имеют проводниковую ткань. В некоторых семействах, несмотря на синкарпный пестик, только один плодолистик образует столбикообразную часть (например, у крапивных).

Существуют три типа столбиков в качестве проводников пыльцевых трубок: а) открытый — с каналом, выстланным простым эпидермисом; он преобладает среди однодольных растений; б) полузакрытый — с каналом, выстланным железистыми клетками проводниковой ткани; в) закрытый (сплошной) — с каналом, совершенно выполненным проводниковой тканью. Эти два последних типа свойственны двудольным. Первый тип также встречается у некоторых двудольных (у вересковых, маковых, бобовых и др.). В столбиках третьего типа пыльцевые трубки растут по межклеточным ходам; в других типах они продвигаются в слизи, выделяемой выстилающими клетками.

Рыльца имеют различную форму. Головчатые рыльца получаются в результате редукции стилодиев на верхушке столбиков и одновременного образования сосочков (например, у лилии). Удлинённые рыльца получаются от несоответственного роста частей слившихся стилодиев, благодаря чему сосочки находятся сбоку (например, у кукурузы).

Анатомически стенка завязи сложена из паренхимной ткани между верхним и нижним эпидермисами. Устьица и волоски могут развиваться на обеих кожицах. Это имеет большое значение. Так, например, сочная мякоть апельсина образуется из сочных выростов на внутренней стенке завязи. Проводящие пучки суть жилки плодолистика. Они проходят до рылец, а также в семяпочки. В плодолистике дорзальный пучок соответствует средней жилке листа. Два вентральных пучка образуют сосудистую систему семя-

почек; при этом они часто бывают толще дорзального, чем отличаются от жилок вегетативного листа. Это объясняется большим числом сосудов в семяпочках.

Семяпочка (семязачаток). Семяпочки развиваются на внутренних стенках завязи и являются мегаспорангиями, заключёнными в интегументы. Закладываются они в виде бугорков, в образовании которых принимают участие наружные ярусы клеток. Место заложения семяпочки называется семяносцем, или плацентой. К плаценте семяпочка прикрепляется при помощи семяножки, или фуникулуса.

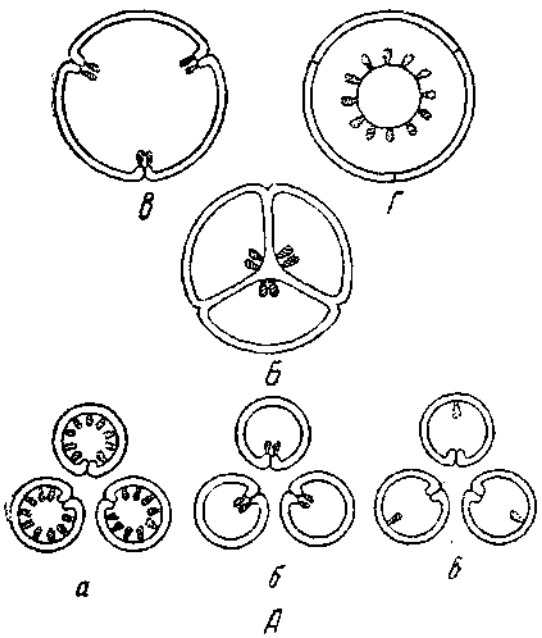


Рис. 267. Эволюционные типы гинецея в связи с плацентацией (по Тахтаджяну)

А — апокарпный гинецей: *а* — семяпочки постенные, *б* — краевое расположение семяпочек, *в* — срединное расположение семяпочек; *Б* — синкарпный гинецей с многогнёздной завязью и угловой плацентацией в центре; *В* — паракарпный гинецей с одногнёздной завязью и постенными плацентами; *Г* — лизикарпный гинецей с одногнёздной завязью и осевыми плацентами в центре.

Взрослая семяпочка от основания значительно расширяется и принимает обычно яйцевидную форму. Главную массу семяпочки составляет внутренний массив эмбриональных клеток, образующихся из бугорка и превращающихся после сформирования в паренхиматический нуцеллус. Снаружи нуцеллус одет одним или двумя покровами (интегументами); они образуются из кольца клеток вокруг бугорка, постепенно обрастающих нуцеллус по всей поверхности, но оставляющих узкий канал в виде пыльцевхода. Сильно развитый нуцеллус с двумя многослойными интегументами характерен для первичных покрытосеменных (раздельнолепестных). Наоборот, малый нуцеллус с одним интегументом свойствен высокоразвитым покрытосеменным (спайнолепестным). Часть семяпочки, противоположная пыльцевходу, называется халазой.

Количество семяпочек в пестике у разных видов растений различно. У пшеницы, ячменя и многих других растений завязь содержит только одну семяпочку, у сливы, вишни — одну-две семяпочки, у хлопчатника — несколько десятков; у мака число семяпочек достигает нескольких тысяч, а у орхидных — их ещё больше. Соответственно этому завязь пшеницы даёт только одно семя, а завязь мака — тысячи семян.

По своему положению на семяносце семяпочки бывают различные. Если покровы семяпочки разрастаются равномерно по всем направлениям, то нуцеллус составляет продолжение семяносца; в этом случае семяпочка называется прямой, или атропной. Если фуникулус на одной стороне разрастается быстро, а на другой — замедленно, получается изогнутая семяпочка, причём степень изогнутости может быть различной. Такая семяпочка называется обратной, или анатропной; она наиболее часто встречается у покрытосеменных. Если неравномерный рост на одной стороне фуникулуса распространяется на покровы и на нуцеллус, получается изогнутая, или кампилотропная семяпочка[1].

[1] По-гречески *кампилос* — кривой, *тропос* — поворот.

Мегаспорогенез. Развитие зародышевого мешка. Так как семяпочка является мегаспорангием, внутри его должны образоваться спорогенные клетки. Как и в пыльнике, в семяпочке мегаспорогенез начинается с заложения археспория. Типы заложения неодинаковы. Наиболее часто встречаются следующие типы: 1) клетки нуцеллуса под кожицей, против пыльцевхода, начинают периклинально делиться, откладывая наружу значительное число кроющих клеток, а внутрь — спорогенные, которые поэтому отодвигаются в глубь нуцеллуса; 2) археспориальная клетка под кожицей только одна; путём периклинального деления она образует одну кроющую и одну спорогенную клетки, последняя и становится материнской клеткой мегаспор; 3) одна археспориальная клетка под кожицей становится в то же время материнской клеткой мегаспор; кроющая клетка не образуется. Кроме того, имеется ещё ряд других типов заложения археспория.

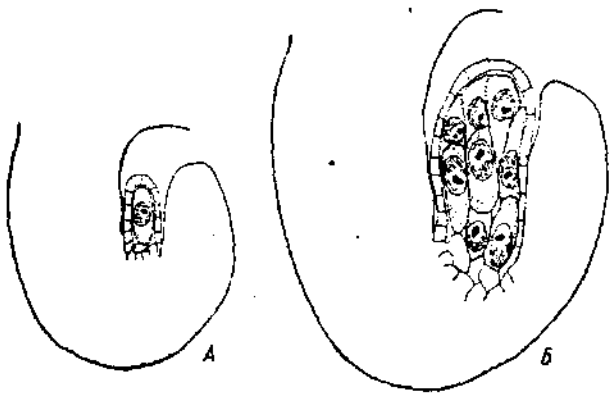


Рис. 268. Типы археспория в семяпочке

А — одноклеточный (у Pyrethrum parthenium); *Б* — многоклеточный (у P. corymbosum).

Таким образом, археспорий бывает многоклеточным и одноклеточным; первый встречается реже и установлен для семейств розоцветных, зонтичных, маревых (сахарная свёкла), сложноцветных и др. Считать его примитивным нет оснований потому, что он бывает и у первичных покрытосеменных (многоплодниковых) и у самого молодого семейства сложноцветных. У большинства спайнолепестных кроющие клетки не образуются; сам нуцеллус крайне реду-

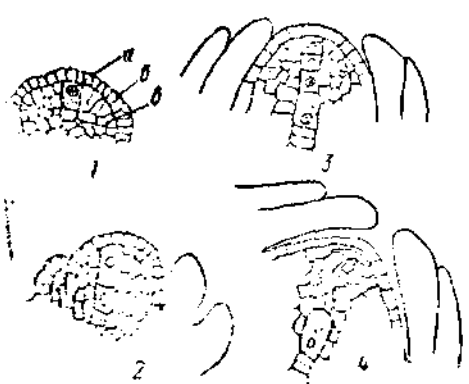


Рис. 269. Мегаспорогенез в семяпочке пшеницы

1 — (*а* — спорогенная клетка, *б* — эпидермис нуцеллуса, *в* — нуцеллус); *2* — диада; *3* — тетрада мегаспор; *4* — дегенерация трех мегаспор, четвёртая прорастает в зародышевый мешок.

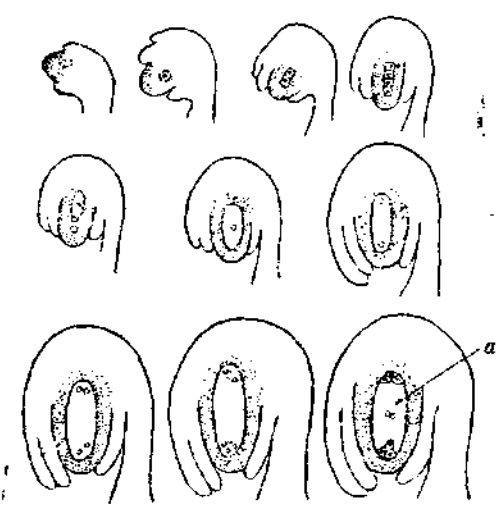


Рис. 270. Схематическое изображение развития семяпочки, мегаспорогенеза и образования восьмиядерного зародышевого мешка (*а*).

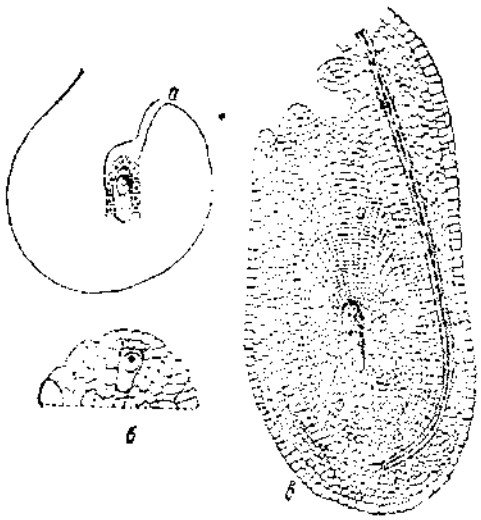


Рис. 271. Типы образования материнских клеток зародышевого мешка

а — спорогенная клетка непосредственно становится материнской клеткой зародышевого мешка, редукционное деление имеет место при женском гаметогенезе (у осота розового, Cirsium arvense, — по Поддубной-Арнольди); *б* — материнская клетка зародышевого мешка и две кроющие клетки (у Ruppia maritima); *в* — комплекс кроющих клеток и многослойный нуцеллярный колпачок у винограда (Vitis vinifera).

цирован; это возмещается образованием тапетума из прилегающих клеток интегумента; тапетум примыкает к мегаспорам.

Самый процесс мегаспорогенеза состоит в том, что материнская клетка делится дважды (с редукцией); образуется одна тетрада мегаспор, с последовательным цитокинезом. Клетки тетрады располагаются чаще в линейном порядке (рис. 269), нередко в Т-образном, и другими способами. Число мегаспор также не всегда равно четырём (бывают две, одна); это — уже отклонения от правила.

На этом м е г а с п о р о г е н е з заканчивается. Из четырёх гаплоидных мегаспор три верхние постепенно дегенерируют, тогда как самая внутренняя прорастает в женский гаметофит, который называется з а р о д ы ш е в ы м м е ш к о м. Иногда образуется не один, а несколько зародышевых мешков, но только один развивается нормально. В редких случаях зародышевый мешок образуется из верхней мегаспоры.

Развиваясь и увеличиваясь, зародышевый мешок сплющивает три остальные мегаспоры, которые постепенно исчезают. Внутри зародышевого мешка начинается деление ядра. При нормальном типе (с какого мы начали) происходят три последовательных деления. После первого деления зародышевый мешок значительно удлиняется, ядра расходятся к его полюсам, а между ними в массе цитоплазмы зародышевого мешка образуется крупная вакуоля. Вслед за этим как ядро на халазном, так и ядро на микропилярном концах мешка делятся дважды, так что на обоих концах образуется по четыре ядра. Все эти деления митозного типа. Цитокинеза внутри мешка при образовании ядер обычно не происходит, так что получается в о с ь м и я д е р н ы й з а р о д ы ш е в ы й м е ш о к.

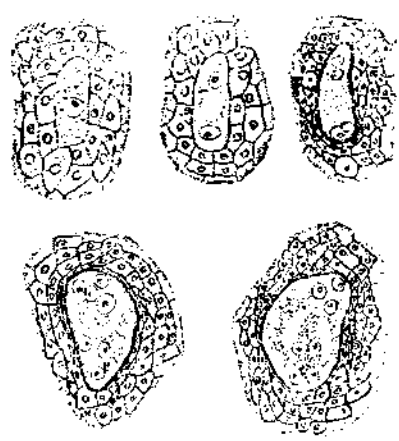


Рис. 272. Прорастание мегаспоры в зародышевый мешок у кукурузы (последовательные стадии).

На этом развитие не останавливается. От каждого полюса отходит по одному ядру в центральную часть зародышевого мешка. Ядра либо тотчас же сливаются в одно, либо это слияние происходит уже перед самым оплодотворением, либо слияния вовсе не происходит. Это центральное ядро, возникающее от слияния двух полярных, называется в т о р и ч н ы м я д р о м зародышевого мешка. Оно имеет свою цитоплазму. При этом слиянии восстанавливается диплоидная фаза.

На каждом полюсе мешка осталось по три ядра. На конце мешка, обращённом к пыльцевходу, каждое из трёх ядер облекается цитоплазмой и получаются три голые клетки. Одна из них, более крупная, с крупным ядром и вакуолей, расположенной в части мешка, обращенной к пыльцевходу, является яйцеклеткой. Это и есть женская гамета зародышевого мешка. Две остальные клетки называются синергидами (клетками-спутницами). Их ядра меньше, а вакуоли расположены в нижней части клетки, т. е. на стороне, обращённой к центру мешка. Эти три клетки имеют грушевидную форму. На препарате более крупная яйцеклетка несколько заслонена двумя синергидами. Остальные три ядра, находящиеся на противоположном конце зародышевого мешка, также окружаются участками цитоплазмы, образуя клетки-антиподы.

Таким образом, зрелый зародышевый мешок, занимая обычно значительную часть нуцеллуса семяпочки, содержит на одном конце своей полости, против пыльцевхода, яйцеклетку и две синергиды, в центральной части — две полярные клетки (или одну вторичную, возникшую из двух полярных), а на другом конце мешка находятся три антиподы.

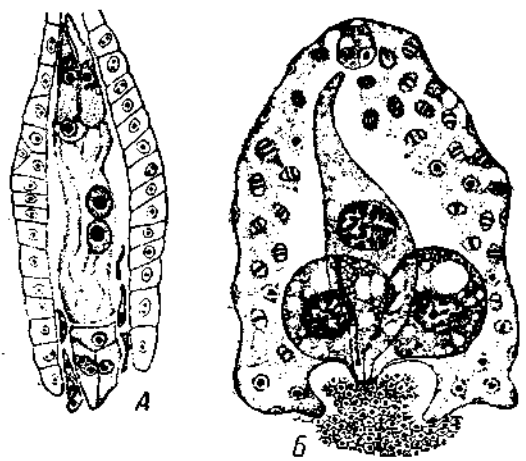


Рис. 273.

А — зародышевый мешок тау-сагыза с тремя небольшими антиподами (по Поддубной-Арнольди); *Б* — зародышевый мешок у аконита (Aconitum napellus) с тремя гигантскими пузыревидными антиподами (картина после оплодотворения; виден зародыш и постенное образование ядер эндосперма).

Описанный здесь тип восьмиядерного (восьмиклетного) зародышевого мешка является классическим типом. Он установлен у 82% всех исследованных видов покрытосеменных растений, притом из самых разнообразных семейств, что указывает на монофилетическое происхождение покрытосеменных.

Форма зародышевого мешка разнообразна, но характерна для определённых семейств или родов. Установлены овальные мешки, длинные и узкие, широкие и короткие, крупные и мелкие, прямые и изогнутые (соответственно кампилотропной форме семяпочки) и т. д.

Иногда мешок занимает наибольшую часть семяпочки; иногда, наоборот, он очень мал и окружён мощным нуцеллусом. В цитоплазме зародышевого мешка имеются лейкопласты, хондриозомы, крахмальные зёрна, капли масла и пр. Наиболее изменчивыми элементами зародышевого мешка являются антиподы. Число клеток-антипод у многих видов растений, путём деления первоначальных, может достигать нескольких десятков (у злаков — до 60, у бамбуков — нескольких сот), так что возникает антиподальная ткань. Наоборот, у груши и яблони антиподы в зрелом мешке совсем исчезают. Размеры клеток антипод также разнообразны; иногда они очень крупны и при этом ещё имеют гаусториальные отроги, внедряющиеся в ткань нуцеллуса. Образование гаусториев свойственно и другим клеткам зародышевого мешка (даже мегаспорам); это указывает на то, что ткань нуцеллуса и даже интегумента имеет для зародышевого мешка питающее значение.

Происхождение зародышевого мешка остаётся неясным. Некоторые считают его редуцированным архегонием, причём роль вегетативной части зародка выполняют антиподы.

Итак, нормальный тип мегаспорогенеза и развития женского гаметофита характеризуется следующими явлениями: 1) спорогенная клетка проходит

через два деления; 2) зародышевый мешок образуется только из одной мегаспоры; 3) первичное ядро зародышевого мешка проходит через три митозных деления без цитокинеза.

Установлено много случаев отступления от такого типа. Наиболее интересным является тип, когда спорогенная клетка без образования мегаспор прямо превращается в зародышевый мешок, и тогда редукция хромозом или не происходит вовсе, или она происходит при первом делении в зародышевом мешке.

Типы соцветия. Цветки могут быть одиночными, завершающими данный побег в единственном числе, как, например, цветок тюльпана, мака, или же часто они собраны в укороченные или разветвлённые соцветия.

Начало изучению соцветий положено было Линнеем в его работе «Философия ботаники» (1751 г.). Он ввёл ряд терминов, сохранившихся и сейчас: головка, колос, щиток, метёлка, кисть и др. [1]. Но для Линнея соцветие не являлось типом ветвления, а способом цветения.

В соцветиях цветки выходят из пазух кроющих листьев (прицветников). Как всякие побеги, соцветия могут быть моноподиальными (или ботрическими), и симподиальными (или циммозными).

Ботрические соцветия характеризуются тем, что главная ось заканчивает свой рост нескоро. Цветение у них протекает в восходящем порядке, т. е. сперва зацветают нижние цветки, затем постепенно зацветание идёт кверху, и последним раскрывается верхушечный цветок.

А. К ботрическим относятся следующие соцветия.

I. Простые

1. Кисть. Отдельные боковые цветки сидят на удлинённой главной оси и при этом имеют свои цветоножки, приблизительно равной длины. К растениям, имеющим кисть, относятся: гиацинт, эремурус, наперстянка, резеда, люпин, черёмуха, арахис, большинство крестоцветных и др.

2. Щиток. Отличается от кисти тем, что нижние цветки имеют длинные цветоножки, так что в результате цветки располагаются почти в одной плоскости. Примеры: груша, японская спирея.

3. Колос. Главная ось также более или менее удлинённая, но цветки без цветоножек, т. е. сидячие. Примеры: подорожник, вербена, отдельный колосок сложного колоса пшеницы.

4. Початок. Отличается от колоса мясистой утолщённой осью. Примеры: початок у кукурузы, аронника, рогоза.

5. Серёжка. Отличается от колоса и кисти свисающей осью. После отцветания всё соцветие опадает. Примеры: грецкий орех, ива. Серёжку нужно, однако, причислять иногда к сложным соцветиям, так как на главной оси часто сидят не цветки, а соцветия.

6. Зонтик. Главная ось является укороченной; боковые цветки выходят как бы из одного места, сидят на ножках разной длины, располагаясь в одной плоскости или куполообразно. Примеры: лук, примула, вишня.

7. Головка. Главная ось сильно укорочена, боковые цветки сидячие или почти сидячие, тесно расположенные. Примеры: клевер, ворсильная шишка, скабиоза и др.

8. Корзинка. Цветки всегда сидячие и сидят на сильно утолщённом и расширенном конце укороченной оси, имеющем вогнутый, плоский или выпуклый вид. При этом соцветие снаружи имеет так называемую обвёртку, состоящую из одного или многих последовательных рядов прицветных листьев, свободных или сросшихся. Часто они располагаются черепитчато.

[1] Линней взял ряд терминов у ботаника Юнгиуса.

Свойственна растениям семейства сложноцветных (подсолнечник, василёк и пр.).

II. Сложные

1. Сложный колос. Главная ось моноподиально ветвится на простые колосья (колоски). Таковы сложные колосья у пшеницы, ржи, где на общей оси сложного колоса находятся боковые оси колосков (простых колосьев).

2. Метёлка. Сложная кисть. Главная ось длинная и растёт, как кисть, а боковые ветви могут носить характер также кистей, как, например, у винограда, сирени, или же характер простого колоса, как у злаков.

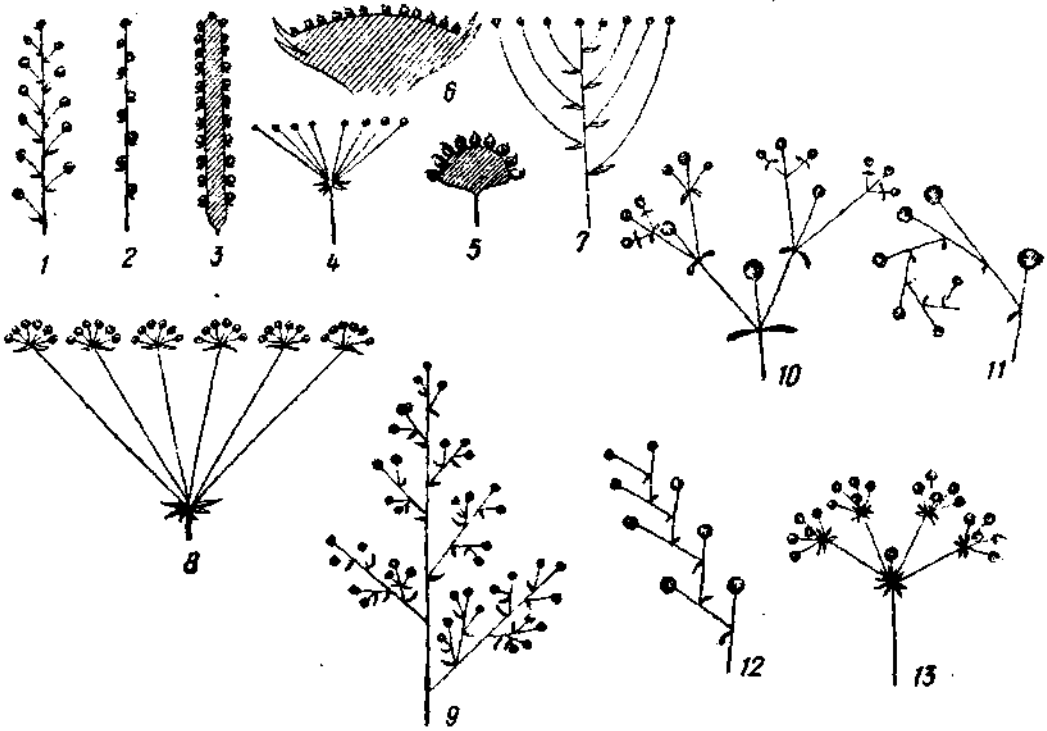


Рис. 274. Типы соцветия

Простые: *1* — кисть; *2* — колос; *3* — початок; *4* — зонтик; *5* — головка; *6* — корзинка; *7* — щиток. Сложные соцветия: *8* — сложный зонтик; *9* — метёлка. Циммозные соцветия: *10* — дихазий; *11* — завиток; *12* — извилина; *13* — плейохазий.

3. Сложный зонтик. Отличается от простого зонтика тем, что боковые оси его заканчиваются не цветками, а простыми зонтиками, которые в этом случае называются зонтичками. В сложном зонтике также имеются иногда обвёртки, представляющие собой прицветные листья, собранные в основании общего зонтика, и обвёрточки — прицветные листья у основания зонтичков. Примеры: морковь, укроп, анис, борщевик и многие другие зонтичные растения.

4. Сложный щиток. Смешанное соцветие, главная ось которого представляет щиток, а боковые — корзинки (у тысячелистника), или тоже щитки (рябина).

Б. Циммозные соцветия имеют ограниченный рост главной оси, заканчивающейся цветком.

К симподиальным и ложнодихотомическим, циммозным соцветиям относятся:

1. Монохазий. Ось каждого порядка даёт только одну ветвь. Разновидности монохазия:

а) Завиток. Ветвление образует из пазухи кроющего листа только одну боковую цветочную ось, заканчивающуюся одиночным цветком. Все боковые оси (и цветки) направлены в одну сторону. Примеры: окопник (Symphytum), незабудка и другие представители семейства бурачниковых.

б) Извилина. Боковые одноцветковые оси отходят последовательно в две взаимно противоположные стороны. Пример: гравилат (Geum), гладиолус (Gladiolus).

2. Дихазий. Представляет пример соцветия, в котором ось каждого порядка даёт две ветви. Главная ось кончается одиночным цветком, а непосредственно под ним образуется развилок из боковых осей, каждая из которых продолжает такую же систему. Конечные развилки дают два одиночных цветка или же при первом же ветвлении развилки заканчиваются цветками. Примеры: виды семейства гвоздичных.

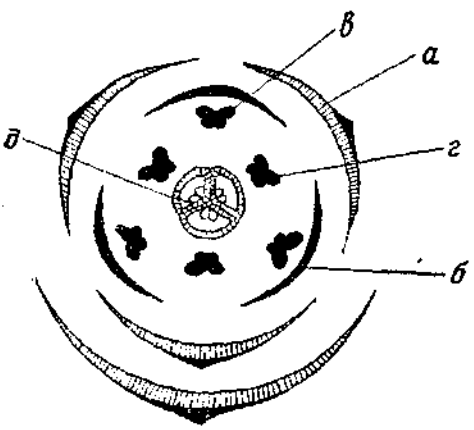


Рис. 275. Диаграмма трёхчленного цветка лилии

а — наружный круг околоцветника; *б* — внутренний круг околоцветника; *в* — наружный круг тычинок; *г* — внутренний круг тычинок; *д* — синкарпный гинецей (пестик) из трёх плодолистиков с трёхгнездной завязью.

3. Плейохазий. Каждая из нескольких осей под конечным цветком образует перерастающие её ветви (пример — молочай).

Диаграммы и формулы цветка. Строение цветка можно изобразить в виде диаграммы и формулы. Части цветка подчиняются правилам листорасположения. Если отразить в диаграмме наиболее важные признаки цветка, то становится не только ясным систематическое положение данного растения, но и понятным его филогенетическое положение. Диаграмма рисуется следующим образом. Вверху помещается небольшой кружочек, который показывает положение оси материнского побега; напротив него, с нижней стороны диаграммы, изображается в виде дуги кроющий лист, из пазухи которого выходит цветок. Если его нет, а цветок верхушечный, то ни кружка, ни дуги не ставят.

Для изображения деталей цветка пользуются условными знаками. Части околоцветника изображаются дугами, причём чашелистики в середине дуги, на выпуклой стороне, получают выступ, который обозначает среднюю жилку, а лепестки венчика изображаются дугой без выступа. Тычинки обозначаются формой поперечного разреза пыльника с ориентировкой пыльцевых мешков. Гинецей изображается схемой поперечного разреза завязи. Если части одного круга срастаются, их соединяют на чертеже тонкой линией; стаминодии изображаются чёрточками в кругу андроцея. На диаграмме изображается также взаимное расположение частей относительно друг друга. Каждый круг органов цветка имеет свои буквенные обозначения. Так, например, чашечка обозначается буквами Ca (т. е. calyx); венчик Co (т. е. corolla); простой околоцветник — P (т. е. perigonium); тычинки, составляющие весь круг, т. е. андроцей, обозначаются буквой A; пестик или пестики, т. е. гинецей, буквой G. Так как круг чашелистиков, или лепестков венчика, или тычинок состоит часто из определённого количества их, то число их обозначается соответствующей цифрой. Если же количество их неопределённое, как, например, число лепестков у разных примитивных цветков (например, у кувшинки), то это изображается знаком ∞. Если лепестки, плодолистики или другие органы спаяны, то это изо-

бражается скобками, а внутри скобок указывается число отдельных плодолистиков (или других органов), которые срослись в целое.

Если завязь верхняя, это изображается знаком тире (—), которое ставится п о д цифрой числа плодолистиков. Если завязь нижняя, тире ставят н а д цифрой.

Неправильный (зигоморфный) цветок обозначается стрелкой, направленной вверх, т. е. ↑; правильный (актиноморфный) — звёздочкой (✳). Обоеполый цветок обозначается знаком ☿, однополый мужской — ♂, однополый женский — ♀. Если мы теперь попробуем изобразить формулой цветок яблони, актиноморфный, у которого чашечка состоит из пяти чашелистиков, венчик — из пяти лепестков, андроцей состоит из многих тычинок, но в неопределённом числе (очень изменчивом), гинецей состоит из пяти сросшихся плодолистиков, завязь нижняя, то формула будет следующая:

$$✳ \text{Ca}\ (5)\ \text{Co}5\ \text{A}\ \infty\ \text{G}\ (\overline{5})$$

Формула цветка лилии:

$$✳ \text{P}3 + 3,\ \text{A}3 + 3,\ \text{G}\ (^{3})$$

Цветение и опыление. Порядок и ход расцветания растений очень разнообразны. Обыкновенно цветки появляются уже на облиственных побегах, но нередко у многих растений с началом весны сперва распускаются цветки, а потом листья. Этим отличаются прежде всего многие лесные ветроопыляемые породы, как осина, ольха, орешник, вяз и др. Объясняется это тем, что оголённые кроны деревьев не препятствуют переносу пыльцы ветром. Этим же отличаются некоторые наши плодовые и технические породы — персик, миндаль, абрикос, тунговое дерево (хотя они и не принадлежат к ветроопыляемым). У других древесных листопадных видов наблюдается одновременное распускание листьев и цветков (берёза, дуб, яблоня и пр.). Цветки раскрываются у одних растений утром, а после полудня и на ночь или в ненастную погоду закрываются (у льна, шафрана); у других же растений в безоблачную погоду в течение дня остаются закрытыми и раскрываются к вечеру и на всю ночь, как у душистого табака (Nicotiana affinis), дурмана и пр.

В соцветиях цветки зацветают неодновременно. На кистях цветение идёт от нижних цветков к верхним. В сложном колосе ржи зацветание идёт снизу кверху, а у пшеницы — от середины вверх и вниз; у сложноцветных — от краёв к середине корзинки. У других первым распускается самый нижний цветок, за ним в восходящем порядке зацветают последовательно остальные; у яблони, наоборот, сперва зацветает самый верхний цветок.

Продолжительность цветения всего растения сильно варьирует в зависимости от вида, а также от внешних условий.

Многие деревья, в том числе плодовые, как яблоня, груша, вишня, миндаль, отцветают в короткий срок, 6—12 дней. Некоторые полевые культурные растения, как хлопчатник, цветут в течение нескольких месяцев, и у позднеспелых форм только заморозки прекращают цветение. У многих тропических растений, как, например, какао, цветение происходит непрерывно; постоянное цветение при благоприятной погоде можно наблюдать у лимона. Продолжительность цветения одного цветка также неодинакова у разных видов. У хлопчатника отдельный цветок цветёт не более одного дня. Утром раскрывшись, имея кремовую окраску, он ночью становится лиловым и опадает, переломив при опадении столбик завязи; оплодотворение за сутки обычно уже совершилось. У многих растений цветок цветёт несколько часов (например, у торицы — Spergula); с другой стороны, цветок некоторых тропических орхидей способен цвести один-два месяца.

Наступление первого цветения у многолетних растений, особенно у древесных, зависит от вида растения, от условий внешней среды и воздействия человека. Берёза зацветает на 10—12-м году, персик на 3—5-м году, липа — на 20—25-м году, бук на 60—70-м году, дуб в лесу на 80—100-м году жизни. Многолетние травянистые зацветают в разные годы.

У деревьев и кустарников наблюдается периодичность в цветении. Обильное цветение происходит не ежегодно, а через год или два. Это свойственно и диким и культурным видам. Выше уже было отмечено, что у древесных пород цветочные почки закладываются летом, а распускаются после зимнего покоя весной. При заложении цветочной почки зелёный лист, в пазухе которого она возникает, преждевременно опадает.

Для оплодотворения необходимо прежде всего попадание пыльцы на рыльце соответствующего цветка. Перенос пыльцы совершается различными способами. Однако случай попадания пыльцы на рыльце пестика сам по себе ещё не обеспечивает оплодотворения; для последнего необходим ещё ряд условий.

Различают два типа опыления — самоопыление и перекрёстное опыление.

Самоопыление происходит в обоеполых цветках, когда пыльца из пыльников высыпается на рыльце своего же цветка или каким-либо другим способом переносится из пыльника на рыльце в пределах одного цветка. Однако обоеполость далеко не предрешает самоопыления. Самоопыление, кончающееся самооплодотворением (автогамия), происходит при условии, если приблизительно одновременно наступает зрелость пыльцы и зародышевых мешков. Созревший пыльник лопается, пыльца выступает наружу, и при раскачивании цветка ветром или при помощи насекомого пыльца может попасть на рыльце своего же цветка. Кроме того, необходимо ещё отсутствие препятствий биофизического и биохимического порядка. Так, например, пыльца иногда физически не может попасть на рыльце в своём цветке ввиду расположения пыльников и рыльца, или ввиду того, что пыльник вскрывается на стороне, противоположной рыльцу. Очень часто пыльца является неспособной к оплодотворению в своём цветке (яблоня, груша, рожь и мн. др.).

Самоопыление (вернее, автогамия, т. е. самооплодотворение) необходимо рассматривать как особый эволюционный тип полового воспроизведения. У злаков оно часто совершается ещё в то время, когда соцветие находится во влагалище листа и посторонняя пыльца проникнуть не может (это свойственно не только многим диким злакам, но и некоторым культурным, как ячмень).

У многих растений, в том числе и культурных (горох, фасоль, некоторые люпины и др.), самоопыление происходит ещё в закрытом бутоне, куда посторонняя пыльца также не может попасть. Это не значит, однако, что пыльца из цветка растения какого-либо самоопыляющегося вида неспособна оплодотворить завязь другого цветка. Напротив, в случае попадания пыльцы из другого цветка этого же вида оплодотворение обычно обеспечено. Это доказывается экспериментами и фактами из живой природы. Так, например, в южных районах (Закавказье, Средняя Азия) естественная гибридизация у самоопылителей имеет широкие размеры. Часть пыльцы из цветков пшеницы или ячменя, после выхода колосьев из влагалищ, переносится ветром на другие колосья и вызывает оплодотворение.

Существует, однако, группа растений, где перекрёстное опыление исключено. Многие растения образуют так называемые клейстогамные цветки [1] — обычно мелкие, невзрачные, вовсе нераскрывающиеся, в которых только и возможно самооплодотворение. К таким растениям из культурных

[1] Клейстогамными называются закрытоцветущие цветки, а хазмогамными — открытоцветущие.

принадлежит арахис, развивающий как обычные хазмогамные цветки (в верхней части), так и нераскрывающиеся клейстогамные (нижние), причём первые нередко являются бесплодными, а вторые — плодущими.

Лесная фиалка (Viola mirabilis) ранней весной в листопадных лесах, когда ветви деревьев ещё оголены и под пологом леса много света, образует крупные душистые хазмогамные цветки, которые перекрёстно опыляются насекомыми, а летом на ней развиваются мелкие клейстогамные цветки, дающие много семян. Клейстогамное цветение известно у многих растений (виды Oxalis, Cardamine, Polygala, Linaria и пр.), особенно у травянистых лесных. В семействе злаков клейстогамия установлена у некоторых видов овсяницы, проса и др. Дарвин описал случаи клейстогамии в 55 родах растений.

В клейстогамных цветках пыльца прорастает в пыльниках, пыльцевая трубка прободает пыльник и внедряется в завязь. Клейстогамия также является целесообразным эволюционным приспособлением.

Другие случаи вынужденной автогамии проявляются, например, в подземном цветении. Оно характерно для подземных побегов многих бобовых растений, как чина (Lathyrus amphicarpus), жёлтый горох (Pisum luteum var. amphicarpum), жёлтая вика (Vicia lutea var. amphicarpa), особенно же Vicia amphicarpa. Классическим примером подземного цветения может служить цветение и опыление внутри луковицы кавказской штернбергии (Sternbergia colchiciflora), у которой на поверхность почвы выносятся уже сформированные плоды (Троицкий).

Самоопыление в растительном мире сравнительно мало распространённое явление. Однако среди наших культурных растений часть их относится к самоопылителям, как ячмень, пшеница, горох, фасоль, овёс, томат, хлопчатник, лён.

Самоопыление вполне возможно также у сахарной свёклы, что стоит в зависимости от сорта и от погоды. Установлены самоопыляющиеся сорта ржи, клевера и других перекрёстноопылителей. Самоопыляющиеся расы перекрёстноопылителей возникают в условиях географической изоляции или при мало благоприятных для вегетации условиях, например, высокогорных (Памир, Анды и пр.), или пустынных, островных и т. п.

Однако и у типичных самоопылителей перекрёстное опыление имеет место.

Перекрёстное опыление свойственно огромному большинству растений. Дарвин 27 лет занимался обширными исследованиями форм цветка и способов опыления покрытосеменных растений, и пришёл к выводу, что в общем ходе эволюции перекрёстное опыление обеспечивает здоровое потомство. Лысенко доказал, что растения-самоопылители способны давать хороший урожай семян лишь в течение небольшого числа лет. Современем наступает вырождение. Так, например, сорта пшеницы, ячменя, овса, гороха и других возделываемых самоопылителей через 10—15 лет начинают вырождаться. Поэтому Лысенко предложил периодически производить внутрисортовое скрещивание. Это дало отличные результаты, и ныне внутрисортовое скрещивание является одним из основных приёмов селекции, повышающих урожайность самоопылителей.

В большинстве случаев отрицательное влияние обнаруживается и при гейтеногамии, т. е. оплодотворении в пределах одного растения путём переноса пыльцы с одного цветка на пестик другого цветка этой же особи растения. Напротив, ксеногамия, т. е. чужеоплодотворение после переноса пыльцы от одного растения к другому растению, имеет положительное с эволюционной стороны значение. Двудомные растения вынуждены опыляться перекрёстно. Они дают много пыльцы и продуцируют много семян.

Перекрёстное опыление у растений совершается преимущественно посредством насекомых или ветра. Кроме того, в тропических областях переносчиками пыльцы нередко являются птицы и даже мелкие млеко-

питающие. Наконец, существуют водные цветковые растения, у которых пыльца разносится водой.

Анемофильные, или ветроопыляемые, растения. Эти растения составляют довольно обширную группу как древесных, так и травянистых растений. К ветроопыляемым растениям относятся, например, берёза, ольха, дуб, бук, грецкий орех, орешник, тополь, осина, а из травянистых — многие злаки, маревые, подорожниковые, коноплёвые (из культурных — рожь, кукуруза, хмель, конопля, сахарная свёкла и др.).

Растения, опыляемые ветром, имеют ряд морфологических особенностей. Они отличаются мелкими цветками с невзрачным или редуцированным околоцветником, не имеющими аромата и нектарников; цветки образуются в большом числе и производят огромное количество порошковатой пыльцы, мелкой, сухой, лёгкой, переносимой на большие расстояния ветром. Для сахарной свёклы установлено, что пыльца уносится в высоту свыше 2000 *м*. Одно растение кукурузы в среднем производит 50 000 000 пыльцевых клеток. Пыльца рогозов настолько обильна, что в Индии используется для приготовления хлеба и печений (Typha elephantina).

Метёлки мужских цветков на верхушке кукурузного растения, колос ржи, крона берёзы и т. п. образуют множество пыльцы. Интересно следить за цветением ржи. В солнечный день в течение 5—10 мин. совершается быстрый рост тычиночных нитей, пыльники выставляются наружу из колосков, вскрываются на верхушке, и облачка пыльцы выбрасываются в воздух. Вслед за этим нити теряют тургор, пыльники свисают наружу и раскачиваются ветром.

В весеннее время в воздухе носится масса разнообразной пыльцы. Большая часть её бесплодно погибает, но часть улавливается рыльцами цветков. Ветроопыляемые растения имеют на пестиках крупные перистые рыльца, как у ржи, или в виде кисточек, как у орешника (Corylus), и тому подобные приспособления, так как чем больше поверхность рыльца, тем больше шансов уловить пыльцу; при этом рыльца выставлены наружу. Одним из приспособлений для разноса пыльцы ветром являются качающиеся пыльники. Они очень распространены в семействе злаков, которое почти нацело является ветроопыляемым. Раскачиваемые ветром такие пыльники легко высыпают пыльцу. Помимо качающихся пыльников, у ветроопыляемых растений часто имеются качающиеся соцветия, как серёжки берёзы, орешника, грецкого ореха и т. п. Такие соцветия с дряблой осью свисают с ветвей и также от раскачивания ветром высыпают пыльцу. Для успеха перекрёстного опыления у серёжчатых растений существуют формы с разными сроками цветения: у одних форм созревают сперва тычинки, у других — пестики. Это наблюдается, например, у грецкого ореха.

Значение ветра сказывается не только в разносе пыльцы, но и другим образом. У водного двудомного растения валлиснерии мужские цветки отрываются от растения и, словно челноки, плывут по поверхности пруда, подгоняемые ветром. Встретившись с женским цветком, выставленные как бы за борт челнока, пыльники задевают рыльца женских цветков.

Козо-Полянский привлёк наше внимание к явлению поллинозов, т. е. заболеваний носоглоточных частей нашего тела в сезоны массового производства пыльцы ветроопыляемых растений. Эта пыльца, вдыхаемая людьми на полях, в лесах, парках и т. п., вызывает тяжёлые воспалительные процессы (в деревнях это называют «сенной лихорадкой»).

Энтомофильные, или насекомоопыляемые, растения. Опыление растений насекомыми представляет одно из замечательных явлений в природе. Из насекомых основная роль принадлежит пчёлам, осам, шмелям, мухам, бабочкам, жукам, трипсам, муравьям. Этот бессознательный со стороны партнёров процесс, сочетающий физиологию питания животных с половым процессом растений, является результатом филогенетического развития организмов в обста-

новке естественного отбора. Связь сосущих насекомых с органами спороношения возникла, возможно, до появления настоящих цветков. Голосеменные растения, как саговники, гинкговые и др., привлекали насекомых сладкой жидкостью из архегониальных камер, хотя назначение последних было совсем иным.

Состав признаков, имеющих приспособительное значение для ветроопыления, как мы видели, сравнительно невелик. Иначе дело обстоит с энтомофильными растениями. Состав приспособительных признаков, и в особенности сочетание их, здесь чрезвычайно разнообразны.

Энтомофильные растения, пыльца которых разносится насекомыми от цветка к цветку, от растения к растению, привлекают их пищей. Пищей, продуцируемой цветками, являются, с одной стороны, специальные жидкие и полужидкие сахаристые выделения, выступающие из нектарников — особых желёз, расположенных в цветке или на других частях побегов; с другой стороны, пищей для насекомых является сама пыльца, которая богата питательными веществами.

Нектарники имеют различную форму: плоскую, вогнутую или выпуклую, в виде мелких ямок, плоских точек, бугорков, желобков, подушечек, рожков, узких и длинных урночек, так называемых шпорцев и т. п. Под желёзками, выделяющими нектар, всегда находится специальная выделительная мелкоклеточная паренхимная ткань. Нектар на 25—95% состоит из воды, но от 3 до 72% приходится на долю глюкозы и тростникового сахара.

Нектарники обычно располагаются в глубине цветка. Это вызывает необходимость проникновения насекомого во внутренние части цветка. Неизбежным последствием такого поведения насекомого является «вымазывание» его пыльцой, которая у энтомофильных растений нередко бывает липкой. Вымазанное в пыльце насекомое, забрав капельку нектара, летит на цветок другого растения и, проникая к нектариям, бессознательно вымазывает принесённой пыльцой рыльце пестика. Выделение нектара очень мелкими дозами — эволюционное приспособление, вынуждающее насекомое производить облёт большого количества цветков и тем самым разносить пыльцу. Если представить себе огромное количество насекомых, облетающих цветки за сбором нектара, нетрудно понять размеры энтомофилии в природе.

Иногда нектарники трудно доступны и своеобразно устроены, как у чернушки (Nigella arvensis), у которой нектарные ямки прикрыты крышечкой. Путь к нектарнику часто преграждён препятствиями, преодоление которых обязательно влечёт за собой прилипание пыльцы к спине или брюшку насекомого. Насекомому приходится протискиваться через узкий зев венчика или делать усилия, чтобы укрепиться на цветке, и своими движениями и весом раскрывать щель, через которую можно проникнуть к нектарнику. Очень часто на цветке имеются различные путеводные знаки в виде ярких пятен, пунктиров, «ковриков» и т. п., которые указывают насекомому «дорогу» к нектару или к съедобной пыльце. При этом часто недоразвитие пятна связано с недоразвитием нектарника.

Кроме нектара, нередко пищей для насекомых является пыльца. Как приспособительный признак у таких растений, пыльца вырабатывается в большом количестве. Большинство такой пыльцы поедается, но остающейся части вполне достаточно для опыления путём разноса насекомыми. К таким растениям относятся, например, мак и пеон, в чаше цветка которых всегда лежит масса высыпавшейся из пыльников пыльцы. К таким же растениям относятся ломонос, шиповники и др. Иногда съедобной является не пыльца, а некоторые ткани, например, густые волоски на тычиночных нитях (Verbascum).

Таким образом, насекомые летят на цветки за пищей. Нахождение цветущих растений облегчается для насекомых рядом других приспособительных признаков у цветков. Энтомофильные цветки отличаются большей частью яркой

окраской (окрашенные цветки нередки и у самоопыляющихся растений). Всем известны яркие красные головки клевера, яркие цветки тюльпана, лилии, луков, колокольчиков, мака, ириса, фацелии, яблони, миндаля и др.

Если цветки мелкие, то они у насекомоопыляемых растений нередко собраны в крупные соцветия, которые ярко и резко выделяются среди зелени. Таковы, например, огромные сложные зонтики борщевика, образующие сплошные ковры из мелких цветков, по которым снуют в разные стороны различные насекомые; таковы огромные корзинки («шляпки») подсолнечника и т. п.

Обыкновенно окрашенными бывают лепестки венчика, но часто и чашелистики. Если околоцветник простой, как у тюльпана, то он ярко окрашивается.

Нередко окраска цветка или соцветия неоднородна. У анютиных глазок лепестки окрашены в несколько цветов. Разнородно окрашенные лепестки, часто с яркими жилками, или красивыми пятнами, бывают у орхидей, ясенца (Dictamnus fraxinella), люпина, тигровой лилии и др. Замечено, что насекомых умеренных широт более привлекают окраски голубая, синяя, лиловая, а в тропических широтах местных бабочек и птиц (колибри, медососы и др.) — красная.

У многих растений соцветия составлены таким образом, что они резко выделяются контрастностью окрасок своих частей. У сложноцветных (различные пупавки, ромашки, астры) краевые ложноязычковые цветки крупные и одной окраски, а внутренний диск трубчатых цветков — другой, контрастной окраски. Такая расцветка соцветий резче выделяется и более заметна насекомым. Помимо околоцветника, ярко окрашенными бывают и тычинки (у альбиззии, фейхоа и др.).

Лучше усваиваются насекомыми з а п а х и цветущих растений. Чувствительность насекомых к запахам проявляется на больших расстояниях. Они безошибочно находят пищу, ориентируясь прежде всего на запах. Можно полагать, что запах привлекает их с больших расстояний, а контрастные окраски помогают ориентироваться на близких расстояниях.

Запахи обусловливаются накоплением и летучестью различных эфирных масел в цветках и побегах растений. Каждому виду свойствен свой специфический состав эфирного масла. Соответственно этому дифференцируется связанность опыления у определённых видов растений с определёнными видами насекомых.

Многие насекомые, в частности, разные виды мух, привлекаются запахом индола. Такой запах свойствен цветкам многих растений, которые опыляются именно мухами, как аронник, кирказон. У кирказона, помимо запаха, строение цветка имеет ловчий характер. В узкой трубке его простого венчиковидного околоцветника имеются волоски, покрывающие его внутреннюю поверхность в косом направлении, к основанию венчика. На верхушке околоцветник расширен и с одной стороны имеет пластинчатый язычок. Привлекаемые запахом из глубины цветка мелкие мушки, с пыльцой из других цветков этого же вида растения, вползают в трубку околоцветника, чему не препятствуют волоски, направленные в ту же сторону. Достигнув цветоложа, они вымазывают занесённой пыльцой рыльце. Обратно выползти из околоцветника мухи не могут, так как острия волосков мешают им. Повозившись в такой ловушке некоторое время, они вымазываются в пыльце цветка. Если оплодотворение совершилось, волоски теряют тургор и отваливаются, насекомые выползают. В это же время язычок на верхушке околоцветника также теряет тургор и, повисая, прикрывает вход в цветок.

Другая группа растений, как боярышник, спирея, бузина, издаёт также довольно неприятные запахи, связанные с аммиачными соединениями. Пчёлы неохотно посещают такие цветки, но зато другие насекомые, наоборот, любят их.

Наиболее ароматные цветки, как фиалка, ландыш, резеда, белая акация, содержат бензоидные ароматические соединения; не менее душистые липа, роза, виноград характеризуются парафиноидными соединениями. Терпеновая группа растений часто содержит цитралевые, цитронеловые и цитронелалевые масла, как, например, цитрусовые растения, лимонная вербена, мелисса. Три последние группы растений чрезвычайно охотно посещаются и опыляются пчёлами.

Многие растения опыляются сумеречными бабочками, совершающими свой лёт в вечернее время. Так как у них (например, у бражников) очень длинный хоботок, то они являются единственными опылителями растений с очень длинными трубками венчика, как у душистого табака, петунии, дурманов. При этом они не садятся на цветок, а на лету просовывают хоботок в трубку венчика. Замечательно, что у этих цветков имеются все приспособления для самоопыления, и можно думать, что бражники производят сотрясение венчика, отчего пыльца и высыпается на рыльце. Дурманы, действительно, хорошо самоплодотворяются.

Множество тропических деревьев приспособлено к опылению многочисленными видами тропических бабочек. Эти бабочки летают под пологом леса, не забираясь в кроны. Соответственно этому отобрались деревья с характерным явлением к а у л и ф л о р и и, при котором цветки возникают прямо на стволах. К таким растениям принадлежит какао. В южных широтах имеются иноземные редкие деревья с каулифлорией: рожковое дерево (Ceratonia siliqua) и иудейское дерево (Cercis siliquastrum), культивируемые на Черноморском побережье Закавказья, в прикаспийской Ленкорани и на Южном берегу Крыма, а в умеренной зоне — наше отечественное растение волчье лыко (Daphne mezereum).

Цветки плодовых пород — яблони, груши, вишни, сливы и т. п., а также цитрусовых культур, чая, тыквенных и др. опыляются по преимуществу пчёлами.

Опыление цветков насекомыми выражается нередко сложнейшей зависимостью между ними. У шалфея (Salvia glutinosa и др.) доступ внутрь венчика преграждён своеобразной системой рычага, образованного тычинками. Проникая к нектарнику, шмель садится на нижнюю губу цветка, толкает тычиночный рычаг, вследствие чего пыльники, как на колодезном «журавле», опускаются на спинку шмеля и вымазывают её пыльцой. На спинке у шмеля набирается смесь пыльцы с цветков разных особей данного вида шалфея. Прежде думали, что этой пыльцой шмель, протискиваясь в очередной цветок, вымазывает свисающее из верхней губы рыльце, но Холодный сделал замечательное наблюдение: взлетая с цветка, шмель вздымает облачко пыльцы со своей спинки, и оно долетает до рыльца. Это совершенно новый способ опыления, остававшийся нам неизвестным.

У инжира (Ficus carica) соцветие имеет вид грушевидного тела, на расширенной части которого имеется в центре узкий канал; стенки его выстланы мужскими цветками; канал открывается в широкую полость соцветия, где на внутренних стенках в изобилии размещаются женские цветки. Последние бывают двух типов: в соцветиях одних деревьев с коротким столбиком (так называемые г а л л о в ы е цветки), других деревьев — с длинными столбиками (рис. 414). Опыление связано с жизненным циклом осы-орехотворки (Blastophaga grossorum). Попадая в соцветия с галловыми цветками, она, благодаря короткому столбику, достигает яйцекладом завязи и откладывает в полость последней яички. Перелетая на соцветия с длинностолбиковыми женскими цветками, оса, ползая по ним с целью отложить яйца в завязи, не может это выполнить вследствие большой длины столбика, но успевает вымазать пыльцой мужских цветков, расположенных у выхода из соцветия. Из яичек в галловых цветках выводятся личинки, поедающие семяпочки. К весне самки окрыляются и тут же в соцветии оплодотворяются самцами, раньше выросшими из личинок. Самки выходят из соцветия и улетают в поисках новых галловых цветков, а самцы, будучи от природы бескрылыми, выйдя из соцветия, остаются на листьях, где и погибают. Перед нами пример теснейшей взаимозависимости между растением и насекомым (см. стр. 431).

Приведём из Дарвина описанное им опыление у орхидеи Coryanthes speciosa: «У этой орхидеи часть нижней губы образует углубление в виде большого ведра, в которое из двух находящихся над ним железистых роговидных отростков непрерывно падают капли почти чистой воды; когда ведро наполовину наполнится, вода стекает из него по боковому желобку. Базальная часть губы расположена выше ведра и сама также образует углубление в виде камеры с двумя боковыми отверстиями; в этой камере находятся любопытные мясистые гребешки. Самый изобретательный человек... не отгадал бы, для чего служат эти части. Но д-р Крюгер видел множество шмелей, посещавших гигантские цветки этой орхидеи не для того, чтобы высасывать нектар, а чтобы обгладывать гребешки в камере губы над ведром. Делая это, они нередко сталкивали друг друга в ведро, и те, у которых крылья вследствие этого намокали, не могли улететь, но должны были проползать через проход, образованный желобком, отводящим воду. Д-р Крюгер наблюдал непрерывную процессию шмелей, выбиравшихся таким образом из их невольной ванны. Проход очень узок и сверху прикрыт колонкой, несущей пыльники и рыльце, так что шмель... вынужден тереться спинкой сначала о липкое рыльце, а затем о липкие желёзки пыльцевых масс...»

Дальнейшее изложение излишне, оно ясно и так: шмель полетит на другой цветок и там, по той же программе, вымажет пыльцой рыльце. Кончает Дарвин так: «Мы, наконец,

обнаруживаем всё значение каждой части цветка: выделяющих воду рожков, ведра, наполовину наполненного водой, мешающего шмелю улететь и вынуждающего его ползти в жолоб и продираться мимо надлежащим образом расположенных липких пыльцевых масс и липкого рыльца [1]».

Самоопыление у перекрёстноопылителей ведёт обыкновенно к бесплодию. К таким самобесплодным растениям относятся рожь, кукуруза, рис, капуста, люцерна, красный клевер, табак, нередко сахарная свёкла; самобесплодно также большинство сортов яблони, груши, миндаля, вишни, цитрусовых; самобесплодны гвоздики, ирисы, георгины, лилии и др. Среди всех этих видов попадаются самоплодные формы. Такие культурные растения, как персик, айва, отчасти абрикос, отличаются самоплодностью. У плодовых пород определённые сорта вообще требуют подбора соответствующих опылителей. Нередко бывает, что самобесплодные сорта дают нормальные семена при самоопылении в стадии взрослого бутона.

Дихогамия, гетеростилия. Двуполые цветки типично энтомофильных растений при самоопылении обыкновенно бесплодны. Для предотвращения самоопыления у них отобрались различные приспособительные признаки. Очень распространено явление разновременного созревания тычинок и пестиков в одном цветке (дихогамия) [2], вследствие чего и не может произойти самооплодотворение.

Если пыльники «созревают» раньше рылец, такое явление называется протерандрией [3]. Понятно, что при протерандрии созревшая пыльца может опылить только пестики в цветках других растений этого же вида, где уже созрели рыльца.

Если же в обоеполом цветке зрелость наступает сперва у пестиков (т. е. в гинецее), а в андроцее она замедлилась, такое явление носит название протерогинии [4].

Дихогамия широко распространена в растительном мире. В пределах одного и того же вида одним сортам свойственна протерандрия, а другим — протерогиния. Это резко проявляется, например, у плодовых пород — яблони, груши и пр.

Протерандрия свойственна тюльпану, ежевике, малине, землянике, подсолнечнику, герани, некоторым сортам апельсина. Вообще она распространена в семействах сложноцветных, зонтичных, гвоздичных, бобовых, мальвовых, губоцветных.

Протерогиния установлена в семействах жимолостных, кирказоновых, ситниковых, подорожниковых, у большинства европейских видов семейства злаков. Протерогиния у наших плодовых деревьев — яблони, груши, сливы и др. — практического значения не имеет, так как возможность самоопыления у них исключена вследствие неспособности пыльцевых трубок расти в тканях столбика цветков того же сорта.

Помимо дихогамии, существует неодинаковое соотношение длины столбика пестика и длины тычинок. Рыльце может находиться значительно выше пыльников в обоеполом цветке, и тогда пыльца не может высыпаться на него; рыльце может находиться на одном уровне с пыльниками или же быть ниже их; в последних двух случаях пыльца легко может попасть на рыльце своего же цветка. Однако и в тех случаях, когда столбик возвышается над тычинками, пыльца может попасть на рыльце, если цветоножки свисающие.

Гетеростилией называется явление разностолбчатости в цветках отдельных растений, принадлежащих к одному виду. В таких случаях одно растение отличается тем, что в его цветках все пестики длинно-

[1] Ч. Дарвин, т. III, стр. 412—413, изд. АН СССР, 1939.
[2] «Дихо» — отдельно, «гамос» — брак.
[3] «Протерос» — первый, «анер» — муж.
[4] «Гинэ» — жена.

столбчатые, а тычинки укороченные, а другое растение, наоборот, имеет в цветках короткие столбики и длинные тычинки. Тех и других растений обычно бывает поровну. Они образуют разную по величине пыльцу. Пыльца с коротких тычинок не удерживается на рыльце длинных столбиков вследствие своей крупности, на рыльце же коротких столбиков удерживается. То же происходит и в обратном случае. Часто бывает, что короткие столбики одной расы и короткие тычинки другой расы скрыты в трубке венчика, как, например, у медуницы (Pulmonaria angustifolia), и поэтому перекрёстное опыление возможно только в том случае, если пыльца с длинных тычинок одной расы переносится насекомым на рыльца длинных столбиков другой расы.

Гетеростилия свойственна гречихе, вероронике, примуле, кислице, хинному дереву и др.

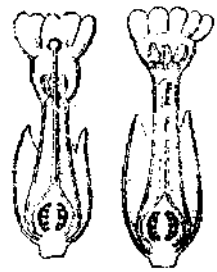
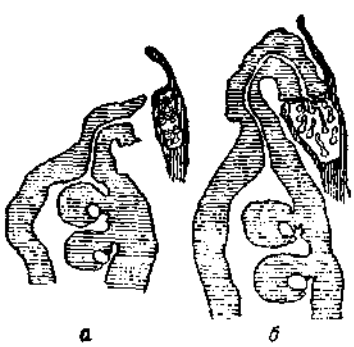


Рис. 276. Гетеростилия у первоцвета (Primula officinalis).

Махровость. Махровыми называются такие цветки, у которых тычинки (полностью или частично) или пестики превращены в лепестковидные органы. Махровость служит доказательством листовой природы тычинок и пестиков. Махровость бывает полная, когда и андроцей и гинецей полностью превращены в лепестки. Такие цветки, конечно, семян не дают. Ложноязычковые цветки (см. дальше) у георгин, хризантем имеют недоразвитый гинецей и семян не дают; у «махровых» георгин и хризантем семянки образовываются только теми цветками, которые остаются вполне развитыми (трубчатыми).

У ветроопыляемых растений махровые цветки не встречаются.

Некоторые семейства обнаруживают склонность к махровости, как, например, розоцветные, давшие классическое выражение явлению махровой розы. Очень красивы в этом семействе махровый розовый миндаль (Amygdalus triloba), махровые сорта персика, керрия, спирея. В некоторых семействах отдельные роды проявляют склонность к махровости, как, например, алтей в семействе мальвовых, тюльпан — в семействе лилейных. Если многолетние растения отличаются сплошь махровыми цветками, размножать их приходится вегетативно.



а *б*

Рис. 277. Продольные срезы завязи и пыльников у клейстогамных цветков

а — фиалки душистой (Viola odorata); *б* — фиалки лесной (V. silvestris).

Существует несколько основных типов махровости. Один из них проявляется у садового левкоя (Matthiola incana). Часть растений садового левкоя всегда цветёт только махровыми цветками, остальная часть — простыми нормальными цветками. Махровые цветки семян совершенно не дают, так как и тычинки и пестик нацело превращаются в лепестковидные образования. Простые цветки дают семена. При высеве семян от немахровых цветков в потомстве снова получаются и махровые и простые растения. Таким образом, особенность левкоя заключается в том, что у него семена от простых цветков дают потомство и с махровыми и с простыми цветками.

В последнее время установлено (Тутаюк), что в лепестках всех махровых растений происходит нормальный микроспорогенез с образованием нормальной пыльцы, которая, однако, не может выйти из лепестков вследствие глубокого залегания гнёзд спорангиев и отсутствия фиброзного слоя. Интересно поэтому производить опыление простых цветков пыльцой, извлекаемой из махровых цветков. Пыльца образуется в молодых бутонах, и к распусканию цветка от неё уже нет следов.

В других случаях андроцей превращается в лепестки полностью, и махровые цветки превращаются в однополые женские, как у махровой сирени, у азалии, у некоторых примул, у дейции.

Некоторые махровые растения характеризуются полным выпадением гинецея (пестики превращаются в лепестки) и сохранением тычинок, как у махровых петуний, у фиалок. Махровость сопровождается обыкновенно разнообразными отклонениями в строении цветка: появляются тычинки в завязи или на рыльце, семяпочки в андроцее, пролиферирующие плаценты и мн. др.

Физиология пыльцы. Пыльца богата питательными веществами. Эти вещества, особенно углеводы, усиленно расходуются во время прорастания пыльцы.

Химический состав пыльцы разнообразен, как это видно из данных таблицы.

Растение	Углеводы			Белок	Жир	Зола
	крахмал	сахар	пентозаны			
Рис	5,20	—	—	40,00	3,00	3,40
Сахарная свёкла	0,89	—	7,20	16,90	5,47	7,18
Кукуруза	1,07	22,40	10,60	4,53	1,43	4,46
Орешник	5,26	14,70	3,02	30,06	4,20	3,81

У разных родов растений пыльца в химическом отношении различна. Здесь не указано содержание воды в пыльце. Кроме приведённых в таблице соединений, в пыльце присутствует обширная группа ферментов, как амилаза, инвертаза, каталаза, протеолитические ферменты, липаза и др. Исключительное значение в биологии оплодотворения имеют различные внепластидные каротиноиды в пыльце. Необходимо отметить в пыльце высокое содержание фосфора. Вещества находятся в пыльце в подвижном состоянии. В зависимости от условий хранения пыльцы количество крахмала в ней сильно изменяется.

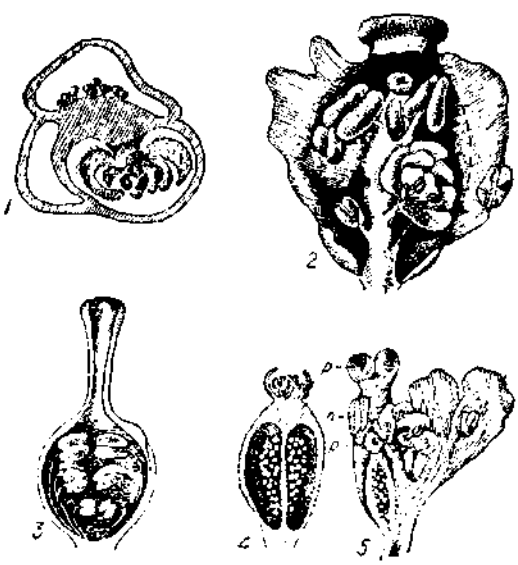


Рис. 278. Различные изменения гинецея в махровых цветках петунии (по Тутаюк)

1 — трёхплодолистиковый аномальный пестик; в одном гнезде завязи плацента проросла в цветочную почку; *2* — одноплодолистиковый пестик; внутри завязи — ветвистое образование, заканчивающееся рыльцем; на боковых частях его — пыльники и цветочная почка с тычинками и голыми семяпочками на лепестке; на краю плодолистика — пыльник; *3* — пестик, в котором одни тычинки; *4* — пестик, в полости рыльца которого пучок тычинок; *5* — аномальный пестик с пыльниками и цветочной почкой.

Пыльцу можно искусственно проращивать. Лучшей средой для проращивания является раствор тростникового сахара, причём концентрация раствора может иметь большую амплитуду, нередко от 2 до 50%. Необходимо добавлять немного агар-агара и ничтожные дозы (0,001%) борной кислоты.

Пыльца содержит много ростовых гормонов, витаминов. Ланолиновая паста с пыльцой, наложенная на междоузлия молодых стеблей, вызывает их удлинение.

Пыльца довольно легко переносит низкие температуры, опускающиеся до —20° Ц и даже ниже, в течение продолжительного времени. При этом оказывается, что выдерживание пыльцы на холоде стимулирует в дальнейшем её прорастание и нисколько не снижает её оплодотворяющую способность. Наоборот, высокие температуры быстро понижают всхожесть пыльцы. Интересно, что пыльца кукурузы требует других условий, и оптимальными температурными условиями для её жизнеспособности являются 6—10° Ц.

Длительность сохранения оплодотворяющей способности пыльцы у разных растений различна. Иногда искусственное хранение пыльцы в течение года ещё позволяет применять её для опыления. Пыльца лилии в воздушно-сухом состоянии живёт 60—65 дней, а при оптимальных условиях хранения — до 140 дней. Пыльца тюльпана соответственно даёт цифры 37—108 дней, пиона 65—150 дней, орешника 40—65 дней, красной смородины 35—117 дней, яблони, груши 70—210 дней, черешни и вишни 30—100 дней, сливы 180—220 дней, люпина 50—115 дней, подсолнечника 1 год, финиковой пальмы 10 лет.

С другой стороны, пыльца злаков обнаруживает крайне низкую жизнеспособность. Пыльца ячменя в оптимальных условиях хранения живёт около 2 дней, ржи — от 12 час. до 2 дней (в последнем случае лишь при очень ограниченном доступе воды), кукурузы — 1—2 дня. Сравнительно недолговечна пыльца конопли — 2—8 дней, гречихи 7—10 дней, клещевины 1—4 дня, цитрусовых деревьев 4—6 дней, в условиях оптимального хранения.

Жизнеспособность рыльца, наоборот, по сравнению с пыльцой незначительна. В среднем можно считать, что рыльце способно к восприятию пыльцы в течение 3—4 дней, иногда

7 дней (как у ряда плодовых), у ржи — до 10 дней, а в отдельных случаях у подсолнечника доходит до 16 дней. К низким температурам рыльце крайне чувствительно и погибает уже при —1° или —1,5° Ц.

Исключительная жизнеспособность пыльцы делает возможной пересылку её на далёкие расстояния, даже через океаны. У нас, таким образом, свободно можно оплодотворять цветки под Москвой пыльцой, присланной с Дальнего Востока или Закавказья.

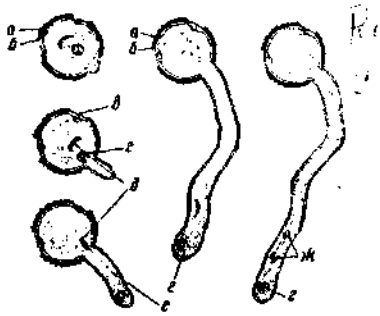


Рис. 279. Прорастание пыльцы, рост пыльцевой трубки и образование спермиев

а — экзина; *б* — интина; *в* — пора; *г* — вегетативное ядро; *д* — генеративное ядро; *е* —пыльцевая трубка; *ж* — два спермия (схема).

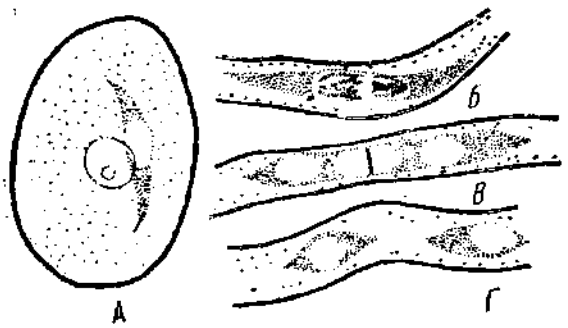


Рис. 280. Развитие мужского гаметофита у Clivia miniata (наблюдения in vivo Костюковой и Черноярова)

А — двуядерная пыльца; *Б* — деление генеративной клетки; *В, Г* — ясно видны спермии-клетки.

Простой способ пересылки заключается в следующем: в стеклянную банку насыпают на дно хлористого кальция (для поглощения влаги), на него кладут слой ваты, а на вату — пакетики с пыльцой; банку закупоривают пробкой и помещают в ящичек для пересылки.

Оплодотворение покрытосеменных растений. После того как пыльца тем или иным способом попадает на рыльце, начинается её прорастание. Обыкновенно в зрелом пестике рыльце покрывается множеством пылинок. На кожице рыльца имеются различные выросты в виде сосочков или волосков. Липкая и неровная поверхность рыльца способствует удерживанию пыльцы. Кроме того, рыльце выделяет специальный энзим, который действует на пыльцу, стимулируя её прорастание. Взаимовлияние специальных веществ пыльцы и рыльца, чаще всего относящихся к группе каротиноидов, а также специальных энзимов, изучено очень мало, но имеет большое значение в процессе оплодотворения.

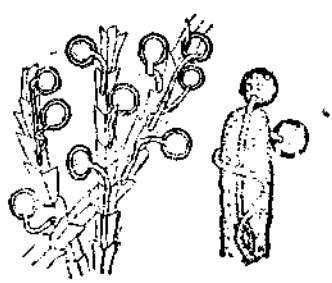


Рис. 281. Прорастание пыльцы на волосках рылец у мягкой пшеницы (слева) и у сахарной свёклы (справа).

Пыльца набухает, а сдерживающее влияние экзины заставляет содержимое пыльцевой клетки разрывать одну из пор, через которую интина выпячивается наружу в виде узкой пыльцевой трубки. В пыльцевую трубку переходит содержимое пыльцевой клетки.

Под эпидермисом рыльца находится рыхлая ткань, в которую проникает пыльцевая трубка. Она продолжает расти, проходя либо по специальному проводящему каналу между ослизняющимися клетками, либо извилисто по межклеточникам проводниковой ткани столбика. При этом обыкновенно в столбике одновременно продвигается значительное число пыльцевых трубок, и от индивидуальной скорости роста зависит «успех» той или другой трубки.

В пыльцевую трубку переходят два спермия и одно вегетативное ядро. Если образование спермиев в пыльце ещё не произошло, то в пыльцевую трубку переходит генеративная клетка, и здесь уже путём её деления образуются спермии-клетки. Вегетативное ядро часто располагается впереди, у растущего

конца трубки, а за ним последовательно расположены спермии (рис. 279). Во многих случаях вегетативное ядро находится позади спермиев-клеток или рядом с ними. Наконец, бывают случаи, как у хлопчатника, когда вегетативное ядро вообще не попадает в пыльцевую трубку.

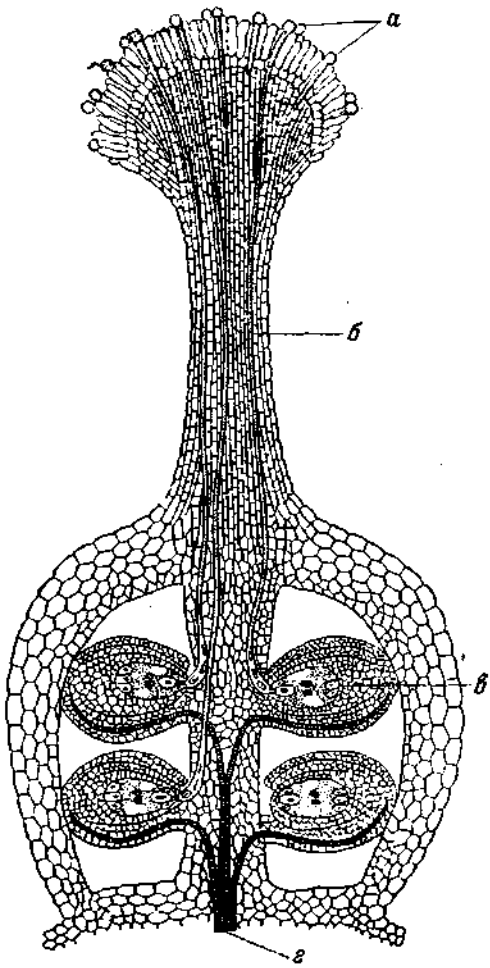


Рис. 282. Оплодотворение у покрытосеменных растений (схема)

а — пыльца; *б* — пыльцевая трубка; *в* — восьмиядерный зародышевый мешок; *г* — проводящие пучки.

В пыльцевой трубке цитоплазма находится в состоянии движения. От полости пыльцевой клетки содержимое пыльцевой трубки изолируется целлюлозной перегородкой.

Войдя в завязь, трубка растёт дальше и входит в семяпочку в большинстве случаев через пыльцевход (микропиле). Внедряясь в зародышевый мешок, конец пыльцевой трубки лопается, и содержимое изливается на одну из синергид, которая темнеет и быстро разрушается. Вегетативное ядро разрушается ещё обычно до того, как пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок. Один из спермиев проникает в яйцеклетку и сливается с ней, другой соединяется со вторичной клеткой, которая незадолго перед этим или даже в этот самый момент образовалась от слияния двух полярных клеток. Из пыльцевых трубок чаще только одна встречается с зародышевым мешком. Если семяпочек много, то соответственное число пыльцевых трубок осуществляет своё назначение.

От соединения одного из спермиев с яйцеклеткой возникает зародыш семени, а от соединения другого спермия со вторичной клеткой образуется эндосперм семени. В первом случае образовалась диплоидная зигота, так как спермий и яйцеклетка привнесли свои гаплоидные наборы хромозом. Во втором случае получилось триплоидное ядро, так как вторичное ядро возникло от соединения двух гаплоидных полярных ядер, да затем ещё второй спермий привнёс свой гаплоидный набор хромозом.

Описанный процесс, имеющий универсальное значение для покрытосеменных, называется двойным оплодотворением; открыт в 1898 г. Сергеем Гавриловичем Навашиным. Им было также доказано, что спермии обладают ещё подвижностью, хотя жгутиков не имеют. Навашин доказал также, что два спермия в трубке неравноценны, что они — энантиоморфны, т. е. асимметричны и зеркальноподобны; они различны оптически и биохимически, поэтому один может слиться только с яйцеклеткой, другой — только с полярным ядром. Биологическое значение двойного оплодотворения заключается в том, что развитие эндосперма (вторичного) у покрытосеменных

происходит лишь в том случае, если произойдёт оплодотворение, и таким образом напрасной траты питательного материала, в случае, если не произойдёт оплодотворения, — здесь не происходит.

Ещё большее значение имеет тот факт, что у покрытосеменных эндосперм — как питательный продукт для развивающегося зародыша — заключает наследственные задатки материнского и отцовского организмов, в отличие, например, от голосеменных, у которых эндосперм, являясь женским заростком, обладает в клетках лишь материнскими задатками. Это является, возможно, одной из причин необычайной приспособленности покрытосеменных к разнообразным условиям существования (развитие эндосперма и зародыша см. ниже). У голосеменных выживает и оплодотворяет только один спермий. У покрытосеменных второй спермий может считаться гаметой, но вторичное ядро вряд ли равноценно гамете. Александров, как и Страсбургер, называет акт слияния второго спермия со вторичной клеткой «вегетативным оплодотворением».

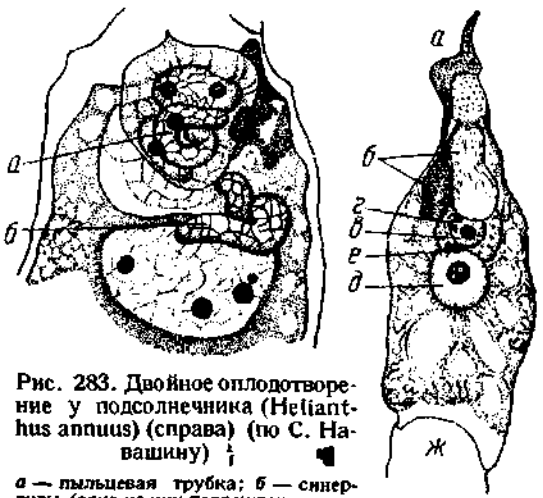


Рис. 283. Двойное оплодотворение у подсолнечника (Helianthus annuus) (справа) (по С. Навашину) $\frac{1}{1}$

а — пыльцевая трубка; *б* — синергиды (одна из них повреждена пыльцевой трубкой); *в* — яйцеклетка; *г* — спермий в контакте с яйцеклеткой; *д* — вторичная клетка; *е* — второй спермий в контакте со вторичной клеткой; *эк* — начало антиподиальной ткани (у подсолнечника около 40 антипод). Двойное оплодотворение у лилии (Lilium Martagon) (слева): один из спермиев *(а)* находится в контакте с яйцеклеткой, второй *(б)* — с полярной клеткой, ещё не слившейся с другой во вторичную клетку.

Лысенко (см. стр. 199) идентифицирует слияние клеток, половых или вегетативных, с процессом ассимиляции, — с одним из проявлений обмена веществ.

Обычный путь вступления пыльцевой трубки в семяпочку через микропиле, который носит название п о р о г а м и и, не у всех имеет место. У некоторых растений пыльцевая трубка проходит в ткань семяпочки к зародышевому мешку через халазу. Это явление носит название х а л а з о г а м и и.

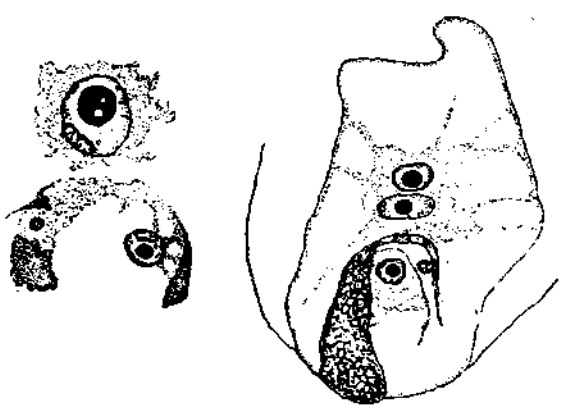


Рис. 284. Двойное оплодотворение у грецкого ореха (Juglans regia)

Справа — спермии на яйцеклетке и на вторичной клетке.

Навашиным халазогамия была установлена у ряда серёжчатых растений, как берёза, ольха, граб, орешник и др. У растений из разных других семейств это явление также установлено.

Следует отметить, что иногда в зародышевый мешок попадает несколько трубок и, следовательно, несколько спермиев (полиспермия). Судьба этих добавочных спермиев пока достоверно неизвестна.

Время от момента попадания пыльцевого зерна на рыльце до акта двойного оплодотворения у разных растений различно. Довольно медленно совершается весь процесс у наших плодовых растений: у одних сортов на это требуется 24 часа, у других — несколько суток. Однако рост пыльцевых трубок

внутри пестика часто зависит от ряда условий как внешних, так, особенно, внутренних (хемотропизм) и т. п. У диких видов табака (Nicotiana alata и др.)

С. Г. Навашин.

при перекрёстном опылении пыльцевая трубка проходит столбик в несколько дней, а при самоопылении она за 14 дней достигает только середины столбика.

Очень быстро процесс протекает у кок-сагыза — в течение 20—30 мин.

Избирательность в оплодотворении. Новое освещение получила физиология оплодотворения цветковых растений в работах Мичурина и Лысенко. Ими был поднят и исследован вопрос об избирательном оплодотворении.

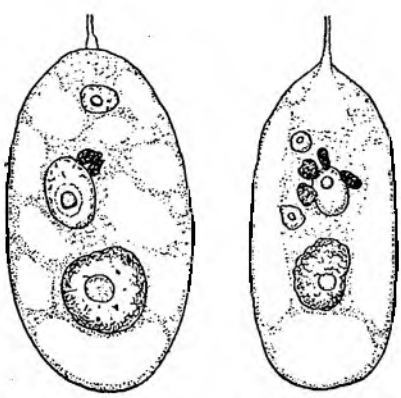


Рис. 285. Диспермия (слева) и полиспермия (справа) у ятрышника (Orchis maculata).

Явление избирательности свойственно всем физиологическим процессам в живых клетках. Уже на основании теории стадийного развития становится ясным, что все этапы развития связаны с избирательностью у клеток по отношению к внешним и внутренним факторам; хорошо известны избирательные свойства цитоплазмы при поступлении веществ в клетку и т. д. Естественно поэтому, что и половые гаметы обладают свойством избирательности. Оно заключается в том, что копулируют преимущественно такие гаметы, которые биологически наиболее приспособлены друг к другу, или, как нередко говорят, физиологически совместимые. Гаметы даже в пределах одного цветка на растении, не говоря уже о том, что в пределах сорта или вида в целом, являются разнокачественными вследствие всеобщего закона индивидуальной изменчивости. Из предыдущего (стр. 127) было видно, что местоположение цветка на дереве определяет в широких пределах его биологические особенности.

Избирательность в оплодотворении — одно из эволюционных выражений естественного отбора.

Впервые высказал идею избирательного оплодотворения, а главное — экспериментально доказал — Мичурин. В своих многообразных скрещиваниях растений он нередко применял опыление смешанной пыльцой. Он писал о том, что на рыльцах пестиков выделяются вещества специфического состава, которые избирательно способствуют прорастанию пыльцевых зёрен, попавших на рыльце. Он считал, что и природа прибегает к помощи смешанной пыльцы, чем и объясняется, по его мнению, большое разнообразие видов в природе [1]. Биохимические исследования пыльцы, рылец и плацент, произведенные в последнее время, подтвердили это выдающееся предвидение Мичурина.

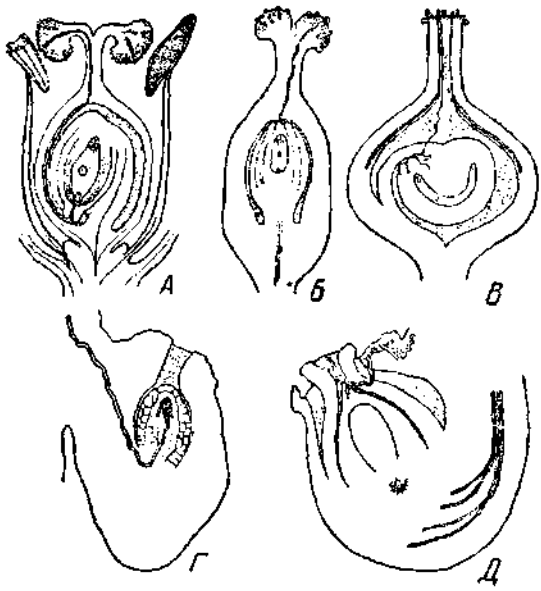


Рис. 286. Способы прохождения пыльцевой трубки в пестиках (по С. Навашину)

А — порогамия при обратной семяпочке; *Б* — порогамия при прямой семяпочке; *В* — порогамия при изогнутой семяпочке; *Г* — халазогамия; *Д* — мезогамия.

Практически Мичурин, желая вызвать раздражение рыльца, прорастание чужеродной пыльцы и последующее оплодотворение от неё, добавлял к ней пыльцу близкородственную. В дальнейшем он применял смесь пыльцы от разных сортов, видов и даже родов растений, основывая этот приём на взаимодействии пыльцы между собой и между рыльцем. Если опылять растение пыльцой одного сорта, плодов получается меньше, чем при опылении смесью двух разных сортов.

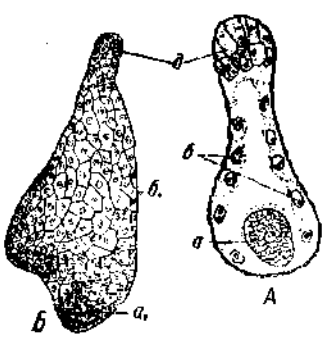


Рис. 287. Продольный разрез через зародышевый мешок кукурузы (Zea Mays)

А — через 12 часов после оплодотворения; *Б* — через 36 часов после оплодотворения: *а* — зигота; a_1 — предзародыш; *б* — постенно-расположенные ядра, возникшие от деления оплодотворённой вторичной клетки, дающие начало эндосперму; $б_1$ — эндосперм после образования перегородок; *д* — ткань из антипод.

Лысенко и его ученики в дальнейшем широко развернули работы по избирательному оплодотворению у полевых культурных растений (злаки, подсолнечник, кок-сагыз и др.). «Растения, которые получаются при избирательном оплодотворении, будут более приспособлены к данным конкретным климатическим условиям» (Лысенко). Избирательное оплодотворение полностью осуществляется при свободном переопылении как у перекрёстноопыляющихся, так и у самоопылителей. Для свободного переопыления самоопылителей необходимо применять кастрацию. «Кастрированным колосьям пшеницы наилучшего в данном районе сорта нужно дать опыляться как можно большим количеством пыльцы других местных и селекционных сортов. Кастрированные колосья будут избирать пыльцу» (Лысенко).

Работы Лысенко и его сотрудников по свободному переопылению полевых культурных растений ныне положены в основу селекционно-семеноводческой работы в нашей стране (см. о внутрисортовом скрещивании на стр. 307).

[1] И. В. Мичурин, Соч., т. I, стр. 122—124, изд. 2-е, 1948.

Искусственная половая гибридизация (скрещивание) растений. Учение Мичурина. Помимо естественной гибридизации, широко распространённой в природе, существует искусственная гибридизация растений. Если цветки скрещиваемых партнёров обоеполые, то в цветках растения, избранного как материнское, удаляют все пыльники, чтобы не произошло самоопыления, а на рыльце кастрированного цветка, изолированного от попадания чужой пыльцы, спустя 1—3 дня наносят пыльцу из цветка намеченного отцовского растения.

Родиной научно поставленных искусственных скрещиваний является Россия, где во второй половине XVIII в. производил свои опыты (в Российской Академии наук) Кельрейтер. В своем труде «Учение о поле и гибридизации растений» он описывает свои внутривидовые и межвидовые скрещивания (прямые и обратные), установив такие явления, как стерильность отдалённых гибридов, мощность первого поколения гибридов и т. п.

Основоположником современной научной и практической гибридизации растений, как половой, так и вегетативной, является Мичурин. Его широкие, демонстративные, биологически обоснованные работы по отдалённому и близкородственному скрещиванию древесных, кустарниковых и травянистых растений привели не только к созданию теории гибридизации, но и к выведению многочисленных практически ценных сортов возделываемых растений.

Гибридизацию растений Мичурин использовал как метод коренного изменения сортимента в отечественном плодоводстве и виноградарстве. «Я поставил перед собой две дерзкие задачи: пополнить ассортимент плодово-ягодных растений средней полосы выдающимися по своей урожайности и по своему качеству сортами и передвинуть границу произрастания южных культур далеко на север» (Мичурин).

Избрав метод половой и вегетативной гибридизации [1], Мичурин исходил из своего убеждения в том, что гибридизация нарушает наследственную стойкость организма (по Лысенко — «консерватизм наследственности»), делает гибриды более пластичными, более изменчивыми, способными в широких пределах вырабатывать приспособления к изменению внешних условий (особенно на первых порах своего индивидуального развития). Кроме того, Мичурин предвидел появление у гибридов совершенно новых свойств, отсутствовавших у родителей.

Теория и практика мичуринской гибридизации растений — это стройная и плодотворная система последовательных операций. Прежде всего имеет место умелый подбор родительских пар для скрещивания; он основан на всестороннем анализе исторически сложившихся природных качеств у скрещиваемых форм, их требований к окружающим условиям, их приспособительных особенностей. Мичурин предпочитал при этом скрещивать корнесобственные, а не привитые на «дичках» растения, ибо гибридные семена, развиваясь на привитом материнском растении, будут уклоняться (вследствие своей «молодости», т. е. изначальной стадии онтогенеза) «в сторону дикого подвоя», как писал Мичурин.

При подборе родительских пар Мичурин вообще руководствовался тем, что в потомстве отцовские или материнские свойства могут преобладать в зависимости от стадии развития обоих родителей.

Так, анализируя пример наследственной передачи гибриду отрицательных свойств сорта кандиль-китайка, взятого в качестве отцовского растения, Мичурин писал: «Здесь для роли мужского производителя был взят давно существовавший старый сорт, выработавший в себе в течение целых столетий большую устойчивость сопротивления к изменению своих свойств, между тем как для роли женского производителя был взят сеянец китайской яблони в молодом его возрасте при первом плодоношении, со слишком слабой индиви-

[1] «О вегетативной гибридизации» — см. на стр. 198.

дуальной силой наследственной передачи своих свойств потомству». Получив первые плоды этого гибрида, плохие по качеству и величине, Мичурин, однако, не забраковал его; он знал, что плоды первого урожая молодого гибридного растения вообще не характерны; кроме того, изменчивость в отношении признаков плода в этом возрасте может быть легко направлена в желательную сторону. Применяя метод ментора, ему удалось повысить зимостойкость гибрида.

Мичурин первый выдвинул весьма плодотворное положение о так называемых разноэкологических скрещиваниях, когда применяются партнёры из географически удалённых районов, различающихся экологическими условиями произрастания. Это положение он блестяще применял в большинстве своих скрещиваний. Отметим, кстати, что впоследствии этот принцип был использован для выведения лучших мировых стандартов даже однолетних растений (пшеницы и др.). Мичурин писал: «Чем дальше отстоят между собою пары скрещиваемых растений-производителей по месту их родины и условиям их среды, тем легче приспособляются к условиям среды в новой местности гибридные сеянцы. Я объясняю это тем, что в данном случае наследственно переданные гибридам свойства отца или матери и их ближайших родичей, не встречая привычных для них условий на родине, не будут в состоянии слишком доминировать передачей тех или других свойств в развитии организма гибридов» (Мичурин). Кроме отдалённой разноэкологической гибридизации, Мичурин широко применял отдалённую межвидовую и межродовую гибридизацию. Им были вовлечены дикорастущие виды различных «плодовых» и «ягодных» растений из Дальнего Востока, Сибири, Средней Азии, севера Советского Союза и других районов. Среди этих видов можно назвать уссурийскую грушу (Pirus ussuriensis), сибирскую яблоню (Malus Palassiana), лесную яблоню (Malus silvestris), тяньшаньскую яблоню Недзведзцкого (Malus Niedzwedzkiana), тёрн (Prunus spinosa) и мн. др. Они были использованы за такие свойства, как высокая зимостойкость, непритязательность к почвенным условиям, скороспелость и пр. Если некоторые гибриды не отвечали целям Мичурина, он скрещивал их с третьим партнером. Если родители были в эволюционном отношении настолько отдалёнными, что имела место физиологическая несовместимость (нескрещиваемость), Мичурин предварительно «подготовлял» родителей, производя так называемое «предварительное вегетативное сближение». Это осуществлялось, например, таким образом: выбирались черенки однолетних сеянцев и прививались на различных ярусах кроны взрослого дерева, относящегося к другому роду. Развиваясь на чужой кроне в течение 5—6 лет, такие черенки, питаясь ассимилятами подвоя, становились физиологически и биохимически подготовленными для половой гибридизации с подвоем. Мичурин первый предложил и применял также метод «посредника», заключающийся в создании мостиков от одного рода к другому роду. Стремясь вывести холодостойкий персик для средней полосы СССР, он использовал на первом этапе гибридизации китайский декоративный вид персика (с сухим плодом) (Persica Davidiana) с очень морозостойким видом степного миндаля (Amygdalus nana, бобовник). Полученный гибрид («посредник») легко скрещивался с персиком. Мичурин писал, что применение этого метода обеспечило получение многочисленных гибридов — между абрикосом и сливой, черешней и вишней, иволистной грушей и культурными местными сортами, между видами Juglans, видами винограда, между грушей и рябиной, между далёкими видами яблони, смородины, между тыквой и дыней, между видами лилии, физалисом и помидором и т. п.

Межвидовые и межродовые (т. е. отдалённые) скрещивания, по Мичурину, имеют успех лишь при первом цветении сеянца плодового дерева, причём цветки, не используемые для скрещивания, должны быть удалены.

Близкородственные скрещивания Мичурин применял особенно в тех случаях, когда иноземные виды растений плохо приспосабливались к чуждым для

них новым условиям. Скрещивая между собой две разновидности такого вида, Мичурин добивался того, что гибрид, полученный от такого скрещивания, обнаруживал уже значительную приспособленность к новым условиям.

Следующим звеном в системе гибридизации было влияние внешних условий на рост и развитие гибридного потомства. Подбор родительских пар был первым звеном.

Так как внешние условия постоянно меняются, то невозможно получать всякий раз тождественные гибриды от скрещивания одних и тех же родителей. «В течение моих многолетних работ при многократных опытах с посевами семян гибридов многолетних плодовых растений я вообще никогда не встречал повторения строения и формы их бывших производителей. Очевидно природа не допускает повторения форм — всегда получаются растения с новыми комбинациями свойств и признаков... Строение каждого гибрида при его развитии и промежуток времени от появления его всхода до первых годов плодоношения в большинстве случаев сильно изменяются в свойствах от влияния внешних факторов, что, в свою очередь, также не допускает возможности повторения» — писал Мичурин [1].

Изменчивостью гибридов можно управлять путём направленного воспитания гибридных сеянцев. Это воспитание необходимо применять со стадии проростка. «Всякое растение имеет способность изменяться в своём строении, приспособляясь к новой среде в ранних стадиях своего существования, и эта способность начинает проявляться в большой мере с первых дней после всхода семени, затем слабеет и постепенно исчезает после первых двух-трех и редко пяти лет после начала плодоношения». «Организм каждого сеянца гибрида есть сумма, а слагаемые ее — свойства растений-производителей, их родичей и плюс влияние внешних факторов».

Третьим звеном в системе гибридизации у Мичурина было применение ментора для улучшения качества гибридов (о менторе см. раздел «Взаимоотношение подвоя и привоя», стр. 196).

Мичурин, будучи непревзойдённым мастером гибридизации, вооружённым собственной творческой теорией, вывел более 300 новых ценных сортов культурных растений. При этом он более чем на 500 *км* передвинул на север границу промышленного возделывания сортов яблони и др.

Теорию Мичурина о подборе родительских пар при скрещиваниях в дальнейшем развил и видоизменил для травянистых растений Лысенко. Он показал, что гибридизации должен предшествовать стадийный анализ родителей.

Развитие семени и плода. После оплодотворения внутри зародышевого мешка начинается деление оплодотворённых элементов и прежде всего деление оплодотворённого вторичного ядра, дающего начало росту эндосперма, т. е. питательной ткани для зародыша. То обстоятельство, что «зигота» эндосперма не имеет периода покоя, а зигота зародыша, наоборот, исторически обладает этим свойством, также позволяет думать, что второе оплодотворение является «вегетативным». Установлено три типа образования эндосперма: 1) нуклеарный (ядерный), 2) целлюлярный (клеточный) и 3) промежуточный. При ядерном типе, очень распространённом у однодольных и многих двудольных, оплодотворённое вторичное ядро делится на два ядра, два дочерних — на четыре, и т. д., причём ядра располагаются вначале в постенном слое зародышевого мешка, выстилая его внутреннюю поверхность (рис. 288). Цитокинеза пока не происходит. Одновременно совершается разрастание самого зародышевого мешка. Он весь заполняется общей цитоплазмой, имеющей вид молочной жидкости, богатой белками, жиром, крахмалом. Это особенно характерно для однодольных расте-

[1] Мичурин И. В., Способы выведения новых сортов и значение особого режима воспитания гибридов. Соч., т. I, стр. 493, изд. 2-е, 1948.

ний; классическим объектом для демонстрации является кокосовая пальма. У хлебных злаков эту фазу развития семени называют молочной спелостью. Ядра продолжают делиться и располагаются уже не только вдоль стенок мешка, но и почти по всей полости его. Затем происходит процесс свободного образования клеток. При делении ядер хорошо видны веретёна. Быстро возникают клеточные стенки, образуется клеточная ткань, клетки которой продолжают делиться и внутри мешка и параллельно его поверхности, пока вся полость зародышевого мешка не превратится в плотную ткань. Синергиды и антиподы отмерли.

При клеточном типе, характерном для большинства сростнолепестных (более совершенном), деление ядер сопровождается цитокинезом.

Промежуточный тип, который правильнее называть типом болотниковых (Helobiae), характерный для многих однодольных и для примитивных двудольных (семейства *лютиковых, нимфейных, розоцветных*), отличается тем, что после первого деления оплодотворённого вторичного ядра сам зародышевый мешок, имеющий у этих растений узкую вытянутую форму, делится косой перегородкой на две неравные части. Бо́льшую половину составляет часть мешка, в которой находится зародыш; в ней происходит деление ядер сперва без цитокинеза, а затем возникают перегородки; меньшая часть мешка служит гаусторием, извлекающим питательные вещества из нуцеллуса. Гаустории вообще характерны для эндосперма.

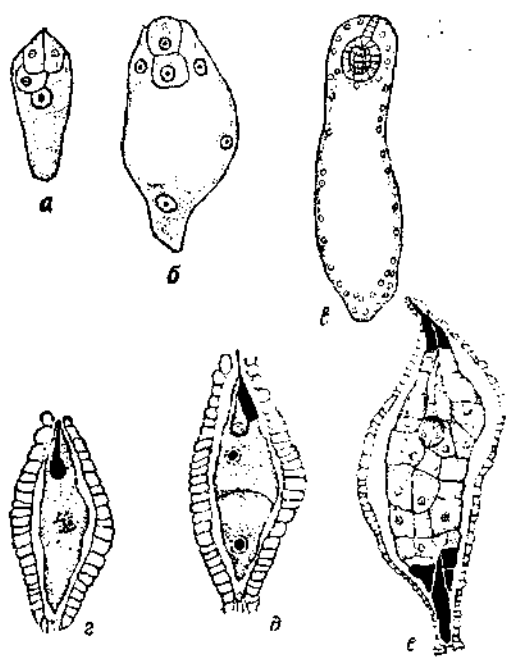


Рис. 288. Типы эндосперма

а, б, в — фазы развития ядерного типа эндосперма у *Pephis portula*; *г, д, е* — клеточный тип эндосперма у *Limosella aquatica*.

Эндосперм развивается внутри зародышевого мешка. Он является питательной тканью зародыша, который погружён в массу эндосперма. Но, кроме эндосперма, в формирующемся семени может образоваться ещё другой вид питательной ткани — перисперм. Он образуется из клеток нуцеллуса.

Итак, после оплодотворения может произойти развитие двух видов питательной ткани: а) эндосперма, который образовался из оплодотворённой вторичной клетки и находится внутри зародышевого мешка, и б) перисперма, который возник из нуцеллуса семяпочки и находится вне зародышевого мешка.

Зародыш, как выше было отмечено, получается в результате слияния одного из спермиев с яйцеклеткой. Зигота облекается целлюлозной оболочкой. Период покоя зиготы длится по-разному у различных видов растений — от нескольких часов (у кок-сагыза) до нескольких месяцев (у видов безвременника). После этого зигота делится на две клетки. Верхняя из них, обращённая к микропиле, снова делится, и путём последовательных поперечных делений образуется многоклеточный подвесок, отодвигающий внутрь эндосперма нижнюю клетку, сохранившуюся от первоначального деления зиготы. Нижняя даёт сперва предзародыш (проэмбрио).

Подвесок может остаться одноклеточным у некоторых растений; у других клетки его делятся и в продольном направлении. Предзародыш разрастается и принимает сферическую форму; затем делится на четыре клетки двумя взаимно перпендикулярными перегородками (рис. 289). Каждая из этих четырёх делится на две клетки — наружную и внутреннюю, как это показано на рисунке. В результате образуется восемь клеток, так называемых о к т а н т о в. Дальнейшее деление происходит внутри октантов. Первоначально у двудольных и однодольных рост идёт по одному плану. Когда клеток много, в середине верхней зоны появляется небольшая вдавленность, которая разделяет

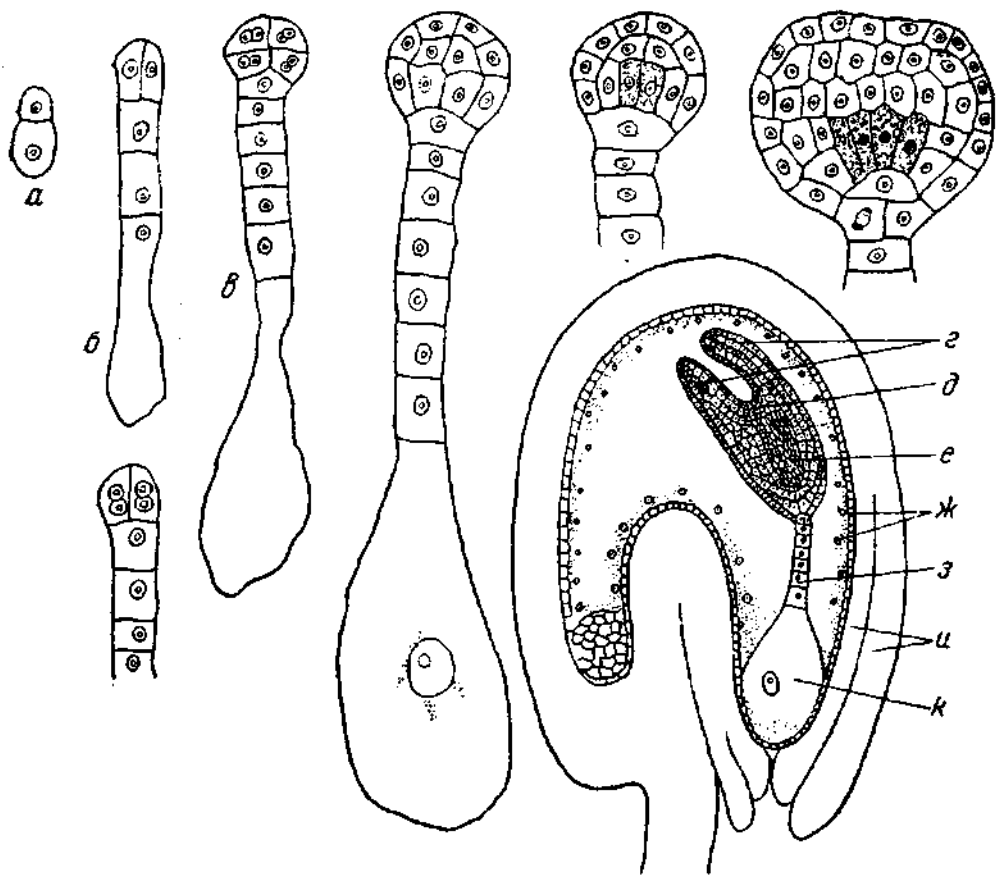


Рис. 289. Развитие зародыша и семени у пастушьей сумки (Capsella bursa pastoris)

а — первое деление зиготы; *б*, *в* — развитие зародыша и подвеска; *г* — семядоли дифференцированного зародыша; *д* — зона почечки; *е* — зона корня; *ж* — ядра эндосперма; *з* — подвесок; *и* — интегументы; *к* — базальная клетка подвеска.

верхнюю часть зародыша на два бугорка, дающих начало двум семядолям. В обоих бугорках деление клеток идёт симметрично и синхронно. Могут быть отклонения, которые приводят к образованию 3—4-дольных проростков.

У однодольных растений деление клеток в верхней части зародыша настолько сходно с таковым у двудольных, что даже возникает бороздка между двумя зачаточными семядольными, симметрично наметившимися бугорками (что указывает на происхождение однодольных от двудольных). Однако при дальнейшем развитии предзародыша происходит резко асимметричный рост. На одной стороне начинается энергичное деление и вытягивание клеток, на

другой же стороне изменений не происходит, и вторая семядоля остаётся в зачаточном виде. Бороздка сдвигается на бок, и разросшаяся одна семядоля занимает всю верхнюю зону.

У некоторых растений зародыш остаётся недифференцированным (орхидные, заразиховые) и дифференцируется он во время прорастания семени.

Зародыш, эндосперм и перисперм составляют образующееся семя. Из покровов семяпочки образуется кожура семени.

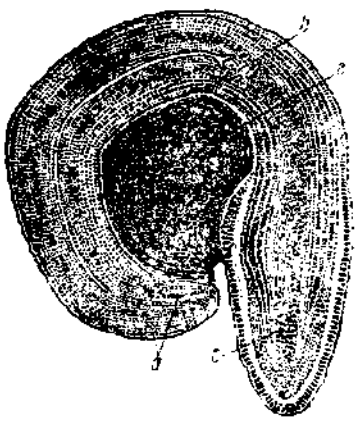


Рис. 290. Семя сахарной свёклы с согнутым зародышем и перисперм ом

а — семядоли; *б* — зона почечки; *в* — зародышевый корень; *г* — перисперм.

При развитии семени могут происходить следующие изменения:

а) Зародыш занимает всю полость зародышевого мешка и даже весь объём семяпочки, вытесняя почти весь эндосперм и перисперм. Разросшийся зародышевый мешок в этом случае почти соприкасается с покровами семяпочки (интегументами), если не считать 1—2 слоёв клеток, оставшихся от нуцеллуса. Питательные вещества из эндосперма и нуцеллуса переходят в семядоли зародыша. Следовательно, при таком типе эмбриогенеза непосредственно под кожурой семени будет находиться один только зародыш, без эндосперма и перисперма, если не считать одно-двуслойные остатки от них. Такие семена свойственны бобовым растениям, тыквенным, хлопчатнику, розоцветным, сложноцветным. У рдеста совершенно не остаётся ткани эндосперма и перисперма.

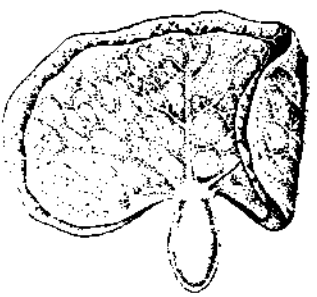


Рис. 291. Зародыш хлопчатника (Gossypium herbaceum) со складчатыми семядолями.

б) Зародыш занимает меньшую часть семени, большая же часть последнего принадлежит эндосперму. Перисперм не образуется.

Этот тип семени широко распространён. Он хорошо выражен у однодольных в зерновке злаков, в семенах паслёновых, зонтичных и пр.

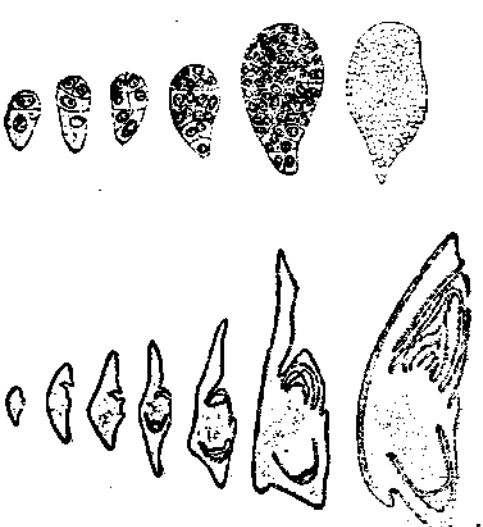


Рис. 292. Постепенное развитие зародыша мягкой пшеницы на протяжении 1—25 дней после оплодотворения (по Поддубной-Арнольди) (крайний правый объект в верхнем ряду соответствует крайнему левому в нижнем ряду).

в) Зародыш в процессе формирования потребил весь эндосперм. Перисперм сохранился. Примеры: семя амаранта, гвоздики, сахарной свёклы и др.

г) Очень редкий тип семян, когда сохраняются и эндосперм и перисперм. Примеры: чёрный перец, каспийский лотос, инбирь.

Апомиксис, полиэмбриония, партенокарпия. Обыкновенный тип двойного оплодотворения у покрытосеменных носит название амфимиксиса. Но развитие зародыша не всегда есть результат копуляции половых гамет. У многих растений зародыши возникают из неоплодотворённых элементов зародышевого мешка и даже из клеток нуцеллуса и интегументов. Такие явления объединяют под названием апомиксиса. Известны следующие категории апомиксиса: партеногенез, апогамия, апоспория. Все они встречаются ещё у водорослей. Партеногенез — это возникновение зародыша из неоплодотворённой яйцеклетки. Бывают два типа партеногенеза: а) зародыш образуется из гаплоидной (редуцированной), но неоплодотворённой яйцеклетки и б) зародыш образуется из диплоидной (нередуцированной) яйцеклетки. В последнем случае отсутствовало не только оплодотворение, но и мейоз при мегаспорогенезе.

Если зародыш развивается из антиподы или из синергиды, это будет апогамия. Апогамия также бывает в двух случаях: при редуцированном и нередуцированном ядре.

Явление апоспории заключается в том, что в семяпочке начавшийся мегаспорогенез прекращается бесследно, а зародышевый мешок развивается из вегетативной клетки нуцеллуса или интегумента, без редукции. Потом из этой диплоидной яйцеклетки развивается зародыш без оплодотворения.

Рис. 293. Развитие нуцеллярных зародышей у каперсов (Capparis frondosa). Один зародыш — гаметный, развившийся из неоплодотворённой яйцеклетки; другие зародыши — из клеток нуцеллуса (врастающие в полость зародышевого мешка).

Апомиксис широко распространён в растительном мире. Интересно то, что он свойствен молодым в эволюционном отношении семействам, а в старых семействах свойствен родам, находящимся в процессе интенсивного формообразования. Некоторые высказывают мысль, что пребывание в «бане» гаметофита вызывает изменения апомиктических зародышей.

Молодой советский учёный Хохлов считает, что апомиксис эволюционно развивается у покрытосеменных на смену полового процесса. Однако редукцию мужского полового поколения нельзя считать редукцией полового процесса; мужской гаметофит лишь упрощается в своём строении, становится более «экономичным», сохраняя свойственные ему функции.

В связи с апомиксисом находится и явление полиэмбрионии, т. е. многозародышевости. Она впервые была описана Левенгуком в 1719 г., когда он обнаружил два зародыша в одном семени апельсина.

Полиэмбриония бывает двух типов: 1) гаметная и 2) метаморфная. В первом случае добавочные зародыши получаются из предзародыша путём расщепления его конечной клетки; они могут возникнуть также из синергид и антипод внутри зародышевого мешка, наряду с яйцевым зародышем. Метаморфные зародыши образуются из клеток нуцеллуса и интегументов, врастая при этом в зародышевый мешок; они особенно часты и множественны у цитрусовых, у розоцветных (Alchimilla) и др. Их называют близнецами. При множественности зародышей большинство их гибнет в стадии сеянцев или позже в питомниках, причём гаметные гибнут прежде всего, так как вследствие периода покоя у зиготы отстают в развитии от нуцеллярных сеян-

цев, не имевших покоя. Полиэмбриония широко распространена у цитрусовых, у клеверов и др.

Партенокарпия заключается в образовании плодов без семян. Бессемянные плоды очень ценятся потребителями. Растения, дающие бессемянные плоды, могут размножаться только вегетативно (черенками, отводками и т. п.); при этом способность к образованию бессемянных плодов сохраняется.

Партенокарпия широко распространена. Существуют бессемянные плоды яблони, груши, винограда (изюм), мандарина, апельсина, лимона, инжира, японской хурмы, крыжовника и др. Во многих случаях партенокарпия стала стойким биологическим признаком растения, и тогда практически в культуре встречаются только бессемянные сорта.

Различают два типа партенокарпии: а) вегетативную и б) стимулятивную. При вегетативной партенокарпии плоды образуются без всякого опыления. Стимулятивная партенокарпия требует для образования плодов раздражения рыльца. Это раздражение может вызываться чужеродной пыльцой или другими объектами. Так, например, нанося пыльцу некоторых сортов яблонь на рыльце некоторых сортов груши, пыльцу ампелопсиса — на рыльце винограда, пыльцу картофеля — на рыльце томата, пыльцу томата — на рыльце баклажана, можно получить бессемянные плоды вследствие передачи раздражения от рыльца к стенкам завязи.

Удавалось получать бессемянные плоды раздражением рыльца некоторыми химикалиями, прижиганием раскалённой платиновой проволокой, укусами насекомых и т. п.

В настоящее время известно около 40 химических веществ, которые вызывают образование партенокарпических плодов (особенно у томата). Это, главным образом, продукты замещения феноксиловой и бензойной кислот. Этими веществами, в строго установленной концентрации и дозировке, опрыскивают соцветия после раскрытия цветков (избегая попадания на листья). Получаются партенокарпические плоды и повышенные урожаи.

Значение бессемянных плодов, когда они съедобны, очень велико; однако незыблемым остаётся положительное действие семян на развитие количественных и качественных признаков плода. Плоды с семенами дают значительно более высокие урожаи. Бессемянные плоды менее крупны, например, изюмные сорта винограда мелкоплодны.

Геокарпия. Некоторые растения отличаются тем, что их оплодотворённые пестики зарываются в почву, и развитие плода происходит в почве. К таким растениям относится арахис. У него развиваются два типа цветков — хазмогамные и клейстогамные. Последние расположены в нижней части растения и не раскрываются. После самоопылодотворения завязь несколько разрастается, а основание её начинает расти, очень быстро удлиняясь — от 2 до 9 *мм* в сутки. Образуется под завязью особый орган — гинофор, который растёт, пока не внедрит твёрдую завязь в почву на глубину до 10 *см*. Тогда рост гинофора прекращается; он покрывается наружной микоризой, после чего начинает разрастаться завязь, превращаясь в плод. Гинофор представляет собой удлинившуюся трубку чашечки.

Типы плода и семени. Нормальный плод образуется из завязи и содержит внутри семена. Из стенок завязи образуется околоплодник, главная часть которого представляет видоизменённый мезофилл стенок завязи. При созревании плода мезофилл дифференцируется; он состоит из нескольких слоёв: наружного (экзокарпия), срединного (мезокарпия) и внутреннего (эндокарпия). Наружный и внутренний слои обыкновенно тонкие, состоящие из 1—2 слоёв клеток. Срединный слой является толстослойным. Слои эти (на разрезе) резко отличаются. В очень редких случаях внутренний слой отсутствует, зато во многих случаях он играет крупную роль благодаря своим видоизменениям.

Так, например, у плодов сливы, абрикоса, вишни он окостеневает, развиваясь в каменистую ткань и образуя косточку.

Срединный слой часто становится сочным и мясистым; паренхиматические клетки его в вакуолях содержат много сахара (в плодах сливы, персика, черешни) или высокий процент масла (у маслины, авокадо).

Наружная кожица завязи обычно сохраняется на плодах. На сухих плодах она и подкожные слои нередко дают различные выросты — придатки в виде крылаток (у клёна), или прицепок, шипов, волосков и пр. На сочных плодах она сохраняется неизменной или же сменяется перидермой (у некоторых сортов яблони и др.). Внутренняя кожица также способна давать выросты, которые у цитрусовых превращаются в сочные мешки на ножках, составляющие съедобную массу плода.

Околоплодники пронизаны хорошо развитой системой проводящих пучков. Это хорошо видно в плодах люффы, в створках арахиса, в стенках коробочки мака. Незрелые плоды богаты хлоропластами. Окраска плодов, особенно сочных, объясняется либо развитием антоциана (вишня, слива, чёрный виноград и пр.), либо хромопластами (рябина, шиповник, томат). Околоплодник бывает с у х о й или с о ч н ы й.

С у х о й околоплодник имеет различную твёрдость, иногда в виде скорлупы (у орехов, костянок), обусловленную сильным развитием плотно расположенных склереид; иногда же он перепончатый, пергаментный. В плоде бобовых растений (горох, бобы, вика и др.) пергаментный слой образуется от деления клеток под кожицей. Под этим наружным пергаментным слоем иногда образуется второй, состоящий из механической ткани.

С о ч н ы й околоплодник нередко бывает ярко окрашен. Мякоть такого околоплодника образовалась чаще всего из мезокарпия и состоит из тонкостенных, мешковидных, рыхло расположенных клеток с крупными вакуолями, богатыми клеточным соком.

Околоплодник в зрелом состоянии бывает р а с к р ы в а ю щ и й с я или н е р а с к р ы в а ю щ и й с я. Завязи, как известно, в зелёном состоянии обычно закрыты. По созревании плода сросшиеся плодолистики могут расходиться полностью или частично, или же в плоде могут появляться трещины.

Благодаря раскрыванию зрелых околоплодников семена из них высыпаются на почву, сами же раскрывшиеся плоды долго удерживаются на материнском растении. Самораскрывание объясняется неравномерным распределением толстостенной и тонкостенной ткани, вследствие чего при потере воды тканями клетки неравномерно сжимаются и ткани разрываются. Нераскрывшиеся плоды не могут по созревании высыпать семена и обыкновенно сами сваливаются с побегов благодаря образованию отделительной ткани на плодоножке. (О распространении плодов и семян см. стр. 493.)

В группе нераскрывающихся плодов существуют ещё р а с п а д а ю щ и е с я плоды, которые по созревании распадаются на отдельные членики. Такие плоды имеются у вязеля, редьки.

Плоды объединяются в несколько групп: а) п р о с т ы е апокарпные плоды, образующиеся из одного апокарпного гинецея; б) п р о с т ы е ценокарпные плоды, образующиеся из ценокарпного гинецея; в) м н о г о ч л е н н ы е, сложные апокарпные, плоды, образующиеся в случаях, когда в цветке несколько самостоятельных пестиков, каждый из которых превращается в плодик, во всём же цветке образуется группа плодиков; г) л о ж н ы е плоды, в образовании которых принимают участие не только пестик, но и различные другие части цветка; д) с о п л о д и я, образовавшиеся из соцветий, в которых цветки очень скученно расположены; вследствие этого плоды обычно срастаются и опадают целыми соплодиями.

Рассмотрим эти группы в отдельности:

I. Простые апокарпные плоды подразделяются на следующие формы:

1. Листовка. Коробчатый плод, происходящий из одного свободного апокарпного гинецея; одногнёздный, чаще многосемянный, раскрывающийся по брюшному шву от вершины к основанию. Примеры: многие лютиковые, ваточник, таволга и др.

2. Боб. Отличается от листовки лишь тем, что может вскрываться по брюшному и спинному швам. Семена прикреплены вдоль брюшного шва. Плод сухой, одногнёздный, чаще многосемянный. Часто при созревании створки мгновенно закручиваются и разбрасывают семена. Бывают бобы односемянные, как у эспарцета. Боб — тип плода, свойственный семейству бобовых. Форма бобов очень разнообразна.

II. Простые ценокарпные плоды подразделяются на: вскрывающиеся и невскрывающиеся.

А. Вскрывающиеся

1. Стручок и стручочек. Коробчатый сухой плод, образующийся из двух сросшихся плодолистиков. Посредине проходит ложная продольная перегородка. Вскрывается снизу вверх двумя створками, по швам. Плод многосемянный (иногда двухсемянный). Семена прикреплены не к створкам, как у боба, а к краям ложной перегородки. Стручок — это удлинённый и узкий плод, а стручочек — короткий и широкий.

Рис. 294. Типы плода
а — листовка; *б* — боб; *в* — боб в раскрытом состоянии.

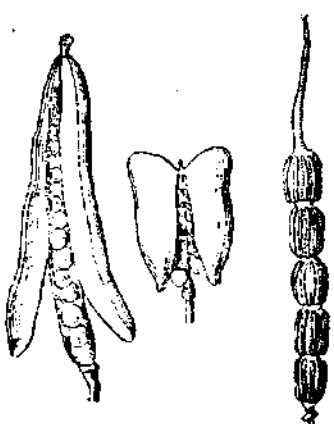


Рис. 295. Стручок и стручочек (*а* — стручок дикой редьки).

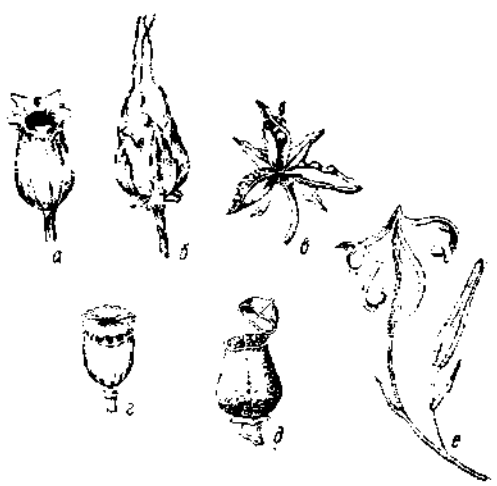


Рис. 296. Типы плода-коробочки
а — куколь (открывается зубчиками); *б* — зверобой (Hypericum perforatum) (открывается по створкам); *в* — анютины глазки (Viola tricolor) (раскрывается по перегородкам); *г* — мак-самосейка (Papaver rhoeas) (открывается дырочками); *д* — белена (Hyoscyamus niger) (открывается крышечкой); *е* — недотрога (Impatiens noli tangere) (мясистая коробочка, разбрасывающая семена).

Форма и характер плода разнообразны. Часто на вершине стручка имеется длинный мечевидный или острый носик. Плод свойствен семейству крестоцветных.

2. Коробочка. Широко распространённый тип плода. Возникает из нескольких сросшихся плодолистиков. Плод сухой; мясистый у недотроги (Impatiens noli tangere); число гнёзд различное. Вскрывается различными

способами, а именно: а) створками, причём продольные трещины могут проходить по перегородкам, как у хлопчатника, льна-прыгунца (Linum crepitans); или по створкам в середине каждого гнезда, как у лилейных, ирисовых, у чая; или путём разрыва перегородки, как у клещевины; б) зубчиками на вершине плода, как у многих гвоздичных; в) дырочками, как у многих видов мака, колокольчиков; г) крышечкой, поперечно отчленяющейся на верхушке плода, как у белены, или где-либо в другом поясе коробочки, как у подорожника, амаранта; д) боковыми щелями, как у бамии (Hibiscus esculentus).

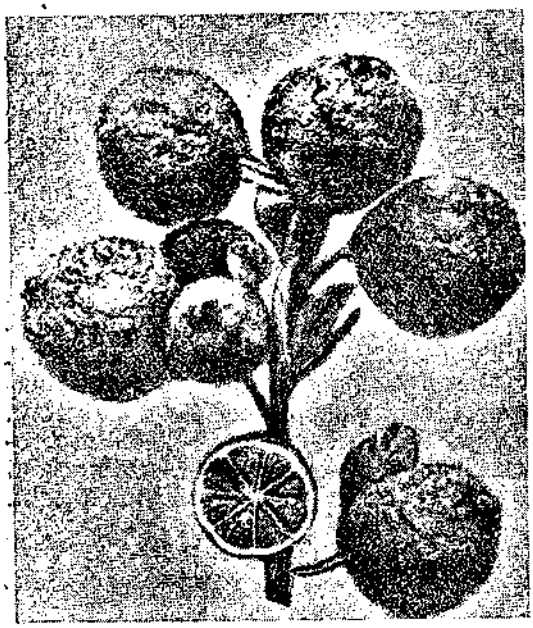


Рис. 297. Типы плода. Сочная ягода с сухим наружным слоем околоплодника (у лимона).

Б. Невскрывающиеся (сухие и мясистые)

Сухие: 3. Орех и орешек. Околоплодник твёрдый, деревянистый (скорлупный); семя одно, свободно лежит внутри ореха. Примеры: лесной орех (лещина), конопля, семейство бурачниковых.

4. Семянка. Околоплодник кожистый, не сросшийся с семенем. Семя одно. Примеры: семейства сложноцветных, осоковых.

5. Зерновка. Околоплодник кожистый, приросший к семени; семя одно. Примеры: семейства злаков, гречишных.

6. Крылатка. Околоплодник ореховидного или семянковидного типа, но разрастается в крылатый придаток, один или несколько. Примеры: вяз, ясень, берёза.

Мясистые: 7. Ягода. Образуется из одного или нескольких плодолистиков. Околоплодник почти всегда сочный, часто окрашенный, плод нераскрывающийся, много- или односемянный. Очень редко ягода бывает высыхающая при созревании, как у волдырника (Cucubalus). Различают ягоду: а) сплошь мясистую, с тонкой кожицей, как у винограда, клюквы, брусники, смородины, картофеля, томата, японской хурмы, финика; б) кожистую ягоду, у которой околоплодник толстокожистый, как у цитрусовых, банана.

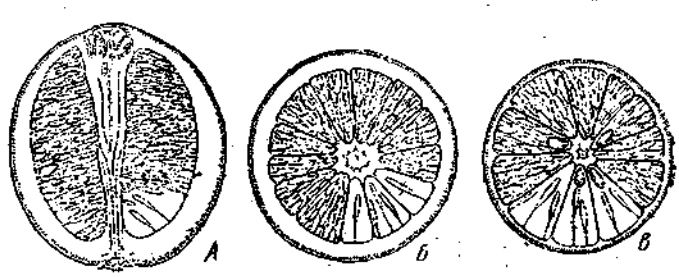


Рис. 298. Плод апельсина

А — продольный разрез; *Б* — поперечный разрез бессемянного плода; *В* — поперечный разрез плода с семенами. На всех объектах видны сочные волоски внутренней стенки завязи (см. стр. 388).

Своеобразный тип ягоды представляют плоды смородины и крыжовника. Сочная мякоть их образовалась не из стенок завязи, а из клеток наружного

слоя интегумента семяпочки. То же имеет место у граната, но у него околоплодник и перегородки завязи кожистые, а семена имеют сочный покров такого же происхождения, как и у крыжовника. Семена высвобождаются из ягод только после расслизнения околоплодника.

Семена из проглоченных птицами ягод проходят пищеварительный тракт неповреждёнными, с повышенной всхожестью.

8. К о с т я н к а. Образуется из одного или нескольких плодолистиков. Плод одногнёздный и односемянный или многосемянный. Зрелый околоплодник обыкновенно сочный, окрашенный, но эндокарпий (внутренний слой околоплодника) сильно окостеневает благодаря ткани из плотно сомкнутых склереид. Этот слой и образует косточку, внутри которой заключено семя. Весь остальной околоплодник мясистый. Бывают о д н о к о с т о ч к о в а я к о с т я н к а (слива, вишня, абрикос, персик, кизил, маслина и др.) и м н о г о к о с т о ч к о в а я к о с т я н к а (мушмула, крушина, бузина и др.). Иногда мезокарп высыхает, и тогда костянка сочного околоплодника вовсе не имеет. Пример: миндаль, фисташка.

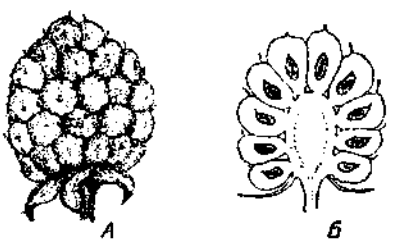


Рис. 299. Многокостянка малины

А — общий вид; *Б* — продольный разрез.

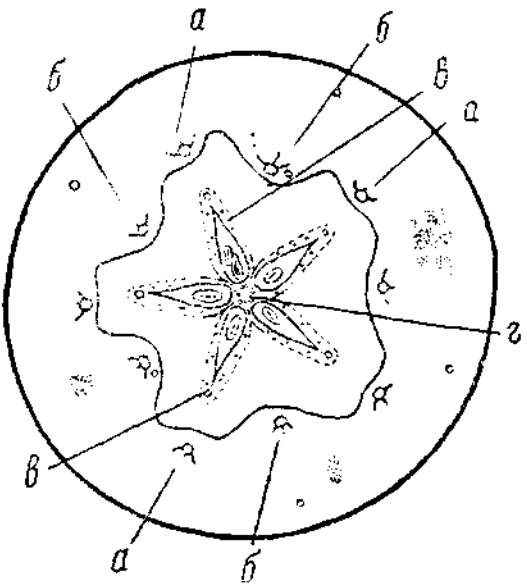


Рис. 300. Поперечный разрез через ложный плод яблони

а — проводящие пучки чашелистиков; *б* — проводящие пучки венчика; *в* — дорзальные пучки плодолистиков; *г* — вентральные пучки плодолистиков.

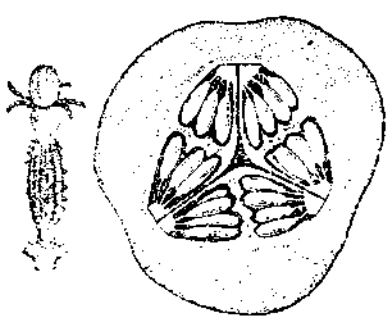


Рис. 301. Поперечный разрез через ложный плод огурца (слева — женский цветок с нижней завязью).

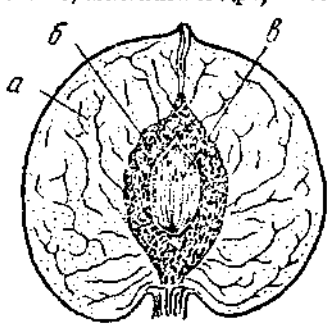


Рис. 302. Костянка в разрезе

а — наружный и средний сочные слои околоплодника; *б* — внутренний слой околоплодника из каменистых клеток; *в* — семя.

III. Многочленные плоды получаются, если в одном цветке развивается несколько (или два) пестиков, которые при плодообразовании не срастаются между собой, образуют группу плодиков. К ним относятся:

а) многолистовка — совокупность листовок на одном цветке (аквилегия, пеон, очиток и др.); б) сухая многосемянка (лютик, лапчатка и др.); двузерновка (или двусемянка) (у зонтичных); в) ягодообразная многосемянка (земляника, клубника), у которых семянки частично основанием погружены в мякоть разросшегося цветоложа; г) многокостянка (малина, ежевика).

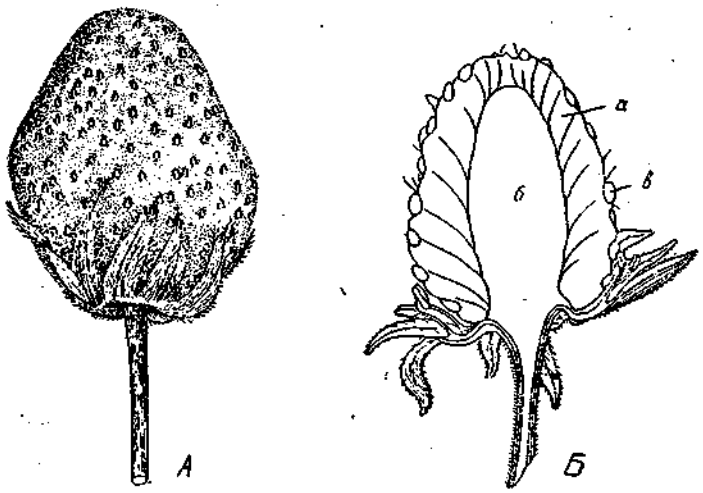


Рис. 303. Ягодообразная многосемянка земляники

А — внешний вид; *Б* — продольный разрез: *а* — кора цветоложа; *в* — семянки на разросшемся сочном цветоложе; *б* — сердцевина.

IV. Ложные плоды широко распространены в растительном мире и образуются из нижней завязи. Таким образом, в образовании ложного плода могут принимать участие, помимо плодолистиков, все другие части цветка, срастающиеся с ними (цветоложе, околоцветник, андроцей), — вместе или в отдельности, — или разрастающиеся и становящиеся придатками плода. Ложными плодами являются яблоко и груша, они представляют собой в сущности ложную костянку. Толстая и мясистая наружная часть её принадлежит нижним частям околоцветника, незаметно переходящим в такой же мясистый околоплодник, эндокарп которого кожистый (полуокостеневший) и состоит из механических тканей. Ложной костянкой следует считать и плод грецкого ореха.

Плод таких растений, как различные тыквенные (арбуз, дыня), представляет собой ложную ягоду, в которой мясистая часть принадлежит в основном околоплоднику и разросшимся плацентам, а узкая наружная часть мясистого плода принадлежит цветоложу или, вероятно, чашечке.

Плоды бука, дуба и орешника снаружи обрастают сросшимися прицветниками, иногда твердеющими и превратившимися в плюску. У многих видов дуба орех легко вываливается из плюски. Плод у липы является орешком, снабжённым верхушечным листом, полусросшимся с осью соцветия.

Рис. 304. Подземные бобы у арахиса (Arachis hypogea).

V. Соплодия. Они образуются из соцветий такого типа, в котором разрастающиеся плоды срастаются между собою, образуя соплодие. По созревании, оно отваливается от материнского растения целиком. Соплодия обра-

зуются у тутового дерева, у сахарной свёклы (дающей так называемые «клубочки»), у инжира, ананаса и др.

Значение плодов и семян в жизни человека. Плоды и семена имеют прежде всего пищевое и кормовое значение, в сыром или переработанном виде; помимо этого, они используются для технических целей (получение жирных и эфирных масел, крахмала, белков и др.) для лекарственных целей, в качестве наркотиков, пряностей и пр. Хлебопечение основано на производстве муки из семян. В тропическом поясе земного шара пять растений имеют значение основных пищевых культур: банан, кокосовая пальма, хлебное дерево, манго и авокадо; из других плодовых растений ценятся мангустан, дынное дерево, дурио, анона и пр. В тропиках добываются также ценные семена, как кофе, какао и пр.

В субтропических районах земного шара сортимент более обширен. Едва ли не лучшим плодом на земле является апельсин.

К отличным плодам субтропиков относятся мандарин, грейпфрут, лимон, финик, гранат, инжир, японская хурма, маслина, миндаль, каштан, фисташка и пр. Исключительную техническую ценность имеют семена тунгового дерева.

В умеренном поясе сортимент весьма обширен и состоит из таких пород, как яблоня, груша, слива, вишня, абрикос, персик, дыня, арбуз и др.

В северных зонах преобладающее значение пока имеют смородина, клюква, брусника, земляника и др. Безошибочно можно сказать, что растениеводство на земном шаре занимается в основном производством плодов и семян.

СИСТЕМАТИКА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

История классификации растений. В течение длительного периода классификация ограничивалась попытками сочетания огромного количества наследственно устойчивых растений в определённые таксономические совокупности, группы, на основании некоторого числа сходных признаков, вне их исторической взаимозависимости и общности происхождения.

Термин «таксономия» введён Огюстеном Декандолем в 1813 г.; под ним он понимал классификацию растений по семействам, родам, видам и т. д., обозначаемым латинскими названиями и устанавливаемым посредством диагностического описания их, с учётом сходств и различий.

Первая попытка классификации растений принадлежит Теофрасту (370—285 до н. э.), ученику Аристотеля и Платона. Он разделял растения на деревья, кустарники, полукустарники и травы; вечнозелёные и листопадные; дикорастущие и культурные; цветущие и нецветущие. Он первый также придавал значение местообитанию растения, т. е. его экологии.

От Теофраста до Дарвина, т. е. на протяжении двух тысячелетий, классификация организмов не строилась на эволюционных основах, и поэтому системы растений этого периода носят название искусственных, а не естественных и тем более филогенетических (какими они стали после Дарвина, хотя и до него была опубликована система Горянинова).

Естественная система, по Тимирязеву, должна «расположить растительный мир в ряд, который выразил бы нам те взаимные отношения, ту непрерывную цепь, которую представляют живые существа для внимательного исследователя природы».

Линней первый думал о создании естественной системы. «Искусственная система служит только, пока не найдена естественная; первая учит только распознавать растения; вторая научит нас самой природе растения».

Современная система растительного мира построена на эволюционной исторической основе. Но в течение длительного периода систематика растений не имела её. Необходимость классификации растений признавалась не только в науке; повседневный опыт человечества самостоятельно создавал народную классификацию. Систематика растений и животных имеет свои корни в народном опыте. Разнообразие органического мира убеждало людей в том, что разнородность эту составляют определённые наследственные группы организмов. Нетрудно было усвоить, что собаки, лошади, голуби, сороки в общем сохраняются, как особые категории, и в пределах каждой из этих категорий отдельные особи похожи на других. Народы давали свои названия сходственным группам растений, как пшеницы, хлопчатники, дубы, яблони и т. д. Такие эмпирические знания особенно легко накапливались, когда приходилось иметь дело с полезными и вредными растениями или животными. Находились люди, которые пытались обобщить эти накопленные в народах знания о полезности и вредности растений, составляя так называемые травники (Herbaria), представляющие

собой описания и зарисовки растений. Травники составлялись в разных странах и главное внимание уделяли лекарственным растениям.

Систематика растений многим обязана Линнею (1707—1778). Основной капитальный труд Линнея, «Species plantarum» («Виды растений») (1753 г.), до сих пор является исходным литературным источником для современных систематиков.

Линней дал понятие о роде и виде растения, а в дальнейшем — и о порядках, как более крупных обобщениях. Он показал, как наследственно сходные совокупности особей можно объединять в виды, какие признаки позволяют различать виды между собой, какие признаки являются основными, а какие — второстепенными, и как на основании одного лишь отчётливого и стойкого признака можно разграничивать виды, если в других признаках они сходны.

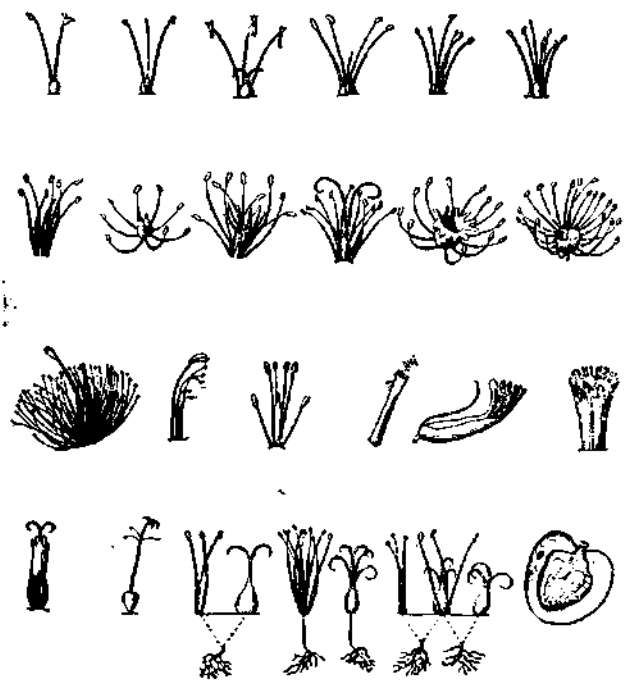


Рис. 305. Искусственная система Линнея.

Линней является создателем бинарной номенклатуры растений, сохранившей своё значение в полной мере и теперь. Если виды имели сходные существенные признаки, Линней объединял их в род. Каждый вид обозначается двумя словами, из которых одно первое обозначает род, а первое и второе совместно составляют название вида, например, «берёза белая», «паслён черный» и пр. Линней подразделил также растения на тайнобрачные, т. е. такие, которые лишены цветков, пол у которых невидим невооружённым глазом (мхи и пр.), и явнобрачные, т. е. все цветковые растения с хорошо видимыми «половыми» органами.

Само собой разумеется, что научная классификация Линнея имела огромное практическое значение. Она позволяла ориентироваться в разнообразии растений, инвентаризировать растительный мир. В то же время классификация Линнея остаётся искусственной, так как составлена без учёта исторического развития растительного мира и единства происхождения растений. Естественно-научная систематика — филогенетическая — возникла позднее, и хотя она и в настоящее время далеко не безупречна, всё же стремится следовать принципам учения об эволюции растений.

Классификация растений, предложенная Линнеем и принятая в то время всеми, заключалась в следующем.

Все растения разделены на две категории: цветковые и бесцветковые, т. е. не имеющие ни тычинки, ни пестика. Цветковые растения разделены на 23 класса, а бесцветковые составили только один класс, который Линней назвал тайнобрачным и куда он поместил водоросли, грибы, мохообразные и папоротникообразные. В основу разделения цветковых растений на отряды, классы положены были следующие признаки: число тычинок (первые 13 классов); сравнительная длина тычинок; срастание тычинок между собой и

с другими частями цветка; обоеполость или однополость цветка; однодомность или двудомность. Столь искусственная система приводила нередко к таким затруднениям, когда в один класс двухтычинковых попадали злак пахучий колосок, ива, вероника и сирень; в класс шеститычинковых — капуста и рис, и т. д. Тем не менее эта система имела прогрессивное значение и пользовалась огромным успехом.

В этом труде Линней описал около 10 000 видов, которые объединил в 1000 с лишним родов, а последние — в 116 порядков. Следует отметить, что сам Линней впоследствии не был удовлетворён своей системой именно вследствие её искусственности. Он призывал ботаников к поискам «естественного метода». Он даже высказал убеждение, что «все растения обнаруживают всестороннее родство». В своих «Фрагментах» (1738 г.) Линней приводит перечень 65 групп растений, рассматриваемых им временно в качестве циклов естественного родства и «основанных исключительно на ощущении их относительного сходства и различий».

Значительную роль в развитии идей естественной системы выполнил Адансон, опубликовавший в 1763 г. обширный труд на французском языке «Естественные семейства растений». Он писал, что «искусственная система есть та, классы которой неестественны, так как они объединяют растения, весьма отдалённые друг от друга...». Адансон первым ввёл признаки вегетативных органов как надёжные систематические показатели.

Следующим значительным этапом можно считать естественную систему классификации растений Б. Жюссье, профессора в Трианоне (Франция). В 1759 г. он организовал ботанический сад, в котором впервые растения были расположены по естественной системе, насчитывавшей 14 классов; впереди были помещены тайнобрачные (мхи и папоротникообразные), затем следовали однодольные, двудольные и хвойные (признаваемые многодольными). Система Б. Жюссье не была им опубликована.

Через 30 лет Антуан Жюссье опубликовал сильно видоизменённую им систему своего учителя-дяди: «Роды растений, расположенные согласно естественному порядку». Впервые им введены были естественные п о р я д к и растений (т. е. новая систематическая категория, применяемая и ныне). В основу выделения их положены число и расположение частей околоцветника, надпестичность, около- и подпестичность тычинок, признаки семени и др. Сохранив в общем деление на однодольных и двудольных, установленное ещё Реем, он выделил группу б е с с е м я д о л ь н ы х порядков (Acotyledones), куда зачислил грибы, водоросли, печёночники, мхи, папоротникообразные и наядовые (Najades), т. е. некоторые водные цветковые (что является дефектом его системы).

Мало известна, но значительна, роль Ламарка (1744—1829). Он присоединился к системе Жюссье, которая, вероятно, имела влияние на формирование его эволюционных идей. Ламарк придавал большое теоретическое и практическое значение естественной классификации растений. В 1825 г., уже много лет после опубликования «Философии зоологии» (1809 г.), Ламарк писал, касаясь и естественной системы растений: «Пытаясь определить настоящий порядок природы, я должен был, подобно ей, исходить от самого простого, направляясь постепенно к самому сложному».

Значительные заслуги имеет «династия» Декандоллей. Женевский профессор Огюстен Пирам Декандолль, решив разобраться «в этом страшном лабиринте» разнообразия растений, опубликовал систематическое описание видов двудольных растений в семи томах (первый том вышел в 1824 г., седьмой — в 1829 г.)[1]. В основу классификации было положено деление на сосудистые (кормофитные) растения и растения без сосудов. Классификация эта является чисто морфологической, лишённой филогенетических идей, но она привела в порядок огромное разнообразие растений. В его систему вошло 145 семейств, в том числе 10 тайнобрачных. О принципах естественной классификации он выразился так: «Естественная классификация должна быть такой, чтобы растения, ближайшие друг к другу в природе, были ближайшими и в наших книгах». Он придавал большое значение анатомическому методу классификации растений и не был сторонником линейного расположения естественной системы (однорядной), так как составить один непрерывный ряд взаимносвязанных семейств невозможно. Сын его, Альфонс Декандолль, ботаник-географ, унаследовавший в Женеве кафедру отца (в 1841 г.), дополнил вместе с внуком труд отца однодольными растениями, а также многими новыми двудольными. Еще ранее, в 1834 г., русский ботаник и эволюционист Горянинов (см. стр. 11) опубликовал первую естественную систему растительного мира (на латинском языке); в дальнейшем он её усовершенствовал (см. стр. 354).

Додарвиновский период завершается таким парадоксом, как опубликование в 1859 г., т. е. в год появления книги Дарвина «Происхождение видов», двухтомного произведения Годрона о видах и разновидностях растений, в котором воскрешена была теория постоян-

[1] De C a n d o l l e, Prodromus florae systematicae.

ства видов. Общей особенностью додарвиновских естественных систем является их в основе правильная сравнительно-морфологическая методология, но лишённая идеи общности происхождения, если не считать усилий Ламарка. На фоне этих метафизических систем резко выделяется система Горянинова, основанная на идее развития. О ней можно сказать словами Дарвина: «Единство типа объясняется единством происхождения». В последних главах «Происхождения видов» Дарвин писал о сущности естественной системы: «...признаки, доказывающие истинное родство между видами, суть те, которые унаследованы от общего предка, так как всякая истинная классификация генеалогична; общность происхождения есть та скрытая связь, которую натуралисты ищут бессознательно».

За несколько лет до опубликования книги Дарвина «Происхождение видов» два ботаника, Джозеф Гукер и Бентам, предприняли составление капитального многотомного труда под названием «Роды растений». Джозеф Гукер был сыном директора ботанического сада Кью (Kew-Garden) Уильяма Гукера, стоявшего ещё на позиции постоянства видов. Личный и наиболее близкий друг Дарвина, Джозеф Гукер, подобно ему, совершил большое путешествие по южному полушарию, хорошо изучив флору Австралии, Тасмании, Новой Зеландии, Огненной Земли, а потом также северной Индии и Гималаев. Его отец и он сам, используя колониальную экспансию Англии, сосредоточили в Кью огромные коллекции тропической и субтропической флор, обработка которых дала много новых родов и семейств. Джозеф Гукер был эволюционистом, что проявилось в его ботанико-географических работах, впервые построенных на эволюционной основе. Издание «Роды растений» (растянувшееся почти на 30 лет)[1], было близко по своему построению к системе Декандолля, но значительно богаче по количеству описанных растений. Описание семейств и родов произведено в сжатой форме. Задуманная до книги Дарвина система Бентама и Гукера ещё не содержала филогенетических концепций, отчасти потому, что оба они избегали линейного изображения, а на составление генеалогического древа они не решились. Однако они пошли значительно дальше Декандолля в оценке семейств, считая, например, беспокровные цветки не первичными, а редуцированными вторичными.

В конце XIX и начале XX вв. умами всех систематиков, за немногими исключениями, овладела система Энглера. Следует признать, что она до сих пор является единственной системой, разработанной до вида.

В сжатой форме система изложена в книге «Сложение семейств растений» («Syllabus d. Pflanzenfamilien»), в полной форме — в большом коллективном издании «Естественные семейства растений». Наша «Флора СССР» издаётся сейчас по системе Энглера ввиду дифференцированности последней.

Русская систематика бурно вступила в историю со второй половины XIX в. Сразу же возникли петербургская и московская крупные школы систематиков (Бекетов, Комаров, Воронин, Ячевский, Б. Федченко, Сукачев, Литвинов, Максимович и др.); к ним присоединились вскоре юрьевская и связанная с нею кавказская школа систематиков (Кузнецов, Медведев, Воронов, Гроссгейм, Шишкин, Сосновский, Воронихин и др.), одновременно столь же интенсивно начала свою деятельность среднеазиатская группа систематиков (Попов, Коровин, Павлов и др.). Главой нашей отечественной систематики являлся Комаров, посвятивший теоретическим основам эволюционной систематики много работ, особенно же книгу «Учение о виде у растений».

В настоящее время существует немало филогенетических систем, преимущественно для покрытосеменных растений, а именно: системы Козо-Полянского, Кузнецова, Буша, Гроссгейма, Тахтаджяна (СССР); Энглера, Меца (Германия); Веттштейна (Австрия); Галлира, Пулле (Голландия); Бэсси, Пуля (США); Хетчинсона, Рендля (Англия); Гейне (Скандинавия) и др. Само собой разумеется, что эти системы различны, раз они существуют как самостоятельные. Разительное несходство систем говорит о несовершенстве методов изучения и об огромных пробелах в палеоботанической документации.

Из этих систем мы приводим дальше отечественную систему Гроссгейма.

Современные методы систематики растений. Современная систематика растений стремится привлекать разнообразные методы изучения генетической природы растений; однако сравнительно-морфологический метод и сейчас остаётся наиболее распространённым. Он заключается в сравнительном изучении морфологических особенностей вегетативных и генеративных органов. Особенности форм органов и их частей, сопоставление сходных и различающихся признаков, устойчивость их, позволяют намечать соотношения таксономических групп по нисходящей и восходящей линиям, отнесение растений в категорию определённых семейств, родов, видов. Одновременно пробуют установить родство между различными систематическими категориями. Издавна считали, что наиболее близкие виды должны иметь наибольшее количество сходных признаков. Классификация строится на морфологических признаках, которые не подвержены видимым наследственным изменениям; чем признак устойчивее, тем он надёжнее для таксономических целей.

Анатомический метод ещё не занимает подобающего ему положения, хотя это очень точный и объективный метод; анатомические структуры, особенно пучковые, по

[1] Bentham and Hooker, Genera plantarum, 1865—1893.

времени менее изменчивы, чем морфологические. Этот метод позволяет устанавливать не только обширные систематические группы, как однодольные и двудольные, отличающиеся по строению стебля, не только семейства, роды и виды, но иногда и разновидности. Практически анатомия, как метод систематики, давно применяется при анализе пищевых, кормовых, лекарственных и прочих растительных продуктов. Целая дисциплина — фармакогнозия — изучает лекарственные материалы, пользуясь прежде всего анатомическим методом. На основании анатомического (гистологического) исследования сена, жмыха, муки, отрубей и пр. определяют виды, а иногда и разновидности растений, давших тот или иной продукт.

Анатомический метод с успехом применяется при филогенетических исследованиях. Исследования Козо-Полянского в области изучения зонтичных и других растений с успехом разрешили вопросы систематики этих групп на основании строения плода. Столь же убедительны многочисленные анатомо-систематические исследования Александрова, Яковлева и др.

Эмбриологический метод достиг значительных результатов. На основании изучения пыльцы, зародышевых мешков, зародышей, эндосперма и т. п. корректированы филогенетические схемы.

Географический и экологический методы неотъемлемы от сравнительно-морфологического метода. Каждый вид растения имеет свою область географического распространения, так называемый географический ареал. Последний находится в тесной связи с морфологическими и анатомо-физиологическими особенностями вида, с его приспособительными признаками, способностью к расселению и пр. Ареал отражает также историю вида.

Существенное значение имеет экологическая характеристика вида, приуроченность его к определённым условиям климата, почвы, окружающего ландшафта. Отсюда возникли виды приморские, скальные, меловые, засолённых почв и т. д.

Гибридологический и цитологический методы основаны на скрещиваемости систематических форм, на морфологии и числе хромозом. Скрещивание внутри вида, т. е. между разновидностями или между формами, в большинстве случаев происходит легко, с обеспечением нормального потомства. Это является подтверждением систематической близости. Скрещивание между видами встречает больше затруднений и нередко вовсе не удаётся. Ещё труднее происходит скрещивание между отдельными родами одного семейства. Не было отмечено ни одного случая удачного скрещивания между семействами. Таким образом, скрещиваемость или нескрещиваемость во многих случаях помогают выяснить систематическое положение рода, вида или разновидности. Однако этот метод иногда не оправдывает себя. Известны случаи, когда две формы одного вида не скрещиваются между собой и ведут себя, как очень отдалённые систематические величины. В таких случаях оказывается, что подобные формы являются географически и экологически очень отдалёнными. Наблюдается, с другой стороны, в некоторых случаях более лёгкая скрещиваемость между разными родами, нежели между видами одного рода.

Биохимический метод в систематике растений основан на том, что близкие виды имеют сходные химические вещества. Многим видам табака свойствен никотин; большинство видов кофе содержит кофеин; виды и роды семейства бобовых богаты специфическими для родов белками; семейство крестоцветных — специфическими в филогенетическом отношении жирными маслами (в семенах); семейство губоцветных — эфирными маслами, семейство молочайных — каучуком, и т. д. Очень часто, зная наличие какого-либо специфического вещества (например, алкалоида) в одном виде, можно предполагать наличие его у других близких видов. Примером является тот же кофе, где кофеином богат аравийский кофе, но также и либерийский кофе, габонский кофе, индийский кофе и др. Большинство видов эвкалипта содержит в листьях большое количество цинеола.

Метод физиологического иммунитета (устойчивости к болезням) заключается в активной реакции клеток растения-хозяина на внедрение грибного или бактериального паразита. Распределение иммунитета среди видов растений привело к выводу, что иммунитет связан с эволюционной природой растения. Характер реакции растения в отношении паразитов определяется положением хозяина среди других близких к нему видов. Оказалось, что иммунитет может служить, как физиологический признак, для выяснения филогенетических и систематических проблем, сами же паразиты могут быть использованы как реактивы в систематике. Исходя из родства реакций, проявляемого теми или другими видами по отношению к паразитическим грибам, систематик может пользоваться методом иммунитета как индикатором на родство. Иммунитет в масштабе целых видов, конечно, не всегда оправдывается.

Серодиагностический метод основан на реакции крови любого теплокровного организма на чужеродное вещество, введённое в кровь. Если в кровь морской свинки ввести небольшую порцию крови крысы, то в теле свинки начнут вырабатываться особые вещества, нейтрализующие действие крови крысы, т. е. морская свинка становится иммунной по отношению к крови крысы. Если потом взять незначительное количество иммунизированной крови морской свинки и прилить к нему немного крови крысы, то немедленно образуется так называемый преципитиновый осадок. Если, далее, иммунизированную к крысе кровь морской свинки смешать с кровью мыши, т. е. близкого родича крысы, то также образуется оса-

док, но при несколько большем разбавлении крови. Следовательно, кровь морской свинки будет давать преципитиновую реакцию не только по отношению к крысе, но и к её ближайшим сородичам (мышам), причём систематическая близость определяется энергией выпадения осадка и степенью разжижения крови в физиологическом растворе. В кровь свинки (или кролика) можно впрыснуть для создания иммунитета не только кровь другого животного, но и солевую вытяжку из тканей растения (главным образом, раствор белков растения). Таким образом было установлено, что кровь кролика, дававшая преципитиновую реакцию с вытяжкой посевной вики (Vicia sativa), давала её при меньшем разжижении с вытяжкой из лесной вики (Vicia silvatica), жёлтой вики (Vicia lutea) и др., и давала реакции лишь в слабой степени с горохом или фасолью. Таким образом, по преципитатам иногда можно судить о принадлежности растений к определённым семействам, родам и видам, о сравнительной близости организмов. На основе серодиагностического метода Мец построил родословную растительного мира (естественную систему).

Существуют ещё другие различные вспомогательные методы систематики растений.

Дифференциальная систематика растений. Понятие о виде. Род (Genus) и вид (Species) являются основными систематическими единицами со времени Линнея. Установленная им так называемая бинарная номенклатура растений состоит из названия рода и вида. Сущность её заключается в следующем. Название вида всегда состоит из двух слов: 1) родовое название и 2) видовой эпитет, который чаще является прилагательным, но может быть и существительным (например, тополь «серебристый», тополь «осина»). В человеческом обиходе мы так же, в сущности, классифицируем предметы на роды и виды; например, двигатель является родовым названием, а видами будут двигатель нефтяной, керосиновый, газолиновый, электрический, ветряной, паровой и т. д. Тот же принцип прилагается к растениям.

Хлопчатник является родовым названием (Gossypium), а виды хлопчатника существуют разные: хлопчатник травянистый (Gossypium herbaceum), хлопчатник древесный (G. arboreum), хлопчатник барбадосский (G. barbadense) и т. д. Тутовое дерево является родовым названием (Morus), а видами будут: тута белая (Morus alba), имеющая обыкновенно белые соплодия, тута чёрная (Morus nigra), имеющая тёмнолиловые соплодия, и т. д.

Название вида, следовательно, всегда двойное (бинарное).

Первое определение вида дано было Реем в конце XVII в. Под видом он понимал совокупность особей, происшедших из семян одного какого-либо растения. Линней, давший первое описание видов всей системы растительного мира, не остановился на формулировке понятия о виде. Он писал лишь о постоянстве и неизменяемости видов. После Линнея ряд авторов давали свои определения вида, но все они понимали вид, как явление крайне статическое, извечное. В основе их определений лежало сходство особей, происшедших от им подобных.

Впервые Ламарк ввёл историческое и динамическое понимание вида. Чарлз Дарвин, как известно, считал вид понятием условным, «произвольным, придуманным ради удобства для обозначения группы особей, близко между собою сходных, и существенно не отличающихся от термина разновидность, обозначающего формы, менее резко колеблющиеся в своих признаках. Равно и термин разновидность применяется произвольно и только ради удобства». Дарвин рассматривал виды, как более резко обозначившиеся и определившиеся разновидности. «Для Дарвина вид — явление историческое. Он возникает, развивается, достигает полного развития, затем, при изменившихся условиях жизни, при появлении новых, более сильных конкурентов в жизненной борьбе, начинает клониться к упадку и, наконец, исчезает». «Для Дарвина нет единой формулы вида, поскольку виды могут быть зачинающиеся, развивающиеся, развитые и процветающие и, наконец, вымирающие или даже вымершие, поскольку каждый из них имеет свои особенные свойства» (Комаров).

Тимирязев писал: «На вопрос: естественно-исторический вид — отвлечённое понятие или реальный факт? — мы должны ответить двояко, соответственно двоякому смыслу, который, очевидно, связан с этим словом. Вида,

как категории, строго определённой, всегда себе равной и неизменной, в природе не существует». «Но рядом с этим, и совершенно независимо от этого вывода, мы должны признать, что виды в наблюдаемый нами момент имеют реальное существование, и это факт, ожидающий объяснения». Комаров в 1940 г. писал: «Задача поймать и изобразить вид в движении трудна. Трудна потому, что в громадном большинстве случаев вид движется во времени и в пространстве бесконечно медленнее, чем движемся мы сами, мыслящие и изучающие его особи... Накопить материал по сравнительной физиологии и биохимии видов, который позволил бы уловить движение видов во времени и пространстве, до сих пор науке не удалось». По Комарову, «вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем, вид есть определённый этап в процессе эволюции». В это определение вида необходимо вставить условие, чтобы вид размножался семенами.

Что виды реальны — в этом нет никакого сомнения, и практически это имеет огромное значение. Трудно, невозможно было бы работать ботанику, лесоводу, растениеводу, селекционеру и др., если бы они не были уверены в том, что тополь белый, дуб летний, мягкая пшеница, сахарная свёкла, персик и пр. — есть реальные виды.

Линней в своей классификации остановился на видах и лишь в редких случаях делил их ещё на разновидности (varietas).

Дарвиновское представление об эволюции видов, как о процессе постепенных, медлительных изменений, подобных подъему по пологому склону, конечно неправильно, ибо противоречит диалектике скачкообразных изменений. Вполне возможно, что возникновение зародышевого мешка покрытосеменных было результатом скачкообразного изменения. «Скачки» могут быть большие и малые; они составляют не линию, а лестницу эволюции, ступени которой неоднородны по высоте.

Виды очень часто представляют собой комплексы многочисленных, более мелких, наследственных экологических единиц, и дифференциация внутри вида достигла большой глубины. Жордан установил в пределах одного вида крестоцветного растения, крупки весенней (Draba verna), многочисленные мелкие систематические единицы. С тех пор крупные полиморфные виды стали называть линнеонами, а мелкие элементарные виды — жорданонами.

Особенно глубоко простирается внутривидовая дифференциация у культурных видов, где человеческий отбор на основе изменчивости привёл к возникновению необычайного разнообразия форм. В настоящее время известно, что один лишь вид мягкой пшеницы (Triticum vulgare) имеет не менее 3 000 сортов, один вид картофеля (Solanum tuberosum) — не менее 1 000 сортов, вид яблони (Malus domestica) — не менее 2 000 и т. д. Но сорт является более хозяйственной, чем систематической единицей. Дифференциальная систематика растений подразделяет вид на подвиды (subspecies) или географические расы [1], подвиды — на разновидности (varietas), за которыми следуют подразновидности (subvarietas) и формы (forma).

Подвид делится на разновидности, различающиеся по двум-трём чисто морфологическим признакам. Разновидности обычно не имеют собственных ареалов внутри ареала вида. Дальнейшее деление основывается на мелких морфологических или на отчетливых физиологических, биохимических различиях.

Экологическая дифференциация вида заключается в разделении на экотипы, т. е. на такие формы, которые являются результатом отбора в данных условиях среды, например, высокогорные альпийские формы имеют стелющийся характер, а среднегорные и субальпийские формы, при достаточной увлажнённости, имеют высокотравный характер (см. стр. 486).

Номенклатура растений. Обыкновенно растения классифицируют по семействам, родам, видам, подвидам, разновидностям. Латинский язык является общепринятым языком в систематике растений и животных.

[1] Совершенно неправильно многие приравнивают расу к форме и даже к сорту. Раса — крупная географическая величина, равновеликая подвиду.

Местные названия на соответствующем языке часто имеют много синонимов: например, растение Setaria viridis в одних районах называется «бор», в других — «щетинник», в третьих — «мышей». Под таким же названием «бор» в других районах фигурирует злак Milium. Под названием «подснежник» известно много разных родов: Galanthus, Leucojum, Scilla, Merendera и др. Точно также, название «бессмертник» («иммортель») носят разные сухоцветы, как Xeranthemum, Helichrysum, Amblyopogon, некоторые Centaurea и пр. Поэтому латинская номенклатура, как точная, научная и традиционная, имеет большое значение.

Не следует забывать, что врачебная рецептура, вся фармакопея построены на латинском языке. Названия растительных алкалоидов, как правило, даются от латинского родового или видового названия, например, кофеин от Coffea, никотин — от Nicotiana, теобромин — от Theobroma, кокаин — от Erythroxylon coca, папаверин — от Papaver и т. д. В большинстве случаев и названия глюкозидов, эфирных масел, жирных масел также происходят от латинского названия растения: ванилин — от Vanilla, евгенол — от Eugenia, бигарадиевое масло — от Citrus bigaradia, лавандовое масло — от Lavandula, рицинное масло — от Ricinus, оливковое — от Olea, арахидное — от Arachis и т. д.

Название семейства пишется в именительном падеже множественного числа: Gramineae — злаковые, Rosaceae — розанные, Ranunculaceae — лютиковые и т. д. Родовое и видовое названия объяснены были выше. В конце видового названия ставится сокращённое имя автора, впервые описавшего данный вид. Имена наиболее известных систематиков сокращаются до одной — трёх букв, например: L — Линней (Linnaeus); DC — Декандолль (De Candolle); H. B. K. — Гумбольдт, Бонпланд, Кунт (Humboldt, Bonpland, Kunth); R. Br. — Роберт Броун (R. Brown); Max. — Максимович.

История растительного мира. В точности неизвестно, когда появились на земле первые растительные организмы. Остатки древнейших растений бесследно исчезли. Наиболее древние организмы погребены в очень глубоких слоях земной коры. Так как земля непрерывно охлаждается,—наружная твёрдая кора её сжимается и в процессе сжатия образует горные складки. Нередко случается, что очень глубокие слои земной коры в результате сжатия, дислокаций и пр. принимают почти вертикальное направление и показываются на поверхности земли. Вследствие этого могли быть изучены содержащиеся в этих слоях остатки растений и животных.

Историю земной коры принято изображать в виде последовательных геологических эр. Каждая из таких эр характеризуется своими осадочными породами. Таких эр насчитывается четыре.

1. Архейская (или Азойская) эра является наиболее древней. Осадочные породы её залегают в горизонтальном порядке наиболее глубоко. Эти породы относятся к гнейсам, мраморам, известнякам и т. п. Вследствие глубокого залегания слоёв температура в них была настолько высокой, что всякие остатки растений истлели. Архейская эра была на каком-то этапе началом органической жизни на земле. Существование бактерий в этот период установлено на основании нахождения особых трубочек, инкрустированных окисью железа. Эти трубочки представляли собой слизистые чехлы колониальных бактерий, постепенно пропитывавшиеся железом. Бактерии эти принадлежали к такому роду, представители которого существуют и сейчас под названием железобактерий. Некоторые авторы описывали трубочки, как остатки пребывания сине-зелёных водорослей. Таким образом, это была эра простейших из известных нам организмов, эра появления хлорофилла, а следовательно, и существования первых автотрофных организмов. Продолжительность эры 2500—3500 млн. лет.

В истории земли не было строго постепенного похолодания климата — наоборот, происходила неоднократная смена тёплых периодов холодными, а эти, в свою очередь, сменялись снова тёплыми и т. д. Последнее сильное охлажде-

ние нашего северного полушария известно под именем ледникового периода, когда уже существовал на земле человек. Причины таких смен видят в изменении положения земной оси, в процессах, происходящих на солнце, и др.

2. Палеозойская эра дала осадочные породы, которые покоятся на архейских слоях. Она разделяется на пять периодов, геологическая последовательность которых, от более древних к более молодым, следующая: кембрийский, силурийский, девонский, каменноугольный и пермский. Рассмотрим эти периоды палеозойской эры. Продолжительность эры — 360 млн. лет.

а) Кембрийский период характеризуется бактериями и синезелёными, а также красными водорослями, но уже в большем разнообразии. Растений на суше ещё неизвестно.

б) Силурийский период уже относительно богат растениями, но водоросли составляют основной фон. Среди них существовали уже многоядерные зелёные водоросли, бурые и красные. Период замечателен тем, что в это время появились первые растения суши — псилофиты. Они образовывали целые береговые ковры зелёного цвета. Возможно, что в это время существовали и грибы, но остатки их не дошли до нас.

в) Девонский период считается эпохой массового эволюционного выдвижения наземных растений. Они приурочены, главным образом, к берегам водоёмов, к болотам и т. п. Псилофиты ещё жили на суше.

С середины девонского периода начали развиваться плауновые, происшедшие от псилофитов.

От псилофитов же возникли прочие сосудистые растения в виде папоротников (в том числе первых семенных), хвощей и каламитов, составлявших тенистые леса.

Остатки всех этих наземных споровых растений погребались в осадочных пластах, обугливались там и образовывали наиболее древние, но ещё незначительные угленосные породы. Первые значительные накопления торфа, а также появление грибов, относятся к девону.

г) Каменноугольный период был эпохой мощного развития папоротникообразных растений на земле. Огромные пространства суши, в то время сильно увлажнённой, часто болотистой, богатой реками, были покрыты зарослями различных папоротникообразных, развившихся из девонской флоры. Остатки этих лесов, зарослей, вместе с колоссальными количествами спор, падавших с этих растений, погребались в наносах и обусловили возникновение каменноугольных бассейнов. Каменные угли богаты отпечатками растений и даже целыми стволами деревьев того времени. Особенно ценятся угли, образовавшиеся от скопления спор. Это объясняется тем, что оболочки спор состоят из полленина, который очень богат углеродом. В высших сортах каменного угля — антрацитах — углерода содержится около 95% и выше. Это было время расцвета папоротников, хвощей и других членистых, плаунов и пр. Древовидные формы были широко распространены. Мощные лепидодендроны и сигиллярии, имевшие до 40 *м* высоты, с толстыми чешуйчатыми стволами, с характерно дихотомическими стигмариями, с многочисленными конечными спороносными органами, составляли характерный ландшафт. Каламиты также отличались мощностью. Развились широко семенные папоротники (птеридоспермы), т. е. первые голосеменные растения. Вслед за ними появились древесные кордаиты и гинкговые. Псилофиты уже исчезли. Климат в то время был равномерно тёплый в течение круглого года, на что указывает отсутствие годичных колец в ископаемых стволах камбиальных растений, к которым относятся лепидодендроны, сигиллярии, кордаиты и пр. В конце периода появились насекомые.

д) Пермский период был последним в палеозойской эре. Пермская флора характеризуется появлением и развитием хвойных деревьев, раз-

витием различных папоротников, в том числе семенных, постепенным вымиранием лепидодендронов, сигиллярий и кордаитов. Появление гинкговых (Baiera и др.). Южное полушарие в этот период подверглось оледенению.

3. Мезозойская эра, сменившая палеозойскую, разделяется на три периода: триасовый, юрский и меловой. В целом мезозой характеризуется распространением саговниковых, хвойных и других голосеменных растений, а конец мезозоя — меловой период — ознаменовался расцветом покрытосеменных растений, которые в короткий срок сильно распространились и в последующую, кенозойскую эру стали победителями в борьбе за существование на суше земного шара. Продолжительность эры — 140 млн. лет.

а) Триасовый период отличался новыми условиями существования растений. Земная кора претерпела крупные изменения в конфигурации материков и морей, климат стал более засушливым и солнечным, и флора стала приспособляться к ксерофитным условиям. Каменноугольная флора под влиянием всех этих изменений стала исчезать. Саговниковые и другие голосеменные растения завоёвывали все части света и преобладали до мела, но кордаиты вымирали.

б) Юрский период был временем расцвета саговников и других голосеменных. Гинкговые были представлены крупными деревьями в юрских лесах. Остатки сохранились в настоящее время лишь в культуре, но только одного вида, Ginkgo biloba, в то время как в юре было распространено обширное семейство гинкговых. Наиболее замечательными феноменами юры можно считать появление и сильное развитие бенеттитов, этих прототипов цветковых растений. В эпоху средней юры существовали также другие предполагаемые родоначальники покрытосеменных — кэйтонии (Caytoniales), открытые в юрских отложениях и в нижнем триасе; их считали связующим звеном между семенными папоротниками и современными покрытосеменными (кэйтонии имели плодолистики, образовывавшие замкнутую завязь с рыльцем, имели настоящие ягодообразные плоды, а также тычинки с четырьмя пыльцевыми мешками, но цветка не имели). Вымирание семенных папоротников. Появление диатомовых водорослей. Появление покрытосеменных.

в) Меловой период характеризуется ещё значительным развитием хвойных растений, составлявших обширные леса. Бенеттитовые к середине мела уже вымерли. Однако накануне мелового периода (ещё в юре) уже появляются цветковые растения. Они быстро эволюционируют и завоёвывают материки. В меловой период широко распространились магнолии, тюльпанные деревья, лавры, платаны, эвкалипты, фикусы, калины, боярышники, виноград, тополи, ивы, буки и др. В этот же период распространились древовидные однодольные, особенно пальмы. Из травянистых растений, повидимому, сперва появились двудольные и однодольные водные (кувшинки, частуховые и пр.), а затем многочисленные сухопутные травянистые. Климат был очень тёплым, и там, где в настоящее время арктические острова, тогда росли теплолюбивые деревья.

4. Кенозойская эра, сменив мезозойскую, продолжается и в настоящее время. Она разделяется на два периода: третичный и четвертичный.

а) Третичный период отличался тёплым климатом и пышным развитием растительности. Уже в начале третичного периода цветковые растения имели современный нам облик. Леса были очень разнообразными по составу видов, появилось много вьющихся и лазящих лиан, много современных тропических двудольных. Значительно распространились магнолии, лавровые деревья, хлебное дерево, каштаны, фикусы, инжир, миртовые деревья, дубы, клёны, ясени, грецкие орехи, кизил, многие хвойные деревья, среди которых выделялись богатые смолой виды. Смолы, стекая с деревьев, составили

целые пласты ископаемых смол, известных ныне под названием копалов и янтарей.

Вся Европа была покрыта девственными лесами тёплого и умеренного климатов. Азиатская часть СССР была также покрыта лесами летнезелёных видов, довольно однообразными по составу, с большим количеством берёзовых, буковых, югландовых и пр. Весь третичный период был ареной широкого развития лесной растительности на земном шаре. Лес, как природный земной ландшафт, нашёл своё высшее выражение в третичном периоде. Появился человек (неандерталец). В конце третичного периода климат начал клониться к похолоданию. Возникли лесостепи, а в центральной Азии началось уже развитие степного климата и травянистых ландшафтов — лугов и степей. Продолжительность периода около 60 млн. лет.

б) Четвертичный период характеризуется резким увеличением количества осадков и понижением температуры. Это привело к огромным скоплениям льдов, образованию мощного ледяного покрова на северном полушарии и наступлению льдов к югу. Началась ледниковая эпоха, которая была прерывистой, так что оледенения временно сменялись потеплениями. Одновременно оледенение охватило и крайнюю оконечность южного полушария. Остатки этих великих оледенений в настоящее время известны под названием Арктики и Антарктики.

Растительность значительно изменила свой облик. В Северной Америке и в крайней части восточной Азии третичная теплолюбивая растительность имела возможность отступать вследствие меридионального направления горных складок далеко на юг, где она, пережив ледниковый период, удержалась, и впоследствии снова двинулась к северу за отступающими ледниками. Этим объясняется сохранение там и в настоящее время богатой по составу третичной древесной растительности, лиственной и хвойной. Оледенения не было на Аляске и в северо-восточной Азии, где шло формирование новых северных видов; это имело важные последствия при развитии флор северного полушария.

В Европе и западной Азии, наоборот, теплолюбивой третичной растительности отступление на юг было преграждено широтными горными массивами Пиренеев, Альп, Кавказа, Гималаев и других горных хребтов, которые также покрылись льдами, вследствие чего эта растительность в подавляющей части погибла. Зато эпоха оледенения способствовала возникновению холодоустойчивой флоры, в составе которой главное место заняли травянистые и кустарниковые виды, а также наиболее холодостойкие хвойные и лиственные деревья. Обращает на себя внимание сохранение в современной тундре и лесной зоне вечнозелёных кустарничков, как брусника, вереск, багульник, куропаточья трава и др., являющиеся в высшей степени изменёнными остатками третичной флоры, до сих пор, однако, сохранившими неопадающие листья.

После отступления ледниковых масс к северу растительность снова изменила свой облик, но до сих пор в основном носит отпечаток ледниковой эпохи. В южной части восточной Европы и западной Азии климат стал континентальным и засушливым. Лес сменялся степью, полупустыней и пустыней со свойственной им травянистой растительностью, в которой злаки, сложноцветные, луковичные лилейные и другие играют основную роль.

Четвертичный период связан с появлением и развитием человека, с появлением, развитием и расцветом культурной растительности, которая по воле человека постепенно вытесняет естественную, дикорастущую.

Итак, на протяжении истории растительного мира растительность земного шара непрерывно изменялась. Появлялись и исчезли целые классы растений. Когда-то сильно распространённые псилофиты, клинолисты, лепидодендроны, сигиллярии, семенные папоротники и семенные плауновидные, кордаиты, бенеттиты и кэйтонии полностью исчезли с лица земли. От многих когда-то

распространённых групп сохранились последние остатки, как, например, хвощи (один род Equisetum), гинкго (только в культуре), араукарии (в Южной Америке), секвойи (только в Калифорнии). В последнее время в Китае найдено такое «живое ископаемое», как метасеквойя. Сравнительно редкими стали саговники, магнолии, тюльпанные деревья, даже каштаны. Причины их исчезания заключаются в естественном отборе, в условиях борьбы за существование, сильно изменившихся со времени расцвета этих растений. Появились новые порядки и семейства растений, которые лучше развивались в новых условиях и захватывали территории.

Ледниковый период, наступление зим со снежным покровом позволило развиваться травянистым растениям, нашедшим защиту подземных органов в снежном покрове. Древесная и кустарниковая растительность удержалась в тех формах, которые постепенно отбирались по признаку глубокого зимнего покоя и надёжной организации почек.

Что касается продолжительности каждой из эр, то на этот счёт мнения резко расходятся. Совокупность эр исчисляется в $1^1/_2$—2 млрд. лет. Однако Шмидт определил возраст Земли в 7 млрд. лет (см. стр. 9). Наиболее продолжительной была архейская эра, затем палеозойская. Сравнительно с ними мезозойская и кенозойская во много раз короче.

Филогенез и онтогенез. Если таксономия, классификация основаны на устойчивости признаков, то филогенез и онтогенез — на изменениях признаков. В онтогенезе имеет место проявление (повторение) основных филетических стадий, — у животных довольно явственное, у растений в значительно меньшей степени.

Эти предковые, консервативные стадии называются рекапитуляциями. Примеры рекапитуляции у семенных растений: 1) первые листья проростка настурции или лотоса имеют лопастную форму, а не щитовидную; первые листья некоторых цитрусовых сложные, нередуцированные до одного листочка; 2) первые листья некоторых видов акации перистые, последующие филлодии; 3) у лиственницы (Larix) проростки в течение нескольких лет остаются вечнозелёными; 4) примордиальный лист покрытосеменных растёт верхушкой (как у папоротников), и только потом — основанием; 5) листья саговника перед распусканием улиткообразно свёрнуты (то же при прорастании семени); 6) зигоморфные цветки при своём заложении проходят симметричную актиноморфную стадию; 7) ценокарпный гинецей проходит апокарпную стадию; 8) нижняя завязь в семействе аралиевых закладывается, как верхняя; 9) сеянцы мандарина несут колючки, побеги взрослых деревьев лишены их; 10) разностолбчатые цветки первоцвета проходят равностолбчатую стадию; 11) обращённая семяпочка проходит стадию прямой.

Филетические стадии в онтогенезе нередко закреплены на растении поярусно и по ним можно предположить исторический ход изменений в онтогенезах предшествующих поколений. Примерами служат гетерофильные (разнолистные) растения, довольно многочисленные в семействах крестоцветных, зонтичных, лютиковых и др.; у Lepidium perfoliatum прикорневые листья двояко-перисторассечённые, следующие за ними (вверх по стеблю) — раздельнолопастные, а верхние листья — цельные, сидячие, даже стеблеобъемлющие. Можно думать, что в данной группе растений цельный лист произошёл от перисторассечённого листа. Отлично видно происхождение ложноцельного, фактически сложного, редуцированного до одного листочка, листа цитрусовых. Наблюдаются также анатомо-физиологические закреплённые эволюционные стадии, отражённые в закономерностях, открытых Заленским: нижние листья у степных и пустынных однолетних или двухлетних растений крупноклетны, с редким расположением устьиц и малой общей длиной жилок, т. е. они имеют мезофильный характер, что объясняется исторически сложившимся режимом весеннего и осеннего выпадения осадков (осеннее важно для

озимых видов), на фоне которого проходят первые фазы развития растения. Верхние листья, наоборот, имеют ксероморфное строение: клетки мелкие, устьиц много и общая длина жилок значительно большая.

Филогенез слагается из наследственных изменений (надставок) в онтогенетическом развитии организмов. Эти изменения могут происходить на всех стадиях онтогенеза растения.

Закреплённые отбором новые наследственные изменения, возникшие на какой-либо стадии морфогенеза, сыграли огромную роль в эволюции покрытосеменных. Достаточно такого примера, как возможное происхождение травянистого типа покрытосеменных из древесного или кустарникового путём закрепления ювенильной (юношеской) стадии развития стебля с малоактивными меристемами.

Классы покрытосеменных. Покрытосеменные растения (Angiospermae) характеризуются тем, что семена скрыты у них внутри плода. Пестик с рыльцем и завязью и плод являются новыми органами, свойственными покрытосеменным растениям. Гаметофит представляет крайнюю степень упрощения. Зародышевый мешок в большинстве случаев восьмиядерный. Эндосперм возникает после оплодотворения. Развитие цветка, его многочисленные эволюционные видоизменения, появление нектарников, аромата, связь с животными-опылителями и животными разносчиками плодов и семян составляют характерные особенности покрытосеменных. Анатомическое строение становится всё более совершенным — появляются особые сосуды, либриформ.

Палеонтологические данные позволили определить, что покрытосеменные появились перед меловым периодом мезозойской эры (в юре) и быстро заселили земной шар.

Начиная с миоценового периода и до настоящего времени покрытосеменные остаются победителями в борьбе за существование. Они произошли от каких-то вымерших групп голосеменных растений, а, по мнению некоторых, — от групп, промежуточных между голосеменными и покрытосеменными. Переходные формы между голо- и покрытосеменными отсутствуют сейчас и не найдены в ископаемой флоре. Вымерли полностью именно те группы растений, которые были наиболее близки к покрытосеменным (семенные папоротники, бенеттитовые, кэйтониевые). То, что найдено, всё же не может считаться вполне достоверным звеном между этими двумя типами.

Происхождение от голосеменных лучше всего устанавливается с х о д с т в о м с п о р о г е н е з а и мужского гаметогенеза у обоих типов. Но если мы обратимся к женскому гаметофиту, то в этом отношении между покрытосеменными и голосеменными имеются значительные различия. У последних мы знаем архегонии и эндосперм, который образуется до оплодотворения. У покрытосеменных в зародышевом мешке синергиды, вторичное ядро и антиподы представляют собой новые образования, а эндосперм образуется лишь в результате оплодотворения. Нет вообще никаких оснований считать, что покрытосеменные произошли от известных нам голосеменных, если не считать некоторые ископаемые находки и прежде всего так называемые б е н е т т и т о в ы е растения.

Покрытосеменные разделяются на два класса: о д н о д о л ь н ы е (Monocotyledoneae) и д в у д о л ь н ы е (Dicotyledoneae).

Двудольные и однодольные развились на земле в один период (меловой). Наиболее примитивные двудольные растения устроены проще однодольных, зато высшие порядки двудольных имеют более высокую организацию, нежели однодольные. Все современные системы признают, что однодольные произошли от двудольных в раннем возрасте последних (в предмеловом периоде), отделившись как самостоятельная крупная ветвь. В дальнейшем оба класса развивались независимо и параллельно.

Однодольные характеризуются односемядольным зародышем, преимущественным развитием придаточных корней взамен главного, нередко развитием эндосперма, параллельно- и дуго-нервным жилкованием листа, замкнутыми проводящими пучками и разбросанным положением их на поперечном срезе стебля, трёхчленным типом цветка.

Двудольные характеризуются двусемядольным зародышем, появлением перисперма, развитием главного корня, сетчато-нервным жилкованием листа, открытыми проводящими пучками и концентрическим расположением их, пятичленным (четырёх-, многочленным) типом цветка.

Эти различия не являются абсолютными. Среди двудольных известны растения с одной семядолей и разбросанным положением пучков, а среди однодольных также известны растения с двумя семядолями и круговым расположением пучков. В последнее время в пучках однодольных нередко находят полоски камбия. Среди двудольных нередки цветки с трёхчленными кругами, а среди однодольных есть растения с четырёхчленным типом цветка (например, у рдеста). Среди двудольных есть растения с дугонервными листьями (подорожник) и т. д. Однако, в качестве общей схемы, указанные выше различия между двумя классами покрытосеменных могут быть положены в основу их разграничения. В последнее время всё чаще предлагают устранить это традиционное (со времён Джона Рея) деление на двудольные и однодольные. Однако ни одно двудольное не скрещивается с однодольным и даже не прививается на нём.

Происхождение и первичные формы покрытосеменных. Филогенетическое значение признаков. Древнейшие остатки покрытосеменных обнаружены в юрских известняках в виде пыльцы, принадлежавшей семействам магнолиевых, нимфейных и др. В меловом периоде покрытосеменные необычайно быстро распространились на земле, вытеснив господствовавшие голосеменные. Победное развитие этой группы растений объясняется, как полагал Голенкин, изменением климата в меловом периоде, когда постоянная облачность сменилась прямой солнечной радиацией, к которой покрытосеменные легко приспособились благодаря необыкновенной способности их листа к разнообразным метаморфозам. Перестройки и надстройки листа покрытосеменных — неисчерпаемая тема эволюции. Наоборот, для большинства голосеменных и особенно папоротникообразных прямое солнечное освещение оказалось губительным.

Бесспорные предшественники покрытосеменных пока не найдены, поэтому нет и общего мнения относительно морфологической природы первичного цветка.

Имеются две гипотезы происхождения цветка и первичных типов покрытосеменных. Согласно одной из них, более старой, предложенной Р. Веттштейном [1] и известной под названием *псевдантовой* (т. е. теории ложного цветка), цветок есть сложное образование, упрощённое соцветие, в котором каждая тычинка и каждый плодолистик гомологичны простому цветку. Первоисточником такого сложного цветка послужили хвойниковые (Gnetales). („Псевдантовая": от „псевдо" — ложный, „антос" — цветок).

Из современных покрытосеменных Веттштейн считал наиболее примитивной группой, происшедшей от голосеменных растений, так называемые однопокровные растения (Monochlamydeae); к ним относятся представители семейств буковых, берёзовых, ореховых, имеющих характерные соцветия в виде серёжек с простым околоцветником или безлепестными цветками, одно- или двудомными, с одной, двумя или несколькими тычинками. Происхождение

[1] Рихард Веттштейн — покойный крупный австрийский ботаник (Вена), известный своим (классическим для своего времени) руководством по систематике растений (1912 г. и позднейшие переиздания), переведённым на русский язык.

их от голосеменных Веттштейн, Энглер и др. пытались доказать следующими соображениями:

1. Все голосеменные (ископаемые и современные) — деревянистые растения. Однопокровные и беспокровные двудольные также являются преимущественно деревьями; травы же появляются уже у высших порядков из однопокровных (крапивоцветные, гречишноцветные).

2. Голосеменные отличались раздельнополостью и ветроопыляемостью. Это же наблюдается у однопокровных, особенно у серёжчатых, как бук, берёза, грецкий орех, орешник и др. Наблюдающееся у ив опыление насекомыми является примитивным.

Кроме того, примитивными они считали два тропических семейства: казуариновых (Casuarinaceae) и перечных (Piperaceae). Казуарина — небольшое дерево с редуцированными листьями; цветки без околоцветника, однодомные; мужские имеют лишь одну тычинку, женские — однопестичные. На основании строения цветков и соцветий, строения устьиц, эмбриологических данных и пр. Веттштейн считал казуарину связующим звеном между голо- и покрытосеменными. Казуарина растет в Австралии, на островах Малайского архипелага и в восточной Африке. Перечные (Piperaceae) — обширное тропическое семейство юго-восточной Азии и Южной Америки. Околоцветника нет или он простой, цветки в колосовидных початках, невзрачные; тычинок — от одной до десяти.

3. У голосеменных отсутствует настоящий цветок; у монохламидных цветки тоже неполные, раздельнополые, с первичным покровом или же голые.

4. Семяпочки голосеменных с одним интегументом, хотя у хвойниковых — с двумя. У простейших монохламидных (грецкий орех, берёзовые) семяпочки также с одним интегументом. Особенное значение придаётся тому, что в основании интегументов тех и других имеются проводящие пучки, что считается примитивным признаком и чего, будто бы, нет у более совершенных двудольных.

5. Голосеменные относятся к архегониатам, существенным признаком которых является чередование поколений. У высших голосеменных гаметофит, будучи сильно редуцированным, всё же сохранил ещё некоторую самостоятельность; она проявляется в развитии эндосперма (заростка) до оплодотворения и в способности пыльцы долговременно оставаться самостоятельной на семяпочке, к которой она прикрепляется; на ней пыльцевая трубка живёт долгое время, и лишь через несколько месяцев наступает оплодотворение; при этом трубка растёт весьма медленно. Долгий срок между опылением и оплодотворением наблюдается и у низших монохламидных; кроме того, у них — халазогамия, считавшаяся примитивным признаком.

6. Эволюция шла в направлении постепенного совершенствования цветка от примитивного устройства покрова, от отсутствия чередования членов цветка и кратных отношений (что наблюдается у примитивных однопокровных) к высокоорганизованному цветку энтомофильного типа, пятичленного, в котором кратные отношения становятся правилом (5 чашелистиков, 5 лепестков, 5—10 тычинок, 5—10 плодолистиков).

Согласно другой теории, э в а н т о в о й (настоящего цветка), более новой, предложенной в 1893 г. Бэсси, и независимо от него в 1896 г. — Галлиром, к которой примкнуло большинство современных ботаников, цветок является видоизменённым стробилом, в котором верхушка оси метаморфизировалась в цветоложе, а листья стробила — в покровные и разноспоровые цветолистики. Исходным типом такого цветка Галлир считал стробил бенеттитовых, а его наиболее примитивными ныне живущими потомками — семейства из группы м н о г о п л о д н и к о в ы х (Polycarpicae), цветки которых имеют выпуклое (коническое) цветоложе, на котором последовательно, по спи-

рали, располагаются в неопределённом количестве свободные (не имеющие сращений) элементы цветка: листочки околоцветника, андроцей и апокарпный гинецей; древесина некоторых из этих первичных типов лишена сосудов (древний признак). У отдельных представителей некоторые части цветка располагаются по кругу (мутовкой), и при этом наблюдается минимальное число сращений; такие представители — уже последующая ступень эволюции. Отмеченные признаки более всего наглядны в семействе магнолиевых (Magnoliaceae) или аноновых (Anonaceae).

Неизвестно также, возникли покрытосеменные монофилетически, ди- или полифилетически. За монофилетическое происхождение говорит принципиальное единообразие у покрытосеменных классического восьмиядерного типа зародышевого мешка (у 82% видов), двойного оплодотворения, развития эндосперма, а также эволюционного развития семяпочки и мегаспорогенеза. Допустить конвергентное развитие этих явлений при ди- и полифилетическом происхождении было бы неправдоподобным. Так, например, наш покойный выдающийся ботаник Кузнецов признавал примитивными и монохламидные и многоплодниковые, причем первые выводил из гипотетических предков голосеменных, назвав их Protogymnospermae, а вторые — из бенеттитовых. Он пошёл даже дальше, сказав следующее: «Я думаю, что покрытосеменные возникли не монофилетично и не дифилетично, а полифилетично...»[1]. Разница между взглядами Веттштейна и Кузнецова в основном заключается в том, что первый искал исходные типы покрытосеменных среди высших голосеменных (гнетовых), а второй — среди низших голосеменных (например, кордаитовых); кроме того, Веттштейн стоял за монофилетическое происхождение.

В последнее время дифилетическое происхождение покрытосеменных на большом числе внешне убедительных примеров защищается датским ботаником Хагерупом. По его мнению, одна линия цветковых растений начинается предположительно с папоротников (Filicales) и продолжается через цикадовые и многоплодниковые, тогда как другая серия начинается от плауновых (Lycopodiales) и продолжается через кордаитовые, хвойные и хвойниковые к некоторым порядкам покрытосеменных, как, например, центросемянные (Centrospermae, см. стр. 426) и трубкоцветковые, или персоналиевые (Tubiflorae). Происхождение от плауновых основано на убеждении Хагерупа в том, что интегумент у семяпочки хвойных является споролистиком и гомологичен споролистику плауновых. Другой современный ботаник, Эмбергер, считает, что цветковые произошли от нескольких групп голосеменных: казуариновые, серёжчатые и многоплодниковые возникли независимо друг от друга.

Значение хвойниковых (Gnetales) в последнее время в зарубежной ботанической литературе поднято на незаслуженно большую высоту; их даже просто причисляют к покрытосеменным.

Псевдантовая теория Веттштейна, Энглера и др. в настоящее время отвергается большинством ботаников. Сторонники ее безуспешно пытаются подкрепить новыми доводами. В свете стробилярной теории, ныне разработанной на высоком уровне советскими учёными, кажущаяся примитивность однопокровных и беспокровных — простой невзрачный околоцветник или полное отсутствие его у древесных серёжчатых, раздельнополость цветков, ветроопыляемость и пр. — есть результат упрощения цветка, редукции отдельных элементов цветка вследствие перехода этих растений от первичного насекомоопыления ко вторичному ветроопылению, вызванного переменой окружающих условий. Нижняя завязь некоторых монохламидных, малое число кругов (андроцей всегда из одного круга), малое число членов круга, потеря

[1] См. классический труд проф. Н. И. Кузнецова «Введение в систематику цветковых растений», изд. 2-е, 1936 (стр. 269).

околоцветника в цветке ивовых (Salicales) и перечных (Piperales) — суть явно вторичные признаки, показывающие высокую приспособительную организацию цветка. Безлепестные цветки не являются исходными для раздельнолепестных, а, наоборот, редуцированными потомками последних. Однополые цветки возникли из обоеполых вследствие редукции микроспоролистиков в одних случаях (что привело к образованию женских цветков), и редукции мегаспоролистиков (плодолистиков) в других случаях (что привело к возникновению мужских цветков). Наблюдения показали, что мужские цветки продуцируют больше пыльцы, чем обоеполые; женские цветки дают больше семян, чем обоеполые. Анатомические исследования серёжчатых и казуариновых подтвердили редуцированный характер цветков и даже отсутствие родства между рядом семейств. Многоклеточный археспорий в семяпочке казуарины и др. или приуроченность ее к Австралийской флористической области (т. е. к древней области), — как доводы, столь же неубедительны, как и другие доказательства. Многоклеточный археспорий в семяпочке известен в таких молодых семействах, как зонтичные и сложноцветные; в австралийской флоре немало вторичных элементов. Оказалось также, что сильно развитый эндосперм наблюдается именно у многоплодниковых, а не у однопокровных; что у рода Drymis из семейства магнолиевых сосуды еще отсутствуют (как и у голосеменных), а у однопокровных (бук, дуб, берёза) сосуды хорошо развиты.

Советский ученый Яценко-Хмелевский, резюмируя свои исследования по эволюции древесин, пишет следующее: «Gnetales совершенно бесспорно продолжают путь эволюции хвойных... Целая пропасть лежит между сосудами и трахеидами эфедры и сосудами и трахеидами примитивных двудольных. Поэтому взгляды Энглера, Веттштейна, и в более позднее время Хагерупа, на происхождение покрытосеменных от Gnetales с точки зрения анатомии древесины никак не могут быть обоснованы» [1].

Далее он пишет следующее: «Анатомия древесины совершенно не может быть согласована с точкой зрения, рассматривающей как наиболее примитивные растения Casuarinaceae (казуариновые), Salicaceae (ивовые), Betulaceae (берёзовые) и т. д. Все эти семейства обладают столь высокоорганизованной древесиной, что невозможно представить себе эволюцию древесины двудольных, начавшуюся с этого уровня. Иначе дело обстоит при признании наиболее примитивными растениями группы раналиевых» (т. е. многоплодниковых).

Проводящие пучки в основании семяпочек имеются не только у магнолиевых, но и у высшего типа двудольных — у сложноцветных растений. Да и как могла бы развиваться семяпочка в семя, если бы не было к ней проводящей ткани? Пыльца с одной бороздкой (примитивный признак) характерна для магнолиевых и не встречается в семействах буковых, берёзовых, ивовых, ореховых (Juglandaceae). Пыльца последних семейств проявляет несомненные признаки редуцирования. Длительный интервал между опылением и оплодотворением существует и у некоторых многоплодниковых, но, кроме того, имеет место у высших типов однодольных (семейство орхидных) и двудольных (некоторых паслёновых).

Таким образом, однополый, однопокровный, невзрачный тип цветка монохламидных, невыпуклое цветоложе, расположение членов цветка не по спирали, а в круг, выпадение в каждом круге числа элементов, ценокарпный гинецей, даже нижняя завязь (у ореховых, буковых), наличие хорошо развитых сосудов и др. — всё это говорит за вторичное происхождение этих признаков в процессе приспособительной эволюции.

---

[1] Яценко-Хмелевский, Принципы систематики древесин, 1948, стр. 138—139 и 143.

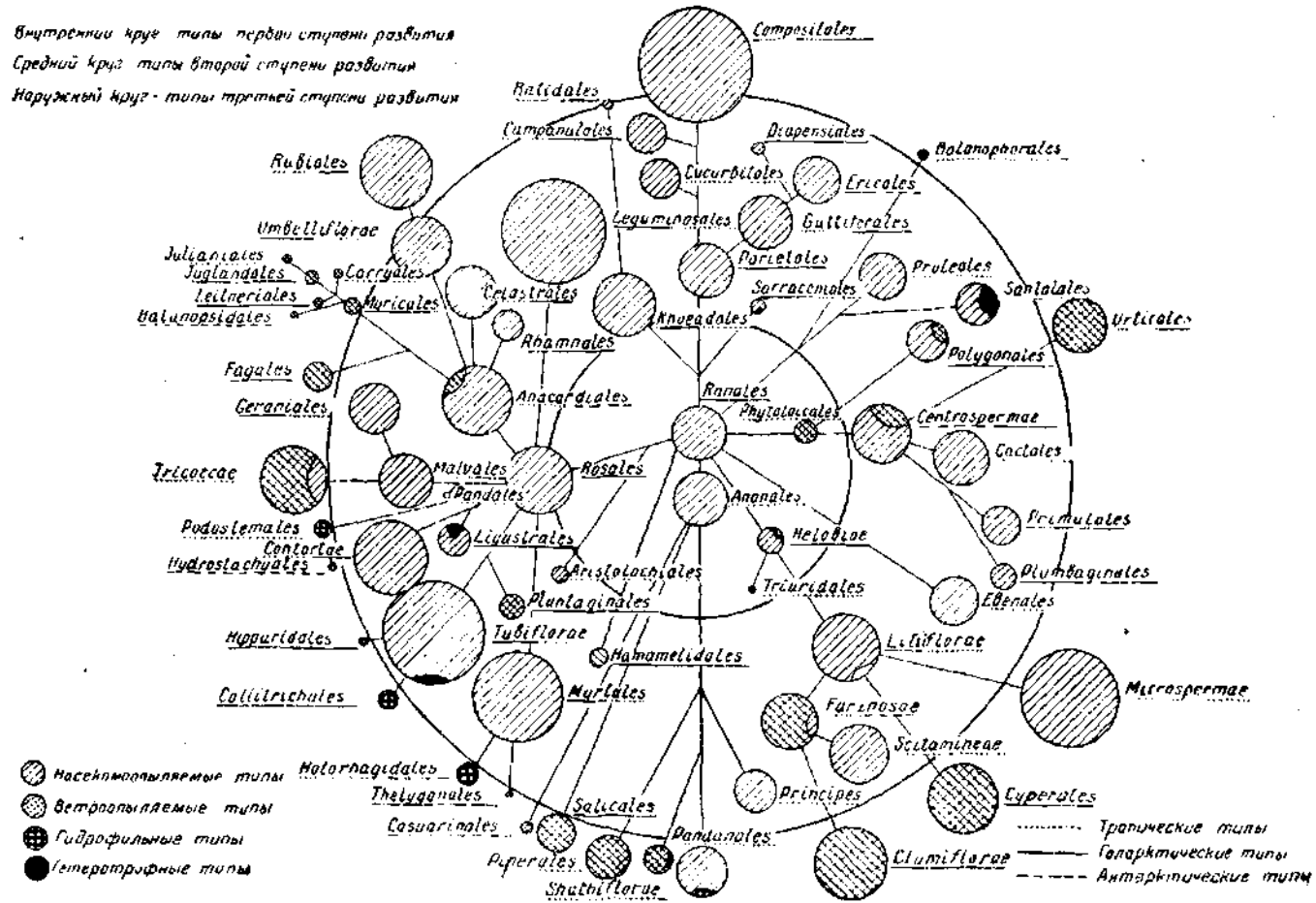


Рис. 3.6. Филогенетическая система покрытосеменных Гроссгейма.

Эволюционное значение признаков на основе стробилярной теории может быть представлено следующей таблицей.

	Признаки первичные, примитивные	Признаки вторичные, более совершенные
Стебель	а) Древесный и кустарниковый б) Простой, неразветвлённый в) Прямостоячий г) Сосудов нет, только трахеиды	а) Травянистый тип растений б) Разветвлённый в) Вьющийся г) Сосуды есть и постепенно преобладают
Лист	а) Простой (большей частью) б) Спиральное (очередное) расположение в) Вечнозелёный г) Сетчатое жилкование	а) Сложный б) Супротивное и мутовчатое в) Опадающий г) Параллельное жилкование (более позднее по происхождению)
Цветок	а) Цветки одиночные б) Расположение членов цветка (чашелистиков и лепестков, тычинок и пестиков) спиральное (ациклическое) в) Число элементов цветка значительное (много тычинок и пестиков), неопределённое г) Цветки с двойным околоцветником являются первичными (но нельзя считать наличие покровов цветка примитивным признаком) д) Чашелистики и лепестки в цветке раздельные, несросшиеся (цветки раздельнолепестные) е) Цветок актиноморфный ж) Завязь верхняя з) Гинецей апокарпный, из многочисленных плодолистиков и) Тычинки многочисленные, все свободные к) Энтомофилия л) Пыльца с одной бороздкой, прилипающая, шероховатая м) Цветки обоеполые н) Однодомность	а) Цветки в соцветиях б) Расположение членов цветка круговое, циклическое (мутовчатое) в) Число членов в кругах небольшое и определённое (3, 4, 5, например, цветки пятичленные или трёхчленные) г) Цветки без околоцветника (так называемые беспокровные, ахламидные) или цветки с простым околоцветником (однопокровные, монохламидные) являются вторичными; у последних покровы редуцировались вследствие перехода к ветроопылению д) Чашелистики и лепестки в цветке сросшиеся при основании в трубку (цветки спайнолепестные) е) Зигоморфный цветок ж) Завязь нижняя з) Гинецей ценокарпный из немногочисленных плодолистиков и) Тычинки немногочисленные в определённом числе, нередко срастающиеся к) Анемофилия л) Пыльца анемофильного типа, рассыпчатая, сухая и гладкая м) Цветки раздельнополые н) Двудомность
Семя	а) Семяпочек много на один цветок б) Семя с развитым эндоспермом в) Зародыш небольшой, прямой, окружённый эндоспермом; двусемядольный зародыш	а) Семяпочек мало на один цветок б) Семя без эндосперма в) Зародыш изогнутый или свёрнутый, с перисперм ом или без него; односемядольный зародыш появился позже; бессемядольный — результат упрощения
Продолжительность жизни	а) Многолетние растения	а) Однолетние и двухлетние растения возникли позже

Несмотря на то, что удалось установить филогенетическое значение признаков, вопрос о происхождении покрытосеменных и о составлении генеалогического древа остаётся далеко не разрешённым. У бенеттитовых растений всё же отсутствовала покрытосемянность; у кэйтониевых — не было цветка, хотя имелся пестик. Можно сказать лишь, что бенеттитовые близко примыкают к многоплодниковым, особенно — магнолиевым. Не исключена возможность возникновения покрытосеменных путём естественной гибридизации, с последующим естественным отбором.

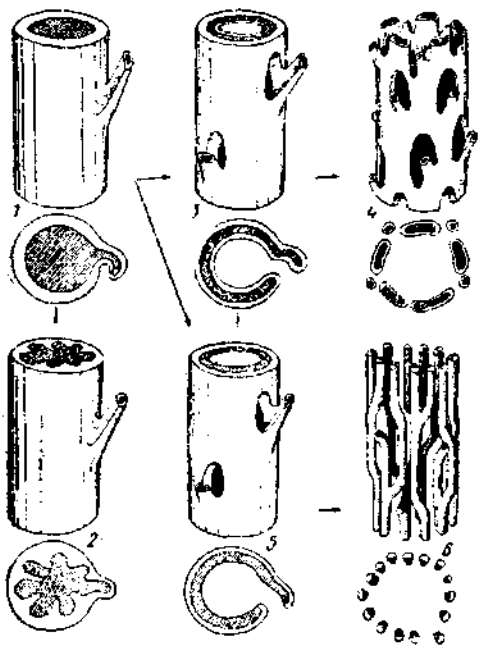


Рис. 307. Схема эволюции стеблевой стелы (изображена только система проводящих [illegible] тканей; ксилема заштрихована)

1 — протостела; *2* — актиностела — форма протостелы у плаунов; *3* — в местах слияния листового следа с центральным цилиндром стебля флоэма и паренхима коры (не изображенной на рисунке) впячиваются внутрь сплошного ксилемного столба, что приводит, в ходе эволюции, к превращению последнего в полый цилиндр, окружённый как снаружи, так и изнутри слоем флоэмы. Паренхима коры, проникшая в местах отхождения листовых следов, дает начало паренхиме сердцевины. Щели в цилиндре сосудистых тканей в местах отхождения листовых следов — листовые прорывы. Такая стела носит название амфифлойной сифоностелы; *4* — увеличение числа листовых следов и связанных с ними листовых прорывов ведёт к образованию сетчатой стелы — дictиостелы (современные высшие папоротники). Эта стела сходна по форме со стелой голосеменных и покрытосеменных растений, но её пучки не коллатеральные, а концентрические; *5* — в тех случаях, когда внутренняя флоэма амфифлойной сифоностелы редуцируется или когда сердцевина образуется перерождением центральной части ксилемного столба, имеем эктофлойную сифоностелу. Следовательно, эктофлойная сифоностела могла образоваться двумя путями: или из амфифлойной, или непосредственно из протостелы; *6* — процесс, аналогичный процессу, приведшему к образованию дictиостелы из амфифлойной сифоностелы, в случае эктофлойной сифоностелы приводит к образованию настоящей стелы — эустелы — голосеменных и покрытосеменных растений; все пучки эустелы — коллатеральные.

Нам кажется, что до той поры, пока все филогенетические системы основаны лишь на постепенных, а не скачкообразных (как этого требует диалектика природы) изменениях, ни одна из систем не может претендовать на достоверность. Эволюция на основе постепенных изменений в наше время является уже анахронизмом. Но мы, к сожалению, ещё не имеем достаточных документальных данных для построения системы с учетом скачкообразных и гибридных изменений.

Эволюция стелы (к рис. 307). В разделе о проводящих пучках (см. стр. 85) дано весьма краткое представление об основных типах стелы. Первичным типом у высших растений является протостела: флоэмный цилиндр состоит из одних только вытянутых паренхимных клеток; ни ситовидных трубок, ни перицикла, ни эндодермы еще не было. Такое строение было свойственно псилофитам риниевого типа. У более развитых псилофитов, имевших зелёные чешуйчатые выросты на осях (тип Asteroxylon) и поэтому увеличенную поверхность для фотосинтеза (что повлекло за собой более интенсивный обмен веществ и отложение вторичных запасных веществ), протостела приняла извилистый, лучевой характер (актиностела). Однако ксилема всё ещё представлена одними только первичными трахеидами. Дальнейшая эволюция стелы, в связи с появлением и развитием листовых выростов на осях, могла совершаться при условии появления живой паренхимной ткани в ксилеме для установления тесной связи между трахеидами и живыми клетками основной ткани. Появилась сердцевина (соленостела). С этого времени эволюция стелы пошла по пути всё большего соприкосновения трахеальных элементов с ксилемной паренхимой. Во флоэмной части развиваются ситовидные трубки.

Листовые следы на этом этапе развития стелы ещё не были связаны с сердцевиной; в стеле ещё не было листовых прорывов. Появляется эндодерма; под нею — перицикл (паренхимы поэтому образуется ещё больше); перицикл способствует ещё большему оживлению ксилемной зоны. У плауновидных листовые следы лишь примыкают к граням стелы.

У папоротникообразных листовые следы через прорывы в стеле связываются с сердцевиной. При тесном спиральном расположении листьев стела оказалась рассечённой во многих местах, так что на поперечном разрезе отчётливо выступает картина кольцеобразно расположенных отдельных звеньев (так называемых меристелей). Подобное строение стелы получило название диктиостелы (т. е. сетчатой). Это можно видеть у многих папоротников.

Высшим эволюционным выражением стелы является настоящая стела или эустела, свойственная голосеменным и подавляющему большинству двудольных растений. Меристели здесь имеют характер коллатеральных открытых пучков, с сильно развитыми сердцевидными лучами между ними. Паренхима основной ткани настолько развита, что пучки как бы вкраплены в неё, пронизывают её.

У однодольных и некоторых двудольных растений меристели на поперечном разрезе имеют разбросанный характер (так называемая атактостела).

Эволюция проводящей ткани. Первичными водопроводящими клетками были трахеиды с кольчатыми утолщениями, как это установлено для наиболее примитивных псилофитов типа ринии (Rhynia). Они одновременно являлись и первичными опорными клетками. У псилофитов типа хорнеи (Hornea) обнаружены были трахеиды со спиральными вторичными утолщениями. Наконец, псилофитам типа астероксилон (Asteroxylon), имевшим зелёные чешуйчатые выросты на осях, были свойственны не только кольчатые и спиральные, но даже лестничные и первичные точечные трахеиды с окаймленными порами. Варианты этих основных форм трахеиды и переходные между ними обнаружены у различных других примитивных представителей наземных растений, причём преобладающая форма в ксилеме низших архегониат — лестничная трахеида. Мохообразные, однако, исключаются, так как у них отсутствуют настоящие трахеальные элементы.

Дифференциация трахеид, повидимому, уже спервоначала соответствовала функциям органов; кольчатые и спиральные элементы развивались в органах вытягивающихся, лестничные и точечные — в органах, закончивших свой продольный рост.

Длина трахеидной клетки в процессе эволюции подвергалась уменьшению. Современные голосеменные и покрытосеменные растения имеют трахеиды, значительно укороченные по сравнению с трахеидами низших представителей архегониатных растений.

Еще в 1897 г. русский ботаник Ротерт впервые установил эволюционное развитие водопроводящих элементов у высших растений [1]. Он показал, что всем клеткам водопроводящей ткани свойственно образование окаймлений, т. е. образование нависающих частей вторичной оболочки под порой; кольчатые и спиральные утолщения также нависают над первичной оболочкой (см. рис. 37, взятый у Ротерта). Все типы сосудов и трахеид составляют, по Ротерту, один непрерывный эволюционный ряд от кольчатых до точечных.

Лестничная трахеида есть переход к типичной поровости, в частности, к округлой окаймлённой поре. Настоящие поры свойственны точечным трахеидам. У голосеменных растений преобладают округлые окаймлённые поры, у низших хвойных (араукариевые) они без торуса, у высших — с торусом. Кроме того, у цикадовых и низших хвойных (кордаитов, араукариевых) поры

[1] Ротерт, О строении оболочки растительных сосудов. «Труды Общества естествоиспытателей при Казанском университете», 1897, 31, стр. 19.

обильно и густо расположены на трахеидах, в несколько рядов, и имеют при этом 4—6-угольную форму, у высших же хвойных — редко расположенные в один ряд округлые поры. Таким образом, в процессе эволюции трахеиды не только укорачивались, но и обеднялись порами, особенно в средней части. Это обстоятельство усиливало механические свойства трахеид и послужило в дальнейшем, уже у покрытосеменных, к возникновению клеток либриформа (из видоизменённых трахеид). Округлая окаймлённая пора без торуса теряла окаймление и превращалась в щелевидную пору либриформа.

Появление годичных колец определило разницу в характере весенних и осенних трахеид (см. стр. 164).

У двудольных растений трахеиды очень разнообразны, но лестничная форма, когда-то послужившая для возникновения настоящей поровости, во вторичной ксилеме встречается редко. Она связана лишь с первичным строением и поэтому нередка у однодольных.

Сосуды отличаются от трахеид, как известно, сквозными отверстиями (перфорацией), что позволило, при сочетании члеников в сосудистую систему, резко повысить скорость восходящего тока в растении. Спорадическое появление сосудов отмечалось и у многих архегониат, которым они вообще несвойственны. Впервые отечественный ботаник Руссов в 1873 г. открыл сосуды в корневище у папоротника (Pteridium latiusculum) и в корнях женского папоротника (Athyrium felix femina) [1]. Впоследствии сосуды были установлены у некоторых плауновидных и у голосеменных, вплоть до хвойниковых (Gnetales). Однако, как отмечает Яценко-Хмелевский, сосуды у архегониатных растений — особого типа. Они возникали у них от случая к случаю, каждый раз поразному, и только у покрытосеменных сосуды стали их неотъемлемой частью.

Сосуды в эволюции цветковых растений также претерпели изменения. Исходным типом являются лестничные сосуды с большим числом перекладин. Дальнейший путь эволюционных изменений выразился в уменьшении числа перекладин, в постепенной утрате окаймлений, в появлении простых перфораций сперва на боковых и, — как наиболее совершенная форма, — перфораций на поперечных стенках.

Филогенетические системы. В настоящее время их известно много. В СССР самостоятельные системы даны Козо-Полянским, Гроссгеймом, Бушем, Кузнецовым, Тахтаджяном (последняя не опубликована). В Германии — система Энглера, которая долгое время господствовала во всех странах [2]; система Меца; в Австрии — система Веттштейна; в Англии — Хетчинсона, Рендли; в Голландии — Пулле; в Америке — Бэсси, Пуля и т. д.

Первой русской филогенетической системой может считаться система Горянинова [3]. Она начинается с грибов. Высшие растения Горянинов производит от печёночников через мхи (Andreales). Плауны, хвощи и папоротники имеют происхождение от одного корня. Хвойные он производит от плауновых, а саговниковые — от папоротников. Он первый поставил голосеменные между папоротниками и двудольными. Цветковые растения с морфологической стороны были им основательно изучены. Как видно из этого весьма краткого перечня, Горянинов намного раньше других ботаников высказал идеи, вполне современные.

В настоящем издании нашего руководства мы излагаем систематику покрытосеменных на основе филогенетической системы советского ботаника Гроссгейма (1945 г.), которую мы упростили и сократили для студенчества. Самая филогенетическая схема (генеалогическое древо) приводится

---

[1] См. работу Руссова о гистологии тайнобрачных в «Мемуарах С.-Петербургской Академии наук», 1873.

[2] И сейчас еще «Флора СССР» издается по системе Энглера, так как она разработана филогенетически до рода растения включительно.

[3] Название работы см. в сноске на стр. 11.

полностью. Кроме того, будучи несогласны с упразднением однодольных, мы сохраняем их как отдельный класс. Графическое изображение схемы Гроссгейм дал не в продольном разрезе кроны генеалогического древа, а в поперечном, спроектированном на плоскость.

Стволы, ветви и порядки оцениваются по ступеням их развития, по способам опыления, по видовому объёму, по способам питания. Гроссгейм различает следующие три ступени развития покрытосеменных: 1) первичные цветковые как исходные формы с ещё слабым взаимодействием цветка и среды; цветки на этой ступени отличаются неопределённостью строения, апокарпным гинецеем, околоцветником, недифференцированным на внутренний и внешний круги; 2) на второй ступени развития цветки характеризуются определённостью строения при постоянном, но еще большом числе членов каждого круга и при большом числе кругов (полный цветок), ценокарпным (чаще) гинецеем, верхней (чаще) завязью; 3) на третьей ступени развития цветки отличаются строгой определённостью строения при точном и притом уменьшённом числе кругов (4 круга); отличаются всегда ценокарпным гинецеем, преимущественно нижней завязью, двойным околоцветником.

Эти ступени развития обозначены на графической схеме кругами.

Исходным порядком современных покрытосеменных остаются м н о г о п л о д н и к о в ы е, объединяющие два типа — древесный Magnoliales (Anonales) и травянистый Ranales.

Совершенствование идёт от апокарпии к ценокарпии, от верхней завязи — к нижней, от актиноморфии — к зигоморфии, от раздельнолепестности — к сростнолепестности (у некоторых — к безлепестности). Нижняя завязь лучше укрывает семяпочки; сростнолепестный венчик (трубка) лучше обеспечивает вымазывание пыльцой насекомых. Эволюция гинецея идёт по пути редукции числа плодолистиков и семяпочек. Иными словами — принцип «экономичности цветка».

Значительное большинство семейств покрытосеменных растений является либо полностью, либо по преимуществу тропическими (около 120 000 видов). Имеется также немало субтропических семейств (около 60 000 видов). Значительно меньше семейств умеренных и холодных широт (около 22 000 видов). Многие из предпоследних и последних имеют своих представителей в тропиках.

Тропические виды по преимуществу древесны, даже в тех случаях, когда принадлежат к семействам умеренных широт. В подавляющем большинстве семейств эволюция дифференцировала их на травянистые и деревянистые виды. Однако известны семейства, тропические по своей природе и весьма полиморфные, которые извечно были травянистыми (орхидные, бромелиевые, канновые).

Рис. 308 а. Чайная плантация в Батумской области.

Глава шестая

КЛАССИФИКАЦИЯ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

КЛАСС *ДВУДОЛЬНЫЕ (DICOTYLEDONEAE)*

Двудольные растения по числу видов на земном шаре в 4—5 раз превосходят однодольные. Количество семейств также значительно большее. Двудольные растения имеют 264 семейства и приблизительно 120 000 видов, а однодольные — 67 семейств и около 30 000 видов.

По количеству родов наиболее богатым является семейство сложноцветных (около 1 000 родов), за ним следуют семейства бобовых (около 500 родов), мареновых (около 400 родов). Особенно велико видовое разнообразие в тропическом поясе земного шара. Характерными чертами двудольных являются сочетание, комплекс следующих признаков: зародыш с двумя семядолями; листья сетчатонервные, часто сложные, нередко перистосложные, влагалища присущи сравнительно редким представителям, но зато прилистники — очень часты; стебли характеризуются концентрическим расположением пучков, пучки открытые, вследствие чего стебли двудольных способны к вторичному утолщению; сосуды получают наиболее широкое развитие; цветки большей частью пятичленного типа.

Единственно двудольным свойственны такие признаки, как перистосложный лист и некоторые другие. Характерные отличия двудольных выступают лишь в результате сочетания признаков.

В биохимическом отношении двудольные отличаются многообразием веществ. Целые обширные семейства характеризуются синтезом определённой группы более сложных веществ, например, семейства молочайных, кутровых, сложноцветных имеют каучук; семейства маковых, паслёновых, бобовых богаты алкалоидами и т. д.

В практическом отношении двудольные растения имеют более разнообразное применение, нежели однодольные (за исключением однодольных бамбука, пальм и кукурузы). Однако однодольные доставляют человечеству основной пищевой продукт — хлеб. Пшеница, рис, кукуруза, отчасти банан, относящиеся к однодольным, имеют главенствующее пищевое значение. Вместе с тем, крахмал двудольных также имеет огромное пищевое значение, особенно в картофеле, батате, маниоке, хлебном дереве и бобовых. Сахар на земном шаре добывается в тропическом поясе из однодольного растения — сахарного тростника; в умеренных широтах — из двудольного — сахарной свёклы. Кормовыми растениями для животноводства являются в одинаковой мере важные однодольные растения — злаки, и двудольные растения — бобовые, но последние дают более питательную зелёную массу благодаря высокому содержанию белков. Зато в отношении кормового зерна злаки имеют преимущество (ячмень, овёс, кукуруза). В отношении белков, жирных масел, эфирных масел, глюкозидов, алкалоидов, дубильных веществ, разнообразных кислот, текстильных волокон, каучука, гутты, пигментов и многих других веществ двудольные имеют несравненно большее значение, нежели однодольные. Объектами плодоводства и овощеводства двудольные также выделяются. Однодольные дают бананы, финики, кокосовые орехи, лук, чеснок, спаржу; двудольные же дают яблоки, груши, абрикосы, персики, сливы, черешни, вишни, виноград, инжир, цитрусовые,

различные ягодные, манго, грецкий орех, миндаль, арбуз, дыню, капусту, морковь, картофель, свёклу и мн. др. Каучук, гутту, промышленные алкалоиды дают только двудольные растения.

Человек мог появиться и начать свой победный путь на планете только после развития покрытосеменных растений; точно так же и млекопитающие животные и птицы не получили бы такого развития на земле, если бы покрытосеменные не стали столь разнообразными и многочисленными.

Двудольные разделяются обычно на два подкласса: раздельнолепестные (Chorypetalae) и спайнолепестные (Sympetalae). Первые характеризуются тем, что части околоцветника разделены до основания так, что отрываются или опадают по отдельности. В подкласс раздельнолепестных входят и такие растения, цветки которых вовсе лишены околоцветника. Их называют безлепестными (Apetalae).

Спайнолепестные характеризуются срастанием оснований лепестков венчика в трубку. Раздельнолепестные считаются более примитивными. В филогенетическом отношении они стоят ниже спайнолепестных. Однако разграничение в общей системе на раздельнолепестные и спайнолепестные весьма устарело, ибо в некоторых порядках могут находиться и раздельнолепестные семейства и спайнолепестные (как более совершенный этап развития внутри данного порядка).

СТВОЛ 1-й

Порядок **Многоплодниковые (Polycarpicae), или раналиевые (Ranales)**

В этот порядок разные авторы включают различное число семейств или же делят его на два самостоятельных порядка Anonales (древесный тип) и Ranales (травянистый тип). Наиболее характерные семейства не вызывают разногласий. Растения этого порядка отличаются выпуклым, иногда значительно выдающимся, конусовидным цветоложем, на котором члены цветка располагаются чаще по спирали. Пестиков много; они апокарпные, превращаются по созревании плода в листовки, а также другие плоды. У некоторых число пестиков уменьшено даже до одного, который превращается в односемянную (лимонник, барбарис) ягоду. Тычинок много, в неопределённом числе. Околоцветник двойной, лепестки у некоторых превращаются в нектарники; у других тычинки частично превращаются в лепестки. Цветки актиноморфные, редко зигоморфные (если данное семейство отличается эволюционным видообразованием, как, например, лютиковые). Травянистые представители этого порядка имеют весьма обширное распространение на земном шаре; древесные, наоборот, ограничены в своём ареале.

С Е М. ***МАГНОЛИЕВЫЕ (MAGNOLIACEAE).*** Деревья или кустарники. Листья цельнокрайние или лопастные, очередные, с внутренними эфироносными железками. Цветки двуполые, околоцветник крупный, трудно разделимый на чашечку и венчик. Тычинки многочисленные, с плоскими нитями. Цветоложе выпуклое, конусообразное, пестики многочисленные, расположенные на нём спиралью. Рыльце сидячее. Плод сборный, стробилярный, похожий на шишку, состоит из листовок (рис. 308).

Магнолия (Magnolia). Деревья с вечнозелёными или с опадающими листьями. Первые родом из Северной Америки, вторые — из юго-восточной Азии. Листья простые, цельнокрайние. Цветки крупные, одиночные, белые или розоватые. Свыше 60 видов на земном шаре. В СССР культивируются в Крыму и Закавказье, как декоративные растения. В меловом и третичном периоде были широко распространены на земном шаре.

а) М. крупноцветная (M. grandiflora). Дерево до 30 *м* высоты. Листья неопадающие, овальные, крупные, с глянцевитой яркозелёной верхней стороной и опушённой коричневой нижней. Цветки обоеполые, одиночные, крупные, правильные, белые, очень душистые. Тычинок и пестиков много. Опыляется жуками, которые поедают много пыльцы. Плод из многих неопадающих листовок, открывающихся со спинок. Прямое дерево с красивой кроной. Из листьев и молодых ветвей добывают эфирное масло, из цветков так-

же. Ярко окрашенные зрелые семена крупноцветной магнолии, освободившись из плодов, висят на проводящих пучках и приманивают птиц, способствующих распространению семян.

б) М. л и л е й н а я (M. denudata). Небольшое дерево. Листья опадающие. Цветёт весной до появления листьев. Разводится в Закавказье и Крыму.

Тюльпанное дерево (Liriodendron tulipifera). Дерево до 40 *м* высотой. Разводится в субтропиках СССР.

С Е М. ***АНОНОВЫЕ (ANONACEAE).*** Тропические и субтропические деревья и кустарники. Цветки обоеполые. Околоцветник часто из трёх трёхчленных кругов. Цветоложе выпуклое, плоское, редко даже вогнутое. Тычинок 6 или много. Плодолистики обычно многочисленные. Высокоценные плодовые деревья.

Анона (Anona) имеет ряд плодовых видов; некоторые из них зимуют в районе Сухуми, Батуми и Гагр.

Азимина (Asimina).

А. т р ё х д о л ь н а я (A. triloba). Небольшое дерево. Плод — многосемянная сочная ягода абрикосового цвета. Вкус плода приторно-сладкий. Отлично растёт во влажных субтропиках СССР.

С Е М. ***ЛАВРОВЫЕ (LAURACEAE).*** Деревья и кустарники, обитающие и возделываемые в тропиках и субтропиках. Листья цельные, неопадающие, с внутренними эфироносными желёзками, издают характерный и резкий запах. Цветки в соцветиях, обоеполые, иногда однополые или двудомные, правильные. Пестик единичный, из одного плодолистика, завязь одногнёздная, с одной семяпочкой. Плод — ягода или костянка. Ценные технические и пряные растения.

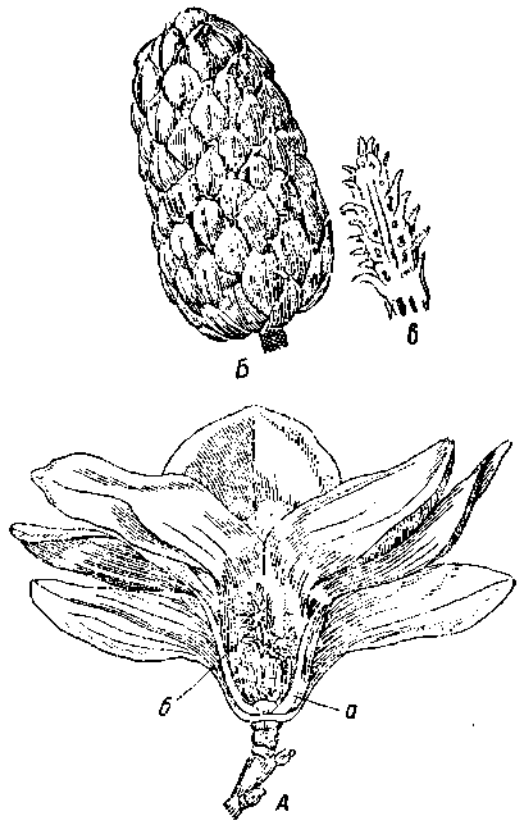


Рис. 308. Магнолия крупноцветная (Magnolia grandiflora)

А — цветок в разрезе: *а* — андроцей, *б* — апокарпный гинецей, *в* — пестики в разрезе; *Б* — сборный плод (многолистовка).

Коричник (Cinnamomum). Деревья и кустарники, распространённые в юго-восточной Азии и Австралии. Цветки мелкие, обыкновенно обоеполые, иногда полигамные, в соцветиях. Плод — ягода. Свыше 50 видов на земном шаре. Растения ароматические, пряные, лекарственные, масличные и декоративные. В СССР возделываются в субтропиках Грузии, несколько видов.

а) К а м ф о р н о е д е р е в о (C. camphora). Мощное долговечное дерево до 50 *м* высоты. Листья неопадающие, при растирании пахнут камфорой. Красивое дерево, издавна возделываемое в парках Черноморского побережья Кавказа (от Сочи до Батуми). Отличается быстрым ростом. Листья дают ценную правовращающую камфору и ряд эфирных масел (сафрол и др.). б) К о р и ч н и к ч е р е ш ч а т ы й (C. pedunculatum). Плоды дают масло, суррогат какаового. Хорошо растёт на Черноморском побережье Грузии.

Лавр (Laurus).

Л. б л а г о р о д н ы й (L. nobilis). Дерево. Листья неопадающие, издающие резкий запах. Цветки в пазушных зонтиках, двудомные или однодомные. Плод — костянка. Субтропическое дерево, образует рощи на сухих склонах Западной Грузии. Все части дерева, в том числе и древесина, содержат эфирные масла; их добывают из листьев. Кроме того, высушенные в тени листья используются как пряность, приправа в кулинарии, консервной промышленности («лавровый лист»). Из плодов получают 24—25% жирного масла. Культивируется на плантациях в Западной Грузии. Имеются одичавшие насаждения в Западной Грузии. Отлично растёт на южном берегу Крыма.

Авокадо (Persea).

P. drymifolia. Тропическое и субтропическое плодовое дерево. Плод — крупная ягода, с наружной кожистой частью околоплодника. Мякоть сочная, зелёно-желтая, маслянистая, с нежным вкусом, напоминающим вкус грецкого ореха. Содержание масла — от 10 до 30%. Весьма ценное плодовое дерево, успешно внедряемое в субтропики Грузии.

СЕМ. *ЛИМОННИКОВЫЕ (SCHIZANDRACEAE).* Лианы. Один вид — лимонник китайский (Schizandra chinensis), крупная лиана, широко распространён в уссурийских лесах, Малом Хингане и в Приморье Дальнего Востока. Цветки двудомные, одиночные, на длинных повисающих цветоножках. В мужских цветках 5—7 тычинок образуют синандрий. Рыльце созревает ещё в бутоне. Нектарников нет, сахаристая жидкость выделяется рыльцем (Козо-Полянский). Плодолистики многочисленные, превращающиеся в красные ягоды. Цветоложе к созреванию плодов сильно удлиняется и становится похожим на кисть с сидячими ягодами красного цвета. Такой плод носит название многоягоды. Корни и семена этой лианы оказывают возбуждающее, стимулирующее мышечную энергию, действие.

СЕМ. *БАРБАРИСОВЫЕ (BERBERIDACEAE).* Многолетние травы и кустарники. Листья простые и сложные, очередные, спиральные. Цветки одиночные и в кистевидных соцветиях, правильные, преимущественно обоеполые. Околоцветник двойной. Тычинок 6—4. Пестик из одного плодолистика, завязь верхняя, одногнёздная, семяпочек много, иногда мало или даже одна. Плод — ягода или коробочка.

Барбарис (Berberis). Кустарники. Лепестки с двумя нектарными желёзками. Рыльце сидячее. Плод — ягода.

а) Б. обыкновенный (B. vulgaris). Кустарник до 3 *м* высоты. Ягоды красные, кислые. Декоративное и отчасти ягодное растение, истребляемое вследствие того, что является исходным хозяином для линейной ржавчины. б) Б. восточный (B. orientalis). Растёт на Кавказе.

Исследования по анатомии плодолистика барбарисовых не подтверждают родства между барбарисовыми и стоящими за ними лютиковыми. Гинецей у исходной формы барбарисовых состоит из трёх свободных, спирально расположенных плодолистиков.

СЕМ. *ЛЮТИКОВЫЕ (RANUNCULACEAE).* Это семейство, как и порядок магнолиецветных, имеет в первичных родах примитивный тип цветка. Преимущественно травянистые растения, иногда деревянистые (лианы), редко однолетние. Листья очередные, реже супротивные. Цветки правильные и неправильные, спирально-циклические, опыляются преимущественно насекомыми. Околоцветник простой или двойной, венчиковидный или чашечковидный, 4—6—9-листный. Лепестки часто превращены в нектарники различной формы. Цветки одиночные или в малоцветковых соцветиях. Тычинок много, пестиков много (иногда 1), апокарпных. Плод — листовка (часто многолистовка) или многосемянка, иногда ягода.

Семейство, несмотря на свою древность, находится еще в процессе видообразования. Эволюция цветка от неопределённого к частично пятичленному, от правильного—к неправильному и т. д., хорошо заметна. Всё же повсюду имеет место «черезполосность» признаков. Некоторые роды характеризуются апомиксисом.

Адонис (Adonis). Число листочков околоцветника, тычинок и апокарпных пестиков значительное и неопределённое. Все элементы цветка располагаются по спирали. Плод — многосемянка. Травянистые, степные и полустепные, многолетние, реже однолетние растения на юге Украины, Дону, Северном Кавказе, Казахстане и др. Лекарственное.

Купальница (Trollius). Многолетние травянистые растения. Околоцветник с неопределённым числом листочков, ярко окрашенных; за ними располагаются линейные нектарники, с медовыми ямками в основании; тычинки и пестики многочисленные. Плод — многолистовка. Все члены цветка расположены по спирали. Субальпийские и альпийские растения или на лугах.

Калужница (Caltha). Многолетнее травянистое растение. Листья цельные. Одни виды — с неопределённым числом листочков околоцветника, другие — уже с пятичленным околоцветником. Тычинок ещё много. Нектарников нет. Плод из 5—10 листовок. В СССР 6 видов.

К. болотная (C. palustris). По всему СССР.

Пеон (Paeonia). Многолетние травянистые и полукустарники. Корни шишковатые. Листья разрезные. Цветки одиночные, обоеполые. Околоцветник здесь уже двойной. Расположение листочков спиральное. Тычинок много, сросшихся основаниями. Пестиков 2—6. Плод из листовок. В лесах, по кустарникам. Декоративные, красивоцветущие растения, в культуре махровые.

а) П. узколистный (P. tenuifolia). Растёт в степях, на юге европейской части СССР, в Крыму, на Кавказе. б) П. тройчатый (P. triternata). Юг европейской части Союза ССР, Крым, Кавказ.

в) П. Млокосевича (P. Mlokossewiezi). В горных лесах Восточной Грузии.

Анемона, ветреница (Anemone). Многолетние травы с корневищем и прикорневыми листьями. Цветочные стебли безлистные, только под цветком имеют как бы обвёртку из листьев. Листочки околоцветника, андроцей и гинецей в неопределённом числе частей; расположение спиральное. Плод — многосемянка. Лесные, луговые, нагорные растения, характерные для многих ландшафтов. Около 50 видов в СССР.

Ломонос (Clematis). Многолетние травянистые и лианы. Листья супротивные. Околоцветник простой, 4—8-листный. Пестиков много. При созревании плодов столбики разрастаются, образуя перистую летучку. Нектарники отсутствуют. Плод — многосемянка.

Лютик (Ranunculus). Многолетние и однолетние травы. Листья чаще раздельные. Цветки обоеполые, обыкновенно жёлтые, околоцветник двойной, 5-членный, листочки околоцветника здесь уже расположены не по спирали, а в кругах. Лепестки венчика представляют собой нектарники с медовыми ямками внизу; они тычиночного происхождения; тычинки и пестики многочисленные, в спиральном расположении. Плод — многосемянка. В СССР около 160 видов.

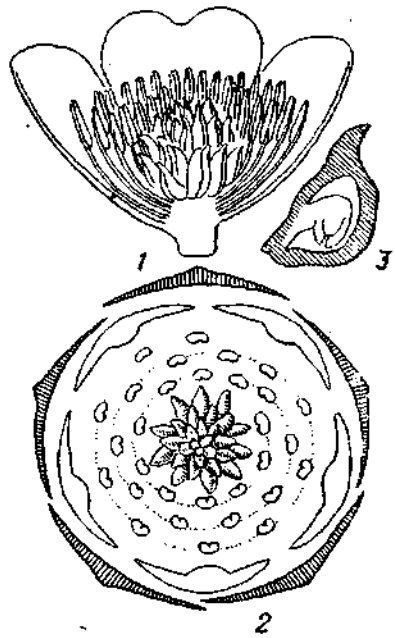


Рис. 309. Схема цветка лютика

1 — цветок в разрезе; *2* — диаграмма цветка; *3* — отдельный пестик в продольном разрезе.

а) Л. едкий (R. acer). Многолетник. Ядовитое, широко распространённое луговое растение. По всему СССР. б) Л. ползучий (R. repens). Многолетник. Сорнополевое растение на огородах, лугах. Ядовитое растение. По всему СССР. в) Л. ядовитый (R. sceleratus). Многолетник. Самый ядовитый из всех лютиков. По берегам водоёмов. г) Л. полевой (R. arvensis). Однолетник. Сильно распространённое сорнополевое растение в южных районах СССР.

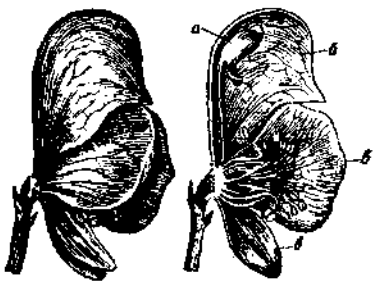


Рис. 310. Аконит, борец (Aconitum napellus)

а — нектарник; *б* — шлемовидный листок околоцветника; *в* — другие листки околоцветника.

Водосбор (Aquilegia). Многолетние травянистые растения. Листья рассечённые. Чашелистиков 5, окрашенных или белых. Лепестков-нектарников 5, воронковидных, вытянутых в нектароносную шпору. Иногда шпоры отсутствуют. Тычинок много. Пестиков до 12—15. Плод из 5 листовок. Красивоцветущие растения. В СССР 14 видов.

Наиболее распространён в СССР A. vulgaris, с крупными лиловыми цветками. На Кавказе — A. olympica, с белыми цветками.

Аконит (Aconitum). Многолетние травы. Корни вздутые. Листья пальчатораздельные. Околоцветник здесь уже неправильный. Он состоит из пяти окрашенных чашелистиков; один из них шлемовидный, прикрывающий сводом два нектарника и многочисленные тычинки. Другие четыре чашелистика попарно отличаются между собой размерами и формой. Листовок 3—5. Лекарственные и ядовитые растения. В СССР свыше 50 видов.

Борец (A. napellus). Корень с 2—3 клубневидными вздутиями. Северная часть СССР. По берегам сибирских рек. Очень ядовит.

Живокость (Delphinium). Многолетние и однолетние травы. Листья рассечённые. Цветки неправильные. Околоцветник из пяти окрашенных чашелистиков; один из них вытянут в шпору, в которой скрыта нектароносная шпора, образованная двумя лепестками вен-

чика; другие два лепестка венчика — боковые; пятый не развивается. У некоторых видов все четыре лепестка срастаются. Листовок 1—5.

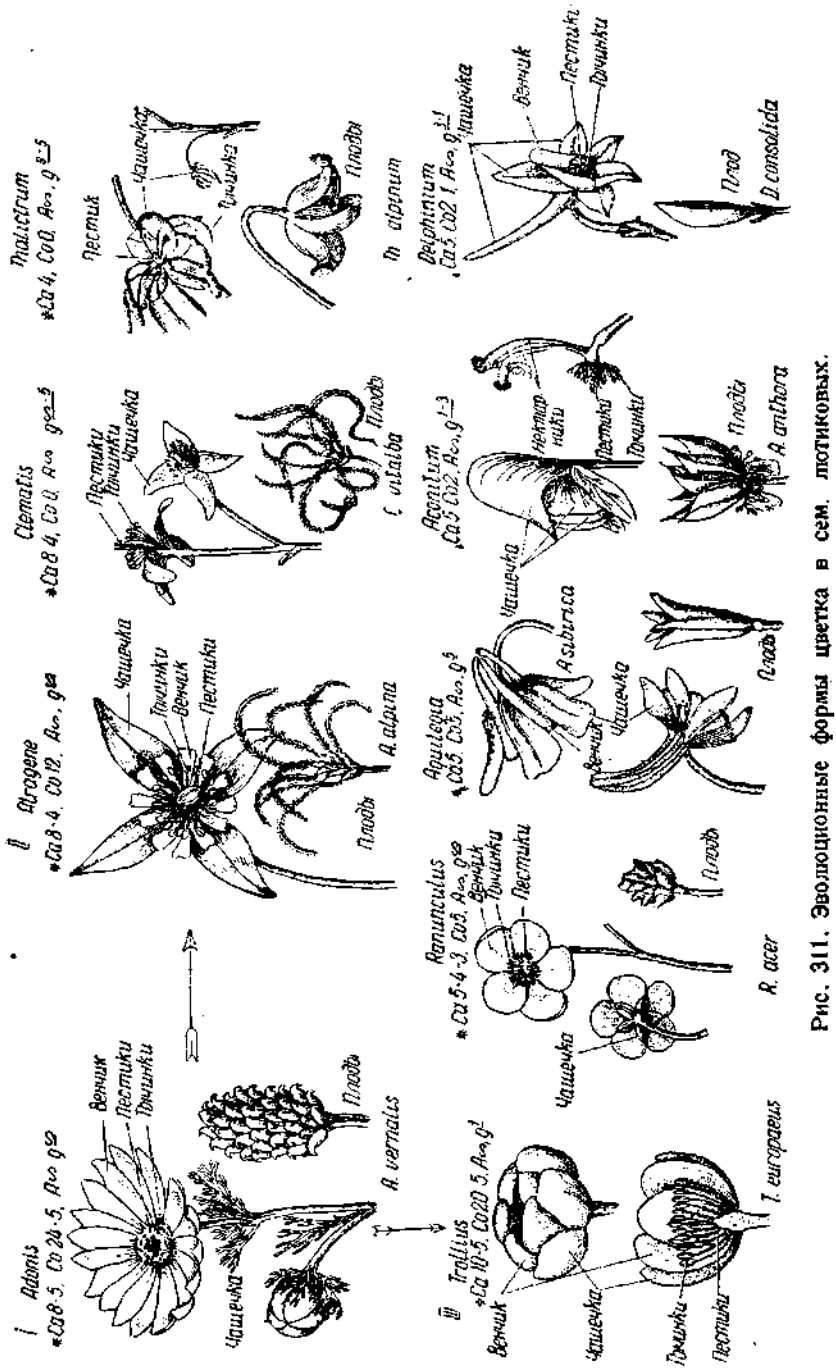


Рис. 311. Эволюционные формы цветка в сем. лютиковых.

Таким образом, в роде Delphinium внутрисемейственная эволюция достигла не только зигоморфии, но иногда и частичной сростнолепестности. Декоративные, луговые, частью ядовитые растения.

Живокость. Сокирки (D. consolida). Однолетник. Сорнополевое растение средней полосы СССР, засоряет чаще озимую рожь.

В сем. лютиковых некоторые виды рода Thalictrum и др. перешли к ветроопылению.

СЕМ. ***НИМФЕЙНЫЕ (NYMPHAEACEAE).*** Нимфейные относятся также к древним растениям тропического происхождения. От них без труда выводятся однодольные растения, им свойственны срастание двух семядолей в одну, замкнутые и разбросанные пучки (на поперечном срезе стебля). Водные и болотные крупные травянистые растения. Листья, плавающие на поверхности воды, крупные, черешковые. Цветки одиночные, очень крупные, обоеполые, правильные; околоцветник двойной, трёх- или многочленный. Тычинок много. В цветках часто имеются все переходы от тычинок к лепесткам. Гинецей иногда апокарпный, погружённый в ось. Рыльце обычно сидячее.

Кувшинка (Nymphaea).

К. белая (N. alba). Многолетнее растение. Растёт в прудах, озёрах, заводях. Почти по всему СССР.

Кубышка (Nuphar). Многолетнее, растёт в прудах.

Лотос (Nelumbium). Водное растение со стоячими щитовидными листьями, цветок крупный, розовый. В СССР, в устье р. Волги и в устье р. Аракса, растёт каспийский лотос (N. caspium).

В оранжереях разводится знаменитое бразильское водное растение виктория (Victoria regia и V. brasiliensis), с огромными плавающими щитовидными листьями.

СТВОЛ 2-й

Порядок **Хамамелиецветные (Hamamelidales)**

Небольшой по видовому составу порядок, близкий к магнолиевым по строению древесины, а также близкий к таким примитивным родам, как Trochodendron и Tetracentron (из многоплодниковых) по строению гинецея, особенно стилодиев; у этих родов древесина, как и у Drimys Winteri, состоит из трахеид с окаймлёнными порами. Из этого порядка здесь приводится семейство платановых, с совершенным типом ветроопыления.

СЕМ. ***ПЛАТАНОВЫЕ (PLATANACEAE).*** Однодомные деревья. Корка светло-зелёная. Листья 5—7-лопастные. Цветки в шаровидных головках, повисающих на длинных ножках (качающиеся соцветия). Плод — орешек.

Чинар, Платан восточный (Platanus orientalis). Высокое мощное дерево с развесистой кроной, родом из Малой Азии. В СССР культивируется на юге как декоративное.

СТВОЛ 3-й

Основной, наиболее полиморфный в своих ветвях, ствол эволюции двудольных растений, начинаясь от розоцветных, сильно разветвляется, причем ветви размещаются преимущественно на второй ступени развития. Многие семейства или подсемейства характеризуются вогнутым цветоложем, надпестичными цветками, однако верхняя завязь встречается чаще, чем нижняя. Семейства или подсемейства, стоящие в начале этого ряда, отличаются еще раздельнолепестностью, значительным числом тычинок, семяпочек, лепестков. В последующих семействах нередки спайнолепестность, ясно выраженные кратные отношения членов цветка и малосемянность.

Порядок **Розоцветные (Rosales)**

Обширный порядок, включающий травы, кустарники и деревья. Листья с прилистниками. Цветки правильные, циклические, реже — снаружи круговые, а внутри спиральные. Околоцветник двойной, иногда 5-членный. Тычинок 5, или 10, или неопределенное число. Плодолистиков мало, или много, или в равном числе с лепестками, сросшимися или свободными. Завязь верхняя, полунижняя и нижняя. Семяпочек 1—2—10 или много.

СЕМ. ***РОЗАННЫЕ (ROSACEAE).*** Травы, кустарники и деревья. Листья очерёдные, с прилистниками, часто приросшими к черешкам. Цветки правильные, циклические (круговые), обоеполые (бывают редко однополые), в соцветиях или одиночные. Чашечка 5-раздельная; при удвоении числа чашелистиков образуется так называемое подчашие. Венчик 5—4-лепестный. Тычинок много, обычно в кратном увеличении. Нередко тычинки прирастают к чашечке. Все члены, кроме гинецея, прикреплены к краям цветоложа. Цветоложе нектароносное, широкое, чашевидное, плоское или вогнутое, или, наконец, сильно выпуклое. Плодолистики в равном числе с чашелистиками, или их в 2—3 раза

больше, или, наконец, их много; они бывают свободными или сросшимися с внутренними стенками вогнутой оси цветка. Завязь 2—5-гнёздная. Плоды разнообразные — коробочка, орешек, костянка, ложные, сборные плоды и пр. Семена с незначительным эндоспермом. Опыление энтомофильное. Склонность к апомиксису, партенокарпии.

Обширное семейство, заключающее свыше 120 родов и более 2 000 видов. В умеренных широтах почти весь состав растений плодоводства принадлежит к этому семейству. Богатство витаминами, сахарами, органическими кислотами, эфирными маслами также свойственно розанным.

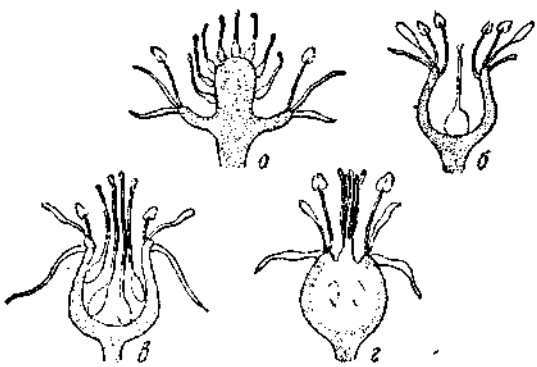


Рис. 312. Эволюция цветка в сем. розанных (Rosaceae) (схема)

а — ежевика и малина (Rubus); *б* — слива (Prunus); *в* — шиповник (Rosa); *г* — яблоня (Malus).

Семейство разделяется на четыре подсемейства.

1. Подсем. **спирейные** (Spiraeoideae). Цветоложе плоское или несколько вогнутое, цветки подпестичные, завязь из пяти плодолистиков, дающих многосемянные коробочки.

Важнейшие роды: *спирея* (Spiraea), красиво цветущие зимостойкие кустарники; *таволга* (Sorbaria). Декоративные кустарники.

2. Подсем. **розовые** (Rosoideae). Травы и кустарники. Цветки околопестичные. Плодолистиков один или много, свободных, сидящих на выпуклом или вогнутом, более или менее удлинённом цветоложе. Плоды нераскрывающиеся.

Ежевика (Rubus). Кустарники, полукустарники и многолетние травянистые растения. Стебли большей частью покрыты шипами. Цветки обоеполые, иногда двудомные. Опыление перекрёстное. Плод — многокостянка. Каждая костяночка прикреплена к цветоложу тончайшей плодоножкой.

Виды рода ежевика легко скрещиваются и образовали в природе множество гибридных форм. Плоды многих дикорастущих видов используются местным населением в свежем виде, сушёном, особенно же на варенье, конфеты, сиропы и пр. Вследствие содержания салициловой кислоты в плодах некоторых видов (малина), высушенные сборные плоды являются отличным потогонным и жаропонижающим средством. Многие виды ежевики растут сплошными колючими зарослями.

В СССР виды ежевики широко распространены; свыше 40 видов. Культура малины в СССР имеет широкие размеры.

Главнейшие виды:

а) Малина (R. idaeus). Стебли усажены шипами и щетинками. Соцветия кистевидные. Плоды красные или янтарные, ароматные, сладкие. Распространённое культурное и дикорастущее растение. В диком виде — в северной и средней полосах СССР, на Кавказе. По рощам, кустарникам. Мичуриным выведены сорта: «м. продуктивная», «Техас» и др. б) Ежевика сизоватая (R. caesius). Полукустарник с ползучими стеблями. Плод тёмнолиловый, крупный, сладкий. В диком виде по всей европейской части СССР, в азиатской — до Алтая; на Кавказе и в Средней Азии. Растёт по кустарникам, в рощах и на открытых местах. Мичуриным выведен сорт «изобильная» (путём отбора). в) Морошка (R. chamaemorus). Травянистый многолетник. Вегетативные побеги ползучие, укореняющиеся; плодущие побеги прямые, с одиночным цветком. Цветки однополые. Плод сперва красный, потом желтеющий, отдельные костянки крупные, съедобные в мочёном виде, перерабатываются на варенье, наливки. Растёт обильно в Арктике, спускаясь до 55° северной широты. г) Поленика (R. arcticus). Травянистый двудомный многолетник. Плоды тёмнокрасные, съедобные. Распространена в тундре.

Земляника (Fragaria). Многолетние травянистые растения. Корневище образует надземные ползучие побеги-усы. Цветки обоеполые, иногда двудомные. Цветоложе после оплодотворения сильно разрастается, становится мясистым и сочным, образуя плод, называемый ягодообразной многосемянкой.

В СССР 6 диких видов и 2 культурных. Дикие виды в СССР растут повсюду, кроме Таджикистана и Нижней Волги. На севере доходит до 67° северной широты в Европе и до 60° северной широты в Азии. Растут в редколесьях, по кустарникам, на лугах. В культуре распространена клубника и крупноплодная земляника; плоды ароматные, используются в свежем виде, а также в кондитерских изделиях, вареньях, сиропах и пр.

а) З. лесная (F. vesca). Травянистый многолетник. Семянки поверхностные, многочисленные. По всему СССР. Витаминов мало. Промысловый сбор развит на севере. б) З. крупноцветная (F. grandiflora). Нередко крупные растения. Листья тройчатые. Соцветие многоцветковое, цветки чаще обоеполые. В диком виде неизвестна, только в культуре. Вероятно, гибридного происхождения. Возделывается по всему СССР. Плоды используют в свежем виде; их также сульфитируют и замораживают, сохраняя свежий вкус на долгое время; переработка в кондитерском и винном производствах весьма разнообразная. в) Клубника (F. elatior). Двудомный многолетник. Листья перистосложные. Плоды тёмновишневого цвета. Мякоть с мускусным ароматом. В диком виде в европейской части СССР. Растёт в высокотравных лугах и лесах. Теневое растение. В культуре встречается реже. г) Клубника восточная (F. orientalis). Цветки обоеполые. Плоды

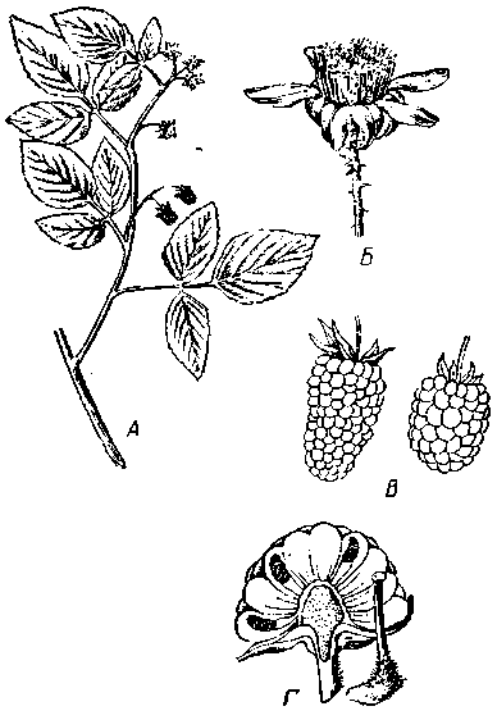


Рис. 313. Малина (Rubus idaeus)

А — ветвь; *Б* — цветок (чашелистики загнуты); *В* — плод (многокостянка); *Г* — разрез плода и пестик.

Рис. 314. Цветущая ветвь и сборный плод земляники (ягодообразная многосемянка) (Fragaria grandiflora).

пурпурные. Растёт на лугах Дальнего Востока, Восточной Сибири, отчасти Якутской АССР. В культуру вводится. Промысловый сбор с дикорастущих сильно развит.

Лапчатка (Potentilla). Многолетние и однолетние травы. Листья пальчатораздельные (3—5), реже перистые. Плод — многосемянка. По всему СССР.

Лапчатка болотная, сабельник (Comarum palustre). Многолетник. Сильно распространённое и очень характерное растение болот севера и лесной зоны СССР.

Лабазник шестилепестный (Filipendula hexapetala). Многолетник, с корневыми крахмалистыми клубнями и перистыми листьями; в степях СССР.

Манжетка (Alchimilla). Многолетники и однолетники. Листья дланевидно-рассеченные или лопастные, с прилистниками. В СССР около 150 видов; часты на лугах. Некоторые виды являются сорняками лугов. Апомикты. Куропаточья трава (Dryas). Тундровый полукустарничек, ландшафтное растение. Кровохлёбка (Sanguisorba). Луговое травянистое растение.

Шиповник, роза (Rosa). Кустарники. Побеги покрыты шипами. Листья перистые. Цветоложе кувшинообразно-вогнутое. Лепестков 5. Тычинки многочисленные; плодолистиков много (в гипантии), каждый из них с одной семяпочкой; столбики выставляющиеся. Плод — ложная многосемянка, сидящая на мясистом, но не сочном цветоложе; цветоложе некоторых видов весьма богато витамином С.

Полиморфный род. В СССР свыше 60 видов. Растут вообще в северном полушарии, образуя в горах, особенно в Средней Азии и на Кавказе, заросли на каменистых склонах.

Апомикты (часто). Виды склонны к махровости, и некоторые дали многочисленные сорта декоративных роз (например, знаменитые «чайные» розы). Помимо цветоводства, розу используют в эфиро-масличной промышленности. Эфироносными видами являются R. centifolia, R. gallica и др. Возделываются в Крыму, на Кавказе и в южных районах Средней Азии. Некоторые виды (R. canina, как долговечная) пригодны для полезащитных лесонасаждений.

3. Подсем. **яблоневые** (Pomoideae). Цветоложе вогнутое. Завязь нижняя, состоит из 2—5 плодолистиков, столбиков 2—5 или 1; тычинок обычно 20 (или 25, 10), чашелистиков и лепестков по 5. Плодолистики при образовании плода чаще срастаются между собой и с разрастающимися листовыми элементами оси цветка, образуя ложный плод. На верхушке плода—остатки чашечки.

Кизильник (Cotoneaster). Кустарники. Цветки обоеполые, в кистях. Плоды мелкие, красные или чёрные. На Кавказе 4 вида, в Средней Азии — 7 видов. Плоды почти несъедобны.

Рис. 315. Цветок и плоды шиповника (Rosa).

Рис. 316. Махровая роза.

Айва продолговатая (Cydonia oblonga). Дерево. Молодые ветки пушистые. Листья сверху голые, снизу беловойлочные. Цветки одиночные. Плод—ложная многосемянка; мякоть с каменистыми клетками. Семена легко ослизняются. Самоопыляется. В диком виде в лесах Дагестана, Грузии, Абхазии, Азербайджана. В культуре — на юге СССР. Часто служит подвоем для плодовых пород. Мичуриным выведена «айва северная».

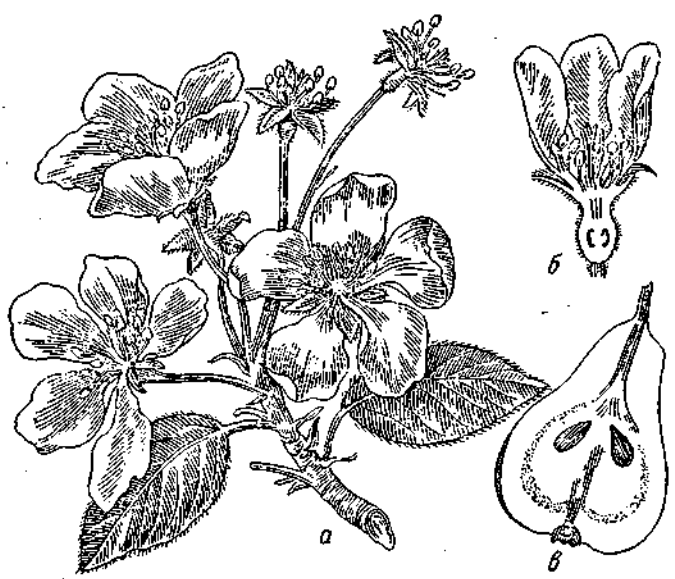


Рис. 317. Груша обыкновенная (Pirus communis)
а — соцветие; *б* — разрез цветка; *в* — разрез ложного плода.

Груша (Pirus). Деревья и кустарники. Некоторые веточки у многих видов видоизменены в длинные колючки. Листья цельные, прилистники рано опадают. Цветки в щитках, обычно по 6—9 (4—17), правильные, обоеполые. Первым расцветает самый нижний цветок в щитке, за ним следуют акропетально все остальные (отличие от яблони). Чашечка 5-лопастная, венчик 5-лепестный, белый. Тычинок 20—50, в три круга. Столбиков 5, они до основания раздельные (чем также груша отличается от яблони). У основания каждого из пяти плодолистиков по две семяпочки (ещё отличие от яблони). Опыление энтомофильное. Плод—ложная костянка, с хрящеватым эндокарпием. Крупный род, обитает в Старом и Новом Свете. В СССР на одном только Кавказе 25 видов дикорастущих.

Наиболее распространённый в культуре вид: а) Г. обыкновенная (P. communis). В диком виде в СССР, в европейской части, доходит до 50° северной широты; обильно растёт в лиственных лесах Кавказа, Крыма, в западном Тянь-Шане, в Фергане. В культуре во многих районах СССР. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений. б) Г. уссурийская (P. ussuriensis). Крона шаровидная. Плод округлый, 3—4 *см* в поперечнике. Растёт на Дальнем Востоке. Зимостойкий вид. Отличный подвой. Широко использована в целях гибридизации Мичуриным. в) Г. лохолистная (P. eleagnifolia). Деревцо с колючками. Молодые побеги густо опушённые. Плоды мелкие, до 3 *см* в диаметре, сочные, съедобные. Растёт на Кавказе, в Крыму, в лесах. Наибольшее число диких видов на Кавказе: P. Grossheimii, P. salicifolia, P. Sosnovskii, P. Takhtadhiani и др. Мичуриным выведено и помологически описано свыше 25 выдающихся сортов груши.

Яблоня (Malus). Деревья, иногда кустарники. Цветки в зонтиковидных кистях, обоеполые, тычинок 20—50. Отличается от рода «груша» (Pirus) сочетанием нескольких признаков: а) в соцветии первым расцветает самый верхний цветок; б) в каждом гнезде завязи по 4—6 семяпочек; в) столбики в основании сросшиеся; г) эндокарпий твёрдый, хрящеватый.

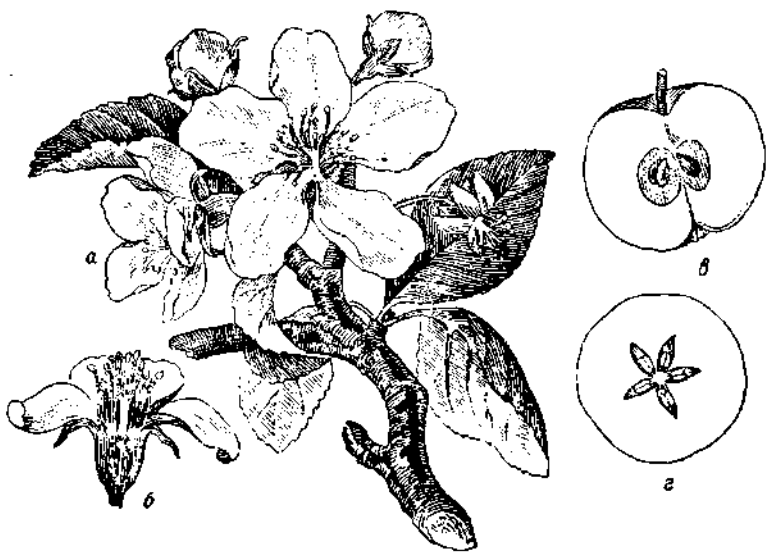


Рис. 318. Яблоня (Malus domestica)

а — соцветие; б — цветок в разрезе; в — ложный плод в продольном, г — в поперечном разрезе.

Плод большей частью шаровидный, на обоих концах вдавленный, со специфическим вкусом, резко отличным от вкуса груши.

В диком виде обитает в Азии, на Кавказе, в Сёверной Америке. В СССР около 10 видов в диком состоянии. В культуре по всему СССР, до севера. Важнейшее плодовое дерево умеренных широт.

а) Я. домашняя (M. domestica). Обычная культурная яблоня, известная во множестве сортов на земном шаре. По существу, это сборный условный вид, так как в образовании сортов участвовали разные виды. б) Я. лесная (M. silvestris). Кустарник или дерево, ветви растопыренные, с колючками; плоды мелкие. В широколиственных и смешанных лесах европейской части СССР. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений. в) Я. ранняя (M. praecox). Кустарник. Плоды до 2,5 *см* в диаметре. В лесах по речным долинам европейской части СССР. г) Я. Сиверса (M. Sieversii). Дерево с широкой кроной, отличается необыкновенной корнеотпрысковой способностью (см. стр. 187 и рис. 157). Широко распространена в орехово-яблоневых лесах Средней Азии. Плоды крупные. д) Сибирская яблоня (M. Pallasiana). Деревцо с извилистым стволом; плоды до 1 *см* длиной, шаровидные, на длинной ножке. В лесах Восточной Сибири. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений в европейской части СССР. е) M. orientalis. В лесах Кавказа.

Мичуриным выведено и помологически описано 43 отличных сорта разных яблонь для средней полосы СССР.

Имеются маньчжурский и сахалинский виды яблони.

Рябина (Sorbus). Деревья. Листья очередные, перистые, лопастные или цельные, с прилистниками. Цветки в многочисленных щитковидных соцветиях, правильные, обоеполые. Лепестков и чашелистиков по 5. Тычинок 15—25. Плод — ложная костянка. Плоды съе-

добны, особенно после заморозков; богаты каротином (провитамином А). В СССР свыше 30 видов.

Р. обыкновенная (S. aucuparia). Листья непарноперистые. Плод мелкий, до 1 *см* длиной, красный, вкус вяжущий. В диком виде по всему СССР (рекомендована для полезащитных лесонасаждений). Плоды используются в переработанном виде на мармелад, пастилу, настойки («рябиновка») и пр. У S. aucup. var. edulis — плод сладкий. Имеются кавказские, среднеазиатские, сибирские виды. Мичуриным выведено 5 десертных сортов гибридной рябины.

Ирга (Amelanchier). Кустарники. Цветки в верхушечных кистях. Тычинок 20, в трёх кругах. Плод шаровидный или грушевидный, тёмносиний, сладкий, сочный. Очень холодостойкие растения, на севере доходят почти до 70° северной широты. Плоды употребляются в свежем и сушёном виде, в переработке — на варенье, пастилу, компоты и кисели, особенно же на вино. Хороший подвой для яблонь.

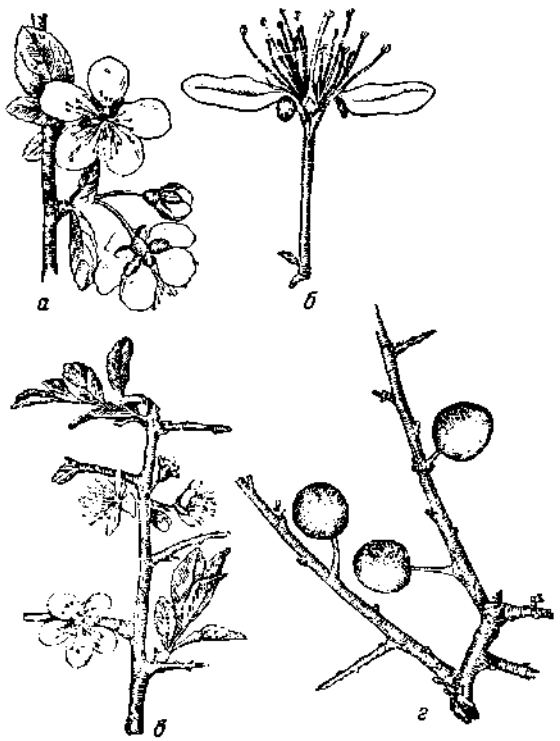


Рис. 319. Слива (Prunus)

а — соцветие домашней сливы (P. domestica); *б* — цветок в разрезе; *в*, *г* — ветви тёрна (P. spinosa) с цветками и плодами.

И. круглолистная (A. rotundifolia). Плоды тёмнолиловые, шаровидные. На Кавказе в диком виде.

Мушмула (Mespilus).

М. германская (M. germanica). Кустарник. Цветки одиночные. Плод — сочная многокостянка, кисло-сладкий. Крым, Кавказ; в Средней Азии — только в Копет-Даге, единично.

Боярышник (Crataegus). Деревья и кустарники. Ветви часто с колючками. Листья пальчатолопастные, с прилистниками. Цветки обоеполые, в щитках. Плоды у некоторых видов съедобные, как, например, у C. azarolus, C. orientalis и др. В диком состоянии в СССР около 30 видов. Имеют декоративное значение, а кое-где и пищевое (плоды в переработанном виде).

4. Подсем. сливовые (Prunoideae). Деревья и кустарники. Цветок околопестичный, плодолистик 1, не срастающийся с осью цветка, столбик 1. Цветоложе вогнутое. При разрастании завязь разрывает стенки цветоложа. Цветоложе плёнчатое или кожистое, не мясистое. Семяпочек 1—2. Плод — костянка.

Слива (Prunus). Деревья и кустарники. Листья цельные, очередные. Цветки на цветоножках, одиночные или по 2—3, обоеполые, чашелистиков и лепестков по 5; тычинок много. Плод сочный, покрытый сизым налётом. Косточка сжатая, приплюснуто-яйцевидная, длина обычно превышает ширину. Плод обычно отделяется с плодоножкой. В СССР 5 видов. Дикие и культурные растения, встречаются в лесах, по балкам и т. п.

а) С. домашняя, садовая (P. domestica). Дерево до 10—12 *м* высоты. Цветки обычно парные. Плоды висячие, косточка часто лежит свободно. В диком состоянии вид достоверно не установлен, на Кавказе он одичалый, а не дикий. Культурное плодовое растение, распространённое на большей части СССР, преимущественно в средней и южной полосах (до 57° северной широты). Плоды используют в свежем или сушёном виде, перерабатывают в компоты, варенье, джемы, наливки; глазируют, употребляют для тортов и пр. Мичуриным выведено и помологически описано 13 сортов для средней полосы европейской части СССР. б) Тёрн, терновник (P. spinosa). Небольшой многоветвистый кустарник, очень колючий. Цветки одиночные, появляются раньше листьев. Плоды прямостоячие, мелкие, шаровидные, на вкус терпкие. Косточка вздутая. В диком виде почти по всей европейской части СССР (кроме северной), в Западной Сибири, на Кавказе — в степях, балках, по кустарникам и тугайным лесам. Плоды в свежем виде мало съедобны, но после заморозка очень вкусны. Используются для наливок. Мичурин вывел отличные сорта: «тёрн сладкий» и «т. десертный». в) Алыча (P. divaricata, P. cerasifera). Дерево до 8 *м* высотой, с колюч-

ками. Побеги голые. Цветки одиночные. Тычинок 25—30. Плоды эллиптические или шаровидные, на поникающих плодоножках, жёлтые или красные, реже синие. В диком виде в горных лесах Кавказа и Средней Азии. Там же культивируется. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений на юге европейской части СССР. г) Слива уссурийская (P. ussuriensis). Плоды мелкие, до 2,5 *см* длины. Дико обитает в Приморье. Весьма холодостойкий вид. Культивируется в Восточной Сибири. Имеется ещё ферганская слива (P. ferganica).

Абрикос (Armeniaca). Крупные деревья с развесистой кроной, стволы с сильно трещиноватой корой. Цветки на очень коротких цветоножках. Завязь и плод опушённые. В СССР 3 вида в диком состоянии.

а) А. обыкновенный (A. vulgaris). Дерево. Побеги голые. Листья с длинными черешками. Цветки распускаются раньше листьев. Лепестки белые, с наружной стороны розовые. Завязь опушённая. Плоды торчащие кверху или по сторонам, жёлтые или оранжевые, ароматные, более или менее сочные. Косточка свободная. В диком виде растёт на южных освещённых склонах Тянь-Шаня. Широко культивируется в Средней Азии, на Кавказе, в Крыму, на юге европейской части СССР, до северной границы Украины. Мичуриным выведено и помологически описано 8 сортов абрикоса для средней полосы европейской части СССР. Плоды абрикоса обычно употребляются в свежем виде. Высушенные, окуренные серой и без косточек представляют ценный пищевой продукт (курага, урюк, гаргари). Сушатся легко и сохраняются всю зиму. Перерабатываются на варенье, компоты, джемы, пат абрикосовый, ликёр абрикотин и многие другие продукты. Рекомендован для полезащитных лесонасаждений на юге. б) А. сибирский (A. sibirica). Кустарник. Плоды мелкие, сухие, несъедобные. Растёт в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. в) А. маньчжурский (A. manshurica). Дерево. г) A. dasycarpa. Плоды тёмнопурпуровые, с длинной цветоножкой; в Средней Азии.

Рис. 320. Абрикос (Armeniaca vulgaris): цветущая ветвь и костянка (в разрезе).

Персик обыкновенный (Persica vulgaris). Дерево. Листья ланцетные. Цветки сидячие или почти сидячие, распускаются раньше листьев, яркорозовые, крупные; самоопыляются. Плод шаровидный, крупный, покрытый пушком, очень сочный, ароматный, сладкий. Мякоть обычно срастается с косточкой. Косточка очень твёрдая, морщинистая; отличающаяся от других родов. В СССР только в культурном состоянии. Родина — Китай. Возделывается на юге европейской части СССР, особенно же в Средней Азии, на Кавказе и в Крыму. Ценное плодовое растение. В Фергане есть другой вид (P. ferganensis).

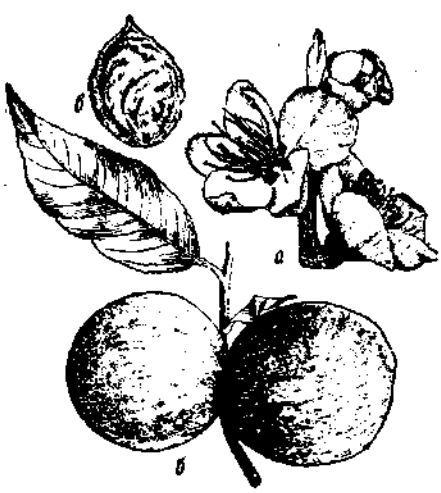


Рис. 321. Персик (Persica vulgaris)

а — цветки; *б* — плоды; *в* — косточка.

Миндаль (Amygdalus). Деревья и кустарники. Листья ланцетные, на коротких черешках. Цветки сидячие или почти сидячие, плоды — также. Лепестки розовые или белые. Цветки распускаются до появления листьев. Плод — сухая костянка. Мезокарп кожистый, сухой. В СССР 17 видов в диком состоянии.

М. обыкновенный (A. communis). Дерево до 6 *м* высоты. Листья ланцетные. Плод с кожистым сухим мезокарпом, сжатый, с войлочным опушением. Косточка твёрдая или нередко хрупкая, перфорированная. Семя часто сладкое, иногда горькое. В диком состоянии в виде больших зарослей встречается в Туркменской ССР, в ущельях Копет-Дага. Возделывается в Средней Азии, на Кавказе и в Крыму. Цветёт очень рано, поэтому у нас нередко цветки побиваются весенними заморозками. Используется только семя, особенно широко в кондитерском производстве на различные пирожные, марципан, миндальное молоко (оршад) и пр. Имеет широкое применение в медицине — миндальная эмульсия, миндальная вода, амигдалин.

Остальные виды миндаля произрастают преимущественно в Средней Азии и в Закавказье. В Армении растут миндаль Фенцля (A. Fenzliana), м. урарту (A. urartu),

м. зангезурский и др. В Средней Азии — м. бухарский (A. bucharica), м. Вавилова (A. Vavilovii) и др. Один вид, так называемый бобовник (A. nana), небольшой кустарник, широко распространён в степях европейской части СССР, Западной Сибири, Предкавказья.

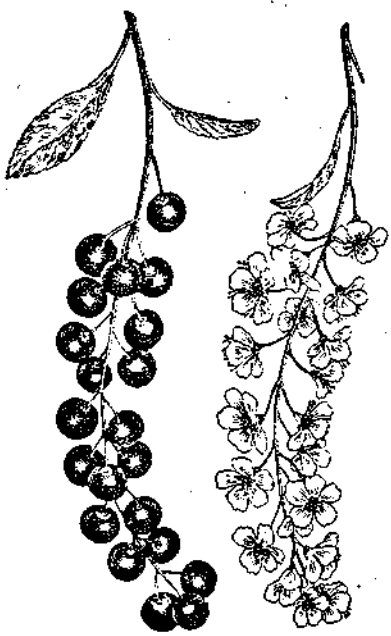


Рис. 322. Кисти черёмухи (Padus racemosa) с плодами и цветками.

Вишня (Cerasus). Деревья и кустарники. Цветки в простых зонтиках, на длинных цветоножках. Чашелистиков и лепестков по 5. Костянка обычно шаровидная, небольшая (родовой признак). В СССР в диком состоянии 20 видов. Возделываются два вида.

а) В. обыкновенная (C. vulgaris). Дерево. Ствол красноватый. Листья эллиптические. Цветки по 2 или несколько, цветоножки длинные, в основании срастаются. Плод висячий, более или менее крупный (в зависимости от сорта); мякоть очень сочная, кислосладкая; в СССР разводится во всей средней и южной полосах, на севере доходит до юга Карело-Финской ССР. Дичает во многих районах. Плоды используются в свежем состоянии, а также в сушёном виде; перерабатываются на компоты, варенье, наливки, вишнёвый сок, конфеты; сульфитируются и замораживаются и т. п. б) Черешня (C. avium). Мощное высокое дерево, достигающее 25 *м* высоты. Ствол серый. Листья висячие, в основании черешка две желёзки. Плоды у дикой черешни мелкие, почти чёрные, чуть горьковатые, сильно красящие; у культурных сортов — шаровидные, часто очень крупные и сладкие. В диком виде черешня растёт в горных лесах Кавказа, а также на юго-западе Украины и в Молдавии. Культивируется в южной полосе СССР, на Украине, Кавказе, в Крыму, Средней Азии. Употребляется в свежем виде и идёт на компоты, варенье и пр. в) Антипка (C. mahaleb). Кустарник. В зарослях кустарников и в лиственных лесах юго-западной Украины, Молдавии, в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Используется широко как подвой, семена содержат амигдалин.

Рис. 323. Цветение махрового персика в Никитском ботаническом саду.

Мичуриным выведено и помологически описано 28 сортов вишни, черешни, гибридов между ними, гибридов между вишней и черёмухой.

Другие виды Cerasus — на Кавказе, в Средней Азии и на Дальнем Востоке. Особенно перспективна для культуры *C. fruticosa*, широко распространённая в европейской части СССР, в Западной Сибири. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений.

Черёмуха кистевидная (Padus racemosa) Дерево. Соцветие — длинная многоцветковая кисть, висячая, цветки белые, очень ароматные. Костянки мелкие, шаровидные, чёрные; съедобные, но вяжущие. Косточка немного морщинистая. Плоды используются для приготовления наливок. В приречных лесах европейской части СССР, в Западной Сибири, в западном Кавказе.

Лавровишня лекарственная (Laurocerasus officinalis). Кустарник с вечнозелёными листьями, до 3 *м* высоты. Листья продолговато-овальные, глянцевые, неопадающие. Цветки в длинных кистях, мелкие, белые. Плод яйцевидный, чёрный, мелкий, глянцевый. В диком состоянии, как подлесок, лавровишня растёт в лесах Западной Грузии. В ущельях Аджарии образует вечнозелёные леса (!). Лекарственное растение.

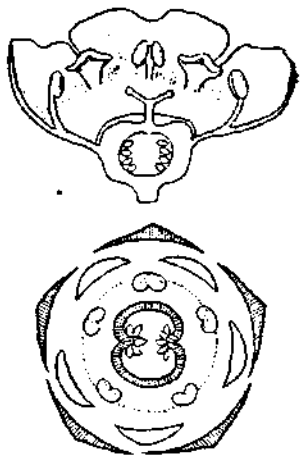


Рис. 324. Разрез и диаграмма цветка сем. камнеломковых (Saxifragaceae).

СЕМ. ***КАМНЕЛОМКОВЫЕ (SAXIFRAGACEAE).*** Травы, кустарники и деревья. Листья простые, очередные, без прилистников. Цветки правильные, обоеполые, редко однополые, с прицветниками или без них. Околоцветник двойной или простой, 5- реже 4-раздельный, число тычинок соответственное (5—4) или вдвое большее. Пестик из 2—4 плодолистиков, более или менее сросшихся между собой; каждый из них со своим столбиком. Завязь верхняя, полунижняя, или нижняя, многогнёздная, семяпочки многочисленные. Плод—коробочка или ягода. Семейство делится на 3 подсемейства: а) Saxifragoideae, б) Hydrangeoideae и в) Ribesoideae.

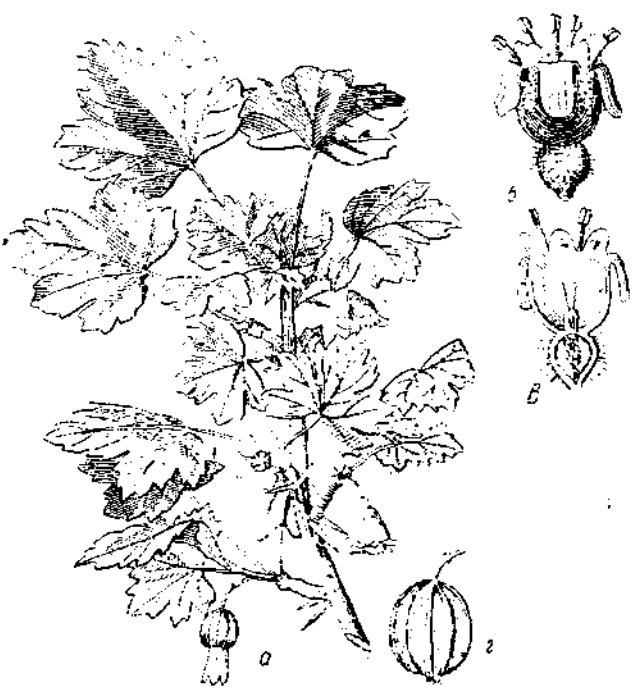


Рис. 325. Крыжовник (Grossularia reclinata)

а — ветвь с цветками и ягодами; *б* — общий вид цветка; *в* — цветок в разрезе; *г* — ягода.

Подсем. **Saxifragoideae.** Травы. Листья очередные, завязь верхняя или полунижняя.

Бадан толстолистный (Bergenia crassifolia). Многолетнее травянистое. Корневище толстое, чёрное, в изломе жёлтое. Листья прикорневые, крупные, остающиеся зелёными под снегом. Цветонос безлистный, цветки яркорозовые. Растёт по всей Сибири до Дальнего Востока, в лесах. Корневища и листья богаты таннидами. Переработка растения даёт чистый технический танин, галловую кислоту, арбутин и гидрохинон, невыгорающую краску «хаки» и пр.

Подсем. **Hydrangeoidae.** Кустарники, деревья. Листья супротивные.

Гортензия (Hydrangea). Кустарник. Одичал в субтропиках Грузии. Декоративное.

Подсем. **Ribesoideae.** Кустарники. Цветки 5-членные, обоеполые или двудомные. Завязь нижняя.

Смородина (Ribes). Кустарники без шипов, иногда с

шипами. Листья очередные. Цветки в кистях или пучками. Чашелистиков, лепестков и тычинок по 4—5. Завязь нижняя, одногнёздная. Плод — ложная ягода, в образовании сочной части принимают участие интегументы семяпочек. В СССР более 30 видов, растущих во всех широтных зонах до Полярного круга.

Важнейшие виды:

а) С. о б ы к н о в е н н а я (R. vulgare). Кустарник. Соцветие до 8 *см* длины. Ягода шаровидная, красная или чуть желтоватая и прозрачная, кисловато-сладкая. Возделывается повсюду в СССР, кроме Крыма. В диком виде во Франции. б) С. к р а с н а я (R. rubrum). Кустарник. Кисти вверх торчащие, короткие; ягоды крупные, хорошего качества. В диком виде в Арктике, в Сибири. Вполне пригодна для культуры на севере. в) С. м а л о ц в е т к о в а я (R. pauciflorum). Кустарник с пушистыми побегами; корнеотпрысковый; ягода крупная, очень вкусная, плодоношение обильное. Необходимо ввести в культуру. Растёт дико в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. г) С. ч е р н а я (R. nigrum). Кустарник со специфическим запахом. Ягода крупная, чёрная или бурая, с желёзками, с характерным запахом. Культивируется. В диком виде в Европе и Азии, доходит до 65° северной широты. Ягоды едят сырыми и перерабатывают на варенье, мармелад, соки, вино. Ягоды очень богаты витамином С. д) С. з о л о т и с т а я (R. odoratum). Рекомендована для полезащитных лесонасаждений.

Крыжовник (Grossularia). Кустарники. Узлы и междоузлия побегов покрыты шипами. Цветки обоеполые. Плод — ягода.

В СССР в диком состоянии 3 вида в европейской части, 1 вид в Джунгарском Алатау, Тарбагатае, на Алтае и в Саянских горах. 50 видов на земном шаре в диком состоянии, из них несколько видов в культуре.

а) К. о т к л о н ё н н ы й (G. reclinata). Наш обычный культурный; на Кавказе дико. б) К. и г о л ь ч а т ы й (G. acicularis). Шипы игловидные. В диком виде — в Сибири и Казахстане. Ягоды съедобны. Устойчив к сферотеке.

Порядок **Бобовоцветные (Leguminosales)**

Деревья, кустарники, лианы и травы. Листья с прилистниками или без них. Сильно распространены сложные листья. Цветки в соцветиях или одиночные, неправильные и правильные, чашелистиков 5, сросшихся или свободных. Чашечка нередко кажется двугубой; это происходит оттого, что на одной стороне чашечки срастаются 3 зубца, а на другой 2 зубца. Лепестков большей частью 5, свободных или сросшихся (все между собой или частично). У некоторых родов число лепестков 0—1 или 3. Тычинок 4, 5, 10 или много, свободных или сросшихся нитями в трубку. У некоторых представителей 2—3 тычинки; имеются виды со стаминодиями в цветках. Число плодолистиков 1, в редких случаях больше. Завязь верхняя, одногнёздная, семяпочки располагаются двухрядно вдоль шва. Плод — боб, раскрывающийся по шву и по створкам, редко распадающийся на членики с заключёнными в них семенами. Семя без эндосперма и перисперма, семядоли мясистые.

Крупный порядок, заключающий одно семейство с тремя подсемействами; представители его распространены на всех континентах.

С Е М. ***БОБОВЫЕ (LEGUMINOSAE)***. Характеристика семейства та же, что и для порядка Leguminosales. Имеет непосредственную связь с розоцветными, от которых произошло и развилось в самостоятельный порядок. В семействе бобовых можно проследить эволюцию всех органов, особенно же цветка (от неопределённого числа частей андроцея к определённому, от правильного цветка— к неправильному). Особенностью является образование клубеньков на корнях вследствие симбиоза с клубеньковыми бактериями, усваивающими атмосферный азот; поэтому бобовые растения богаты белками и являются накопителями азотистых веществ в почве. Зелёная масса бобовых, а в ряде случаев и семена, имеют крупное кормовое значение; зелёная масса используется также в качестве удобрения. Это семейство, вместе со злаками, обеспечивает основную кормовую базу животноводства и составляет существенную часть травопольной системы земледелия. Зелёные плоды или зрелые семена бобовых съедобны (горох, фасоль, чечевица, соя, бобы, нут, арахис). Семена арахиса и сои дают ценное жирное масло. Австралийские акации дают лучшие дубильные экстракты, аравийские — лучший гуммиарабик. Некоторые бобовые являются сильными инсектисидами, например, виды тефрозии, или незаменимыми кра-

сильными растениями, как, например, кампешевое дерево, дающее гематоксилин. Текстильное значение имеют кроталярии, дрок и др. Наконец, среди бобовых много ценных древесных пород, как лжеакация, гледичия и пр. По количеству видов бобовые стоят на одном из первых мест (12 000 видов). Большинство культурных бобовых растений земного шара успешно возделывается в СССР.

Бобовые разделяются на 3 подсемейства: 1) мимозовые (Mimosoideae), 2) цезальпиниевые (Caesalpinioideae) и 3) мотыльковые (Papilionatae).

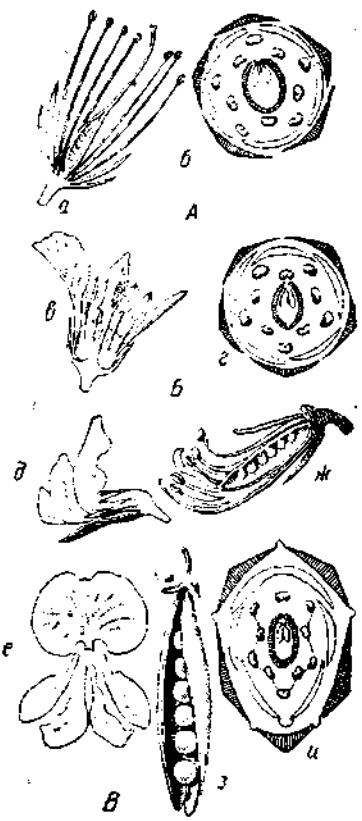


Рис. 326. Семейство бобовых (Leguminosae)

А — подсем. мимозовые (Mimosoideae): *а* — разрез цветка, *б* — диаграмма цветка; *Б* — подсем. цезальпиниевые (Caesalpinioideae), *в* — разрез цветка, *г* — диаграмма цветка. *В* — подсем. мотыльковые (Papilionatae): *д* — цветок; *е* — части венчика (парус, крылья и части лодочки); *жс* — разрез через андроцей и гинецей, *з* — вскрывшийся боб, *и* — диаграмма цветка.

Подсем. мимозовые (Mimosoideae). Деревья, кустарники, реже травы. Цветки правильные, околоцветник 4—5-листный, более или менее сростнолистный. Тычинок 4, 5, 10 или чаще много; тычинки длинные, свободные или сросшиеся нитями, окрашенные.

Альбизия шелковистая (Albizzia Julibrissin). Дерево. Листья двоякоперистосложные, на ночь складываются. Цветки в головчатых соцветиях. Тычинки многочисленные, яркорозовые, сильно выставляющиеся из околоцветника. Красивое декоративное растение. В диком состоянии — в юго-восточном Азербайджане (Талыш).

Акация серебристая (Acacia dealbata). Деревья и кустарники. Листья перистые или в виде филлодиев. Превращение черешков в филлодии сопровождается обычно утерей прилистников. Виды с перистыми листьями имеют прилистники. Филлодии различной формы — от широкояйцевидной до игольчатой. Перистость сложная, тройкая. Первые листья у всех акаций всегда перистые, филлодии появляются позднее. Цветки 4—5-членного типа, в многоцветковых головках, нередко собранных в сложные кистевидные соцветия. Чашелистики нередко редуцированные, сросшиеся или свободные. Лепестки венчика свободные или сросшиеся с тычинками. Тычинки многочисленные, жёлтого или оранжевого цвета, придающие красивую внешность цветку. Пестик с длинным столбиком. Завязь со многими семяпочками. Бобы серповидно изогнутые или прямые, несколько чёткообразные.

Субтропические и тропические деревья и кустарники, отличающиеся быстрым ростом. Некоторые виды успешно растут на Черноморском побережье Грузии. В особенности вид серебристая акация (A. dealbata) с парно-двоякоперистыми листьями и многочисленными цветками, жёлтыми от тычинок. Цветущие ветви этой акации первыми продаются зимой, в марте, на улицах Москвы, доставленные из Батуми. Содержит ценные дубильные вещества, древесина используется на крепление шахт и является сырьём для превосходной бумаги.

Мимоза (Mimosa), тропический род. Листья перистые, обнаруживающие нередко (M. pudica) крайнюю чувствительность к раздражению.

Подсем. **цезальпиниевые** (Caesalpinioideae). Тропические, реже субтропические, деревья и кустарники. Листья часто перистые. Цветки более или менее зигоморфные с восходящим почкосложением в цветочных бутонах (лепестки прикрывают друг друга доверху). В этом подсемействе встречается свободнолистная чашечка, венчик редуцирован до 0—1—3 лепестков; встречаются также стаминодии. Тычинки свободные. Всё подсемейство включает около 900 видов, из них половина входит в один род кассия (Cassia), тропический.

К подсемейству цезальпиниевых относятся следующие виды:

а) Сенна индийская (Cassia angustifolia). Полукустарник, до 2 *м* высоты. Листья парноперистые. Тычинок 10, свободных. Высушенные листья используются в фармакопее как превосходное слабительное. Возделывается в субтропиках Грузии и Таджикистана. б) Сенна итальянская (C. obovata). Листочки обратнояйцевидные. Возделывается там же. в) Рожковое дерево (Ceratonia siliqua). Листья парноперистые, неопадающие. Цветки мелкие, в кистях, двудомные и полигамные. Кисти возникают прямо на го-

лых ветвях (каулифлория). Боб мясистый, мякоть очень сладкая, богатая сахаром (так называемые «рожки»). Изредка возделывается во влажных субтропиках Грузии и Азербайджана.

Гледичия (Gleditschia). Деревья с ветвящимися колючками.

Виды: 1) Г. обыкновенная (G. triacanthos). Дерево. Колючки твёрдые, 4—7 *см* длины. Успешно культивируется на юге. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений на юге европейской части СССР. Бобы созревают в октябре и остаются на деревьях до весны. 2) Г. каспийская (G. caspica), до 5 *м* высоты. Колючки не очень жёсткие. Дикорастущее в лесах Талыша.

Подсем. **мотыльковые** (Papilionatae). Травы, кустарники и деревья. Листья перистые, пальчатые и тройчатые. Соцветие — кисть или головка, реже цветки одиночные. Цветки с прицветниками, обоеполые, неправильные. В отличие от подсемейства цезальпиниевых цветки мотыльковых имеют нисходящее почкосложение в бутонах (лепестки прикрывают друг друга сверху вниз). Чашечка сростнолистная, наверху с 2—5 зубчиками, венчик 5-лепестный, состоит из следующих частей: верхний (в бутоне наружный), крупный, называется парусом, или флагом; два меньших боковых лепестка называются крыльями, или вёслами; два нижних лепестка образуют лодочку, не сросшуюся верхними краями, заключающую тычинки и пестик. Парус и крылья внизу с ноготками. На верхнем конце лодочка имеет щель. Тычинок 10, очень редко свободных, обыкновенно же 9 тычинок срастаются нитями в трубку, через которую проходит столбик пестика, а десятая тычинка свободная. Такие тычинки называют двубратственными. Реже все 10 тычинок срастаются и называются однобратственными. Пестик из одного плодолистика, завязь одногнёздная, верхняя, со многими или немногими семяпочками. Плод — боб, прямой или спирально скрученный и сжатый. К мотыльковым принадлежат все наши пищевые или кормовые бобовые травы.

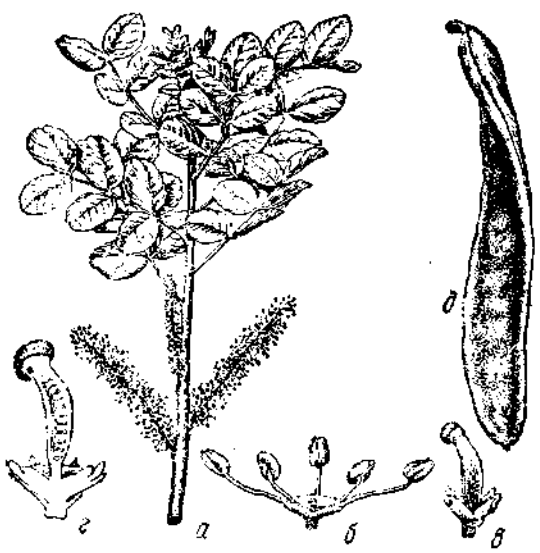


Рис. 327. Рожковое дерево (Ceratonia siliqua)

а — ветвь с парноперистыми листьями и каулифлорией; *б* — мужской цветок; *в* — женский цветок; *г* — женский цветок в разрезе; *д* — зрелый боб.

Goebelia pachycarpa. — Средняя Азия. На пырейных зарослях. Ядовит. Карантинный сорняк. В европейской части его заменяет G. alopecuroides; также ядовито.

Мышатник ланцетовидный (Thermopsis lanceolata). Многолетник. Тычинки все свободные. Ядовитый сорняк, карантинный, очень опасный, подлежащий быстрому искоренению. Степное растение в Сибири и Средней Азии. Вместе с тем, это ценное лекарственное растение, заменяющее ипекакуану (отхаркивающее средство), поэтому усиленный сбор травы до обсеменения приносит двойную пользу. Сборы производят в Восточной Сибири.

Люпин (Lupinus). Травы, полукустарники и кустарники. Стебли травянистые или деревянистые. Листья пальчатосложные. Соцветие — кисть, цветки в мутовках или очередные. Пыльники диморфные: расположенные против чашелистиков — удлинённые, против лепестков — почковидные. Семена у однолетних видов крупные, у многолетних — мелкие. Обширный род, заключающий около 200 видов. Почти все обитают в Америке. В Старом Свете 10 видов, все однолетние, кроме одного; обитают в средиземноморских странах. Предпочитают песчаные и вулканические почвы. Некоторые вошли в культуру. Люпины являются растениями, богатыми азотом. В семенах до 30—40% белков. Как зелёное удобрение, имеют высокую ценность.

а) Л. многолетний (L. polyphyllus). Многолетник. В БССР культивируется как декоративное, в последнее время — как удобрение. В БССР — на опушках лесов в одичалом виде. — б) Л. синий (L. angustifolius). Однолетник. Цветки мелкие синие или розовые. В диком виде — в Средиземье, массами — в Сицилии, на склонах вулкана Этны. Культивируется на песчаных почвах. Основной вид для зелёного удобрения в люпиновых районах. — в) Л. жёлтый (L. luteus). Однолетник. Цветки в мутовках, яркожёлтые, очень ароматные. В диком виде — в западном Средиземье. Массами растёт в Сицилии, на склонах вулкана Этны. Возделывается. — г) Л. белый (L. albus). Однолетник. Высокое растение. Цветки очередные, белые, розоватые. В диком виде — по берегам Средиземного моря. В культуре часто в Гурии («ханчколи»).

Люцерна (Medicago). Многолетник, реже однолетник, с глубоко идущими корнями. Листья тройчатые. Кисти пазушные. Тычинки двубратственные. Боб одно-многосемянный, спирально закрученный, улиткообразный, реже серповидный или даже прямой. Свыше 60 видов на земном шаре; около половины растёт в диком состоянии и культивируется в СССР. Люцерны принадлежат к лучшим кормовым травам. Отдельные виды весьма зимостойки и засухоустойчивы. Встречаются люцерны вредные, у которых бобы имеют прицепки, пристающие к шерсти овец на пастбищах и сильно портящие шерсть.

а) Люцерна посевная (M. sativa). Многолетник. Долговечность 6—8 лет. Стебли многочисленные; цветки синие или лиловые. В диком виде растёт на Кавказе, в Средней Азии. В культуре распространена почти по всему СССР (кроме севера). Одно из важнейших растений для травопольной системы. — б) Л. жёлтая, серповидная (M. falcata). Многолетник. Цветки яркожёлтые. Распространена по всей европейской и азиатской частям СССР. Растёт по типчаковым и ковыльным степям, на каменистых местах, иногда на

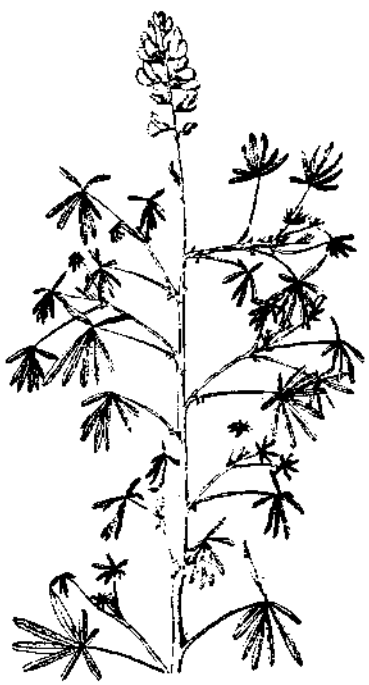


Рис. 328. Люпин синий, узколистный (Lupinus angustifolius).

Рис. 329. Клевер луговой, красный (Trifolium pratense), справа — цветок в разрезе (сильно увеличен).

несколько засолённых почвах, на лугах, по опушкам и пр. Очень зимостойка и засухоустойчива. Кормовые достоинства очень высоки. — в) M. platycarpa — вид, близкий к жёлтой люцерне; в центральной Сибири по рекам Оби и Енисею.

Кроме описанных видов, в СССР имеются различные перспективные виды люцерны, как M. dzhavachetica, M. coerulea и др. (кавказские).

Донник (Melilotus). Двухлетники и однолетники. Высокие ветвистые растения, листья тройчатые. Цветки жёлтые или белые. Боб маленький, 1—2-семянный, нераскрывающийся.

а) Д. жёлтый (M. officinalis). Двухлетник, до 1,5 *м* высоты. Цветки жёлтые. Стебли и листья имеют характерный запах (кумарин). По всему СССР. На юге сильно вредит зерновым посевам, засоряя их. — б) Д. белый (M. albus). Двухлетник. Цветки белые.

Клевер (Trifolium). Многолетние и однолетние травы. Стебли лежачие или приподнимающиеся. Листья тройчатые. Соцветие — головка, цветки мелкие, сидят плотно. Чашечка разрастается и облекает плод. У других видов (T. agrarium, T. spadiceum) разрастается венчик, превращаясь в летательный аппарат для распространения плода. Около 50 видов растёт в диком состоянии в СССР. Важные кормовые растения, накопители азота, имеющие огромное значение в СССР (для травопольной системы).

Главнейшие виды:

а) Красный клевер (луговой) (T. pratense). 2—3-летнее растение. Прикорневые листья длинночерешковые. Из их пазух выходят цветущие стебли. Самый важный кормовой вид клевера. Цветки опыляются шмелями и пчёлами. На Памире обнаружены самоопыляющиеся расы клевера. — б) Шабдар (T. resupinatum). Однолетник. В диком

виде растёт в Азербайджане. Возделывается также. — в) К. ползучий (T. repens). Многолетник. Стебли ползучие, укореняющиеся. Цветки белые. Прекрасное пастбищное растение, хорошо переносящее вытаптывание. Растёт повсюду.

Лядвенец рогатый (Lotus corniculatus). Многолетник. Листья перистые (пятерные). Кисти 5—6-цветковые. Цветки жёлтые. На влажных лугах почти по всему СССР. Ценное кормовое растение.

Всего в СССР 12 дикорастущих видов (на лугах и заболоченных местах).

Белая лжеакация (Robinia pseudacacia). Дерево, происходит из Северной Америки. Очень распространено в СССР в садах, парках, изгородях. Цветки в кистях, белые, очень душистые. Очень ценное дерево для изготовления кольев. Растёт на юге. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений. Бобы висят на деревьях всю зиму.

Астрагал (Astragalus). Травы и кустарники. В СССР свыше 800 видов, главным образом, в Средней Азии, затем на Кавказе. Характерные растения сухих горных склонов, пустынь. Среди них много кормовых. Особая группа трагакантовых астрагалов даёт ценную камедь «гуммидраган», незаменимый загуститель красок для печатания по тканям; кроме того, эта камедь используется в полиграфической, кожевенной, спичечной, фармацевтической промышленности. Трагакантовые астрагалы — приземистые, колючие полукустарники, распространённые в горах Туркмении (Копет-Даг), Азербайджана и Армении. Камедь добывается надрезыванием корневых шеек или из главного ствола.

Солодка (Glycyrrhizza). Многолетние травы. Корень со сладкой древесиной. В СССР несколько видов. Лекарственные и технические растения.

Эспарцет (Onobrychis). Многолетники. Листья перистые, цветки в кистях. В СССР более 30 видов, преимущественно на Кавказе. Среди эспарцетов есть ценные кормовые, засухоустойчивые виды.

Верблюжья колючка (Alhagi pseudoalhagi, A. kirgizorum). Полукустарник, стебли с колючками в основании листьев, являющихся видоизмененными веточками. Растёт в полупустынях Нижней Волги, Кавказа, Средней Азии, покрывая обширные пространства. Поедается верблюдами. Сено размалывается и служит концентратом.

Арахис (Arachis hypogea). Однолетник. Листья парноперистые. Цветки одиночные, пазушные, верхние — хазмогамные, нижние — клейстогамные. После отцветания гинофоры сильно растут и зарывают завязь в почву. Созревание боба происходит в почве. Семена содержат 45—60% жирного масла. Очень ценное южное культурное растение. Родина — Бразилия. В СССР возделывается на Кавказе и в Средней Азии.

Нут (Cicer). Многолетние и однолетние травы и полукустарники. Все виды с железистыми волосками. В СССР 6 диких видов (в Средней Азии и Закавказье). Культурный вид только один:

Нут полевой (C. arietinum). Однолетник. В диком виде неизвестен. Семена крупные, с клювиком, коричневые или чёрные. Возделывается на Украине, в Татарии, на Кавказе и в Средней Азии. Засухоустойчив. Семена едят в разваренном виде.

Вика (Vicia). Многолетние и однолетние травы. Побеги цепляющиеся. Листья большей частью парноперистые; вместо верхушечного непарного листочка, а иногда и нескольких парных, развивается усик.

Обширный род; некоторые виды — очень ценные кормовые растения. Растут на лугах, в степях, на склонах и в качестве сорнополевых растений.

а) В. посевная (V. sativa). Однолетник. Стебель полегающий. Растёт почти по всему СССР, кроме Восточной Сибири и Дальнего Востока. Возделывается на сено и на семена. Как сорное растение, особенно засоряет чечевицу. Имеется особая разновидность — плоскосемянная вика (V. lensisperma), которая вместе с семенами чечевицы проходит через зерноочистительные машины. — б) Конский боб (V. faba). Однолетник. Стебель прямой, ребристый. Только культурное; в Закавказье встречается как одичалое. Семена в разваренном виде используются в пищу, а также на корм лошадям. — в) Мышиный горошек (V. cracca). Многолетнее растение. По всему СССР. Ценное кормовое. — г) В. тонколистная (V. tenuifolia). Многолетник. По всему СССР, кроме севера. Сорное. Имеет кормовую ценность. — д) В. узколистная (V. angustifolia). Однолетник. В европейской части СССР и на Кавказе. Семена ядовиты. — е) В. приизборная (V. sepium). Многолетник. Корневище ползучее. В европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии. — ж) В. мохнатая или озимая (V. villosa). Одно-двухлетнее. Ценное кормовое, но одновременно сорное в посевах (в Крыму и на Кавказе). — з) В. паннонская (V. pannonica). Одно-двухлетнее. Сильно опушённое. На юге СССР и на Кавказе. Введена в культуру как ценное кормовое.

Чечевица (Lens). Однолетник.

Ч. съедобная (L. esculenta). Культивируется в Поволжье. Семена употребляются в пищу.

Чина (Lathyrus). Одно- и многолетние травы. Листья парноперистые, заканчивающиеся усиком или остроконечием.

а) Ч. посевная (L. sativus). Однолетник. Семена трапециевидные или зубовидные. В СССР распространена только в культурном виде. Долгое время существует убеждение, что семена чины ядовиты и вызывают явления паралича, известного под названием латиризма (от Lathyrus). Некоторые указывают, что ядовита не чина, а засоряющий

её вид узколистной вики (V. angustifolia). — б) Ч. клубненосная (L. tuberosus). Многолетник. На корнях образуются клубневидные утолщения. Сорное растение в степной полосе СССР. Вызывает полегание хлебов. — в) Ч. луговая (L. pratensis). Многолетнее. На лугах в средней полосе СССР. Хорошее кормовое. — г) Ч. красная (L. cicer). Сорное на Кавказе. — д) Ч. розовая (L. roseus). В Грузии употребляется в пищу.

Горох (Pisum). Однолетник, один вид многолетний. Растение, цепляющееся усиками. Листья с ветвистым усиком. Прилистники крупные, стеблеобъемлющие. Цветки крупные. Семена шаровидные. В СССР 2 диких вида и 1 культурный.

а) Г. культурный (P. sativum). Однолетнее растение. Цветоносы короткие. Культурное растение, в диком виде неизвестно. Возделывается по всему СССР. Семена очень питательные. — б) Г. сорный (P. elatius). Цветоносы длинные. Засоряют посевы хлебов горной Грузии.

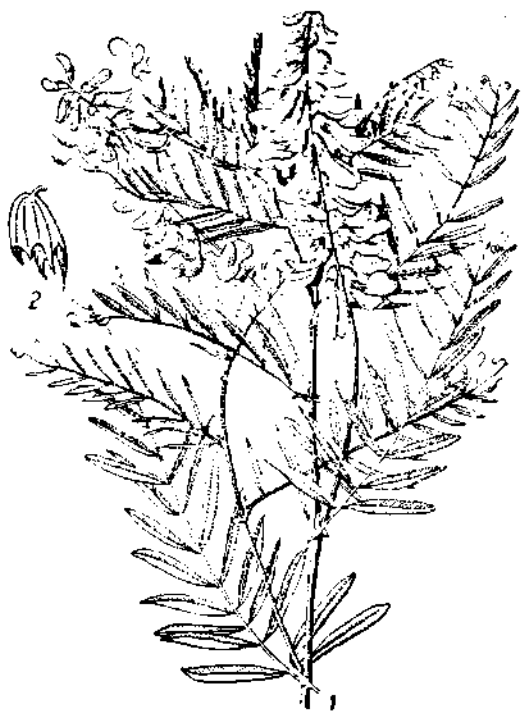


Рис. 330. Мышиный горошек (Vicia cracca)

1 — ветвь с соцветиями; *2* — чашечка.

Соя (Glycine, Soja). Однолетники. Листья тройчатые. Кисти 1—5-цветковые. Бобы 3—7-семянные. Растёт в диком состоянии на Дальнем Востоке. Возделывается там же и на юге европейской части СССР.

а) С. уссурийская (G. ussuriensis). Стебли сильно вьющиеся. Растёт на высокотравных лугах и по кустарникам Дальнего Востока. — б) С. культурная (G. hispida). Однолетник. Всё растение опушено щетинистыми рыжими или белыми волосками. Возделывается на Дальнем Востоке, в Средней Азии, в Западной Грузии, в западной части Северного Кавказа и на юго-западе Украины. Семена содержат 34—36% белка; кроме того, в семенах 16—17% жирного масла. Из семян сои добывают масло, готовят растительный сыр, творог, молоко, сливки, соусы, муку, сушёное молоко, галеты, бисквиты, хлеб для диабетиков. Соевое кофе очень питательно и вкусно. По разнообразию использования соя почти не уступает кукурузе. Кормовые качества сои очень высоки.

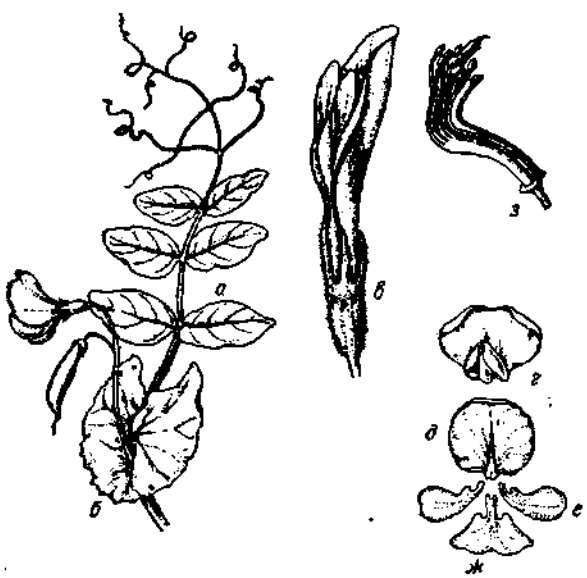


Рис. 331. Горох (Pisum sativum)

а — лист; *б* — прилистники; *в* — цветок; *г* — венчик; *д* — парус; *е* — крылья; *ж* — лодочка; *з* — двубратственные тычинки и пестик.

Фасоль (Phaseolus). Однолетние и многолетние растения. Стебли вьющиеся, реже прямостоячие. Семена почковидные или почти шаровидные. Обширный род, преимущественно в тропиках. Семена и зелёные бобы употребляются в пищу. Некоторые виды являются хорошим зелёным удобрением.

а) Ф. обыкновенная (Ph. vulgaris). Однолетнее культурное растение. Стебли вьющиеся, прямые. Бобы висячие, длинные. Возделывается преимущественно в южной и средней полосах европей-

ской части СССР, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке. — б) Маш (Ph. mungo). Однолетник. Развивает большую зелёную массу и используется на зелёное удобрение в хлопковых районах Средней Азии.

Желтая акация (Caragana arborescens). Степной кустарник, очень неприхотливый. Рекомендован для полезащитных лесонасаждений в качестве подгоночной породы.

Порядок Мальвоцветные (Malvales)

Цветки в пределах этого порядка правильные, с верхней завязью; члены околоцветника нередко ещё в неопределённом числе, тычинки многочисленные, число их неопределённое; нередко срастаются в тычиночную трубку. Пестики также у некоторых семейств в неопределённом числе (от 3 и более), апокарпные или ценокарпные с раздельными стилодиями. В этом порядке намечается склонность к ценокарпии и иногда к сростнолепестности.

Рис. 332. Схема соцветия липы

а — крыловидный лист; *б* — пазушная почка; *в* — промежуточный лист; *г* — кроющие листья веточки соцветия.

В порядке мальвоцветных находятся травы, кустарники и деревья. Листья чаще очередные, с прилистниками. Цветки правильные, обоеполые, чашечка и венчик часто 5-раздельные. Нередко имеется подчашие. Тычинок много, срастающихся в общую трубку или отдельными пучками. Плодолистиков от двух и более (много), сросшихся. Завязь верхняя, семяпочек большей частью много. Сильное развитие склеренхимных волокон в стеблях.

СЕМ. *ЛИПОВЫЕ (TILIACEAE).* Деревья и травы. Листья сердцевидные. Соцветие — дихазий со сросшимся прицветным крылом. Цветки в полузонтиках. Плод — орешек.

Липа мелколистная (T. parvifolia). Большое дерево. В первые годы сеянцы растут медленно, с 4—5 лет — быстрее. В европейской части СССР. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений. Орешки созревают в октябре и висят на дереве до марта. Заготовку их лучше производить осенью и в начале зимы.

К этому семейству относятся также виды джута (Corchorus), тропического текстильного растения, волокно которого даёт лучшую негигроскопическую мешочную ткань (для сахара и пр.). Джут успешно возделывают у нас в Средней Азии.

СЕМ. *МАЛЬВОВЫЕ (MALVACEAE).* Травы, кустарники, деревья. Листья простые, цельные или лопастные, с прилистниками. Цветки пазушные и одиночные или в верхушечных соцветиях, правильные, обоеполые, иногда

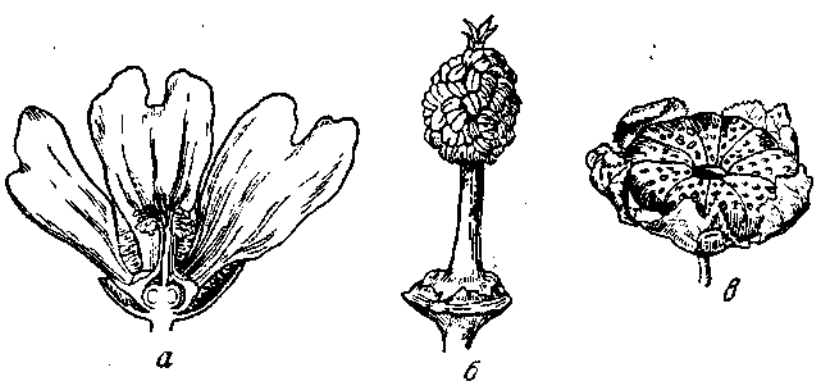


Рис. 333. Мальва лесная (Malva silvestris)

а — разрез цветка; *б* — тычиночная трубка; *в* — плод (многораздельная сборная семянка).

с крупными, окутывающими бутон, прицветниками (подчашием). Чашечка нередко спайнолистная, венчик 5-раздельный, лепестки в бутоне скрученные. Тычинки многочисленные, в два круга, внешний имеет мало тычинок,

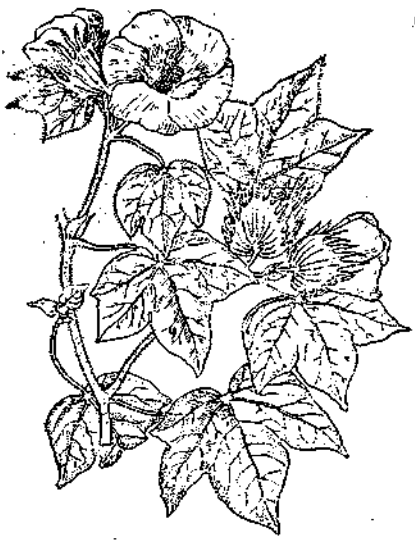


Рис. 334. Ветвь обыкновенного хлопчатника (Gossypium hirsutum).

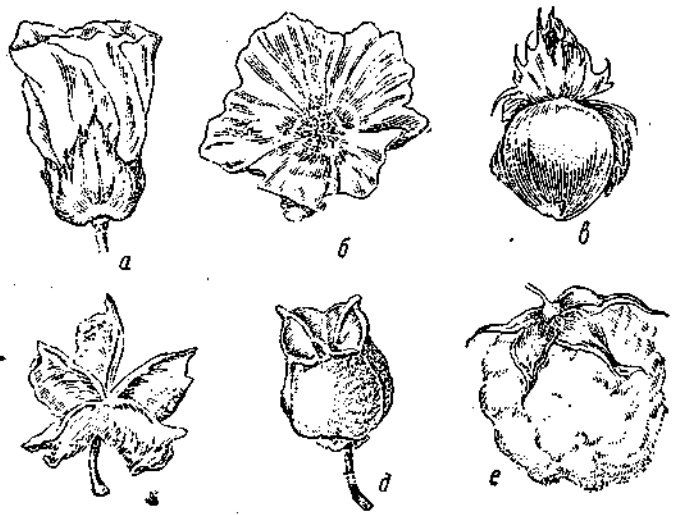


Рис. 335. Хлопчатник

а — цветок с прицветниками; *б* — венчик; *в* — молодая коробочка с прицветниками; *г* — раскрывшаяся коробочка обыкновенного хлопчатника (G. hirsutum), без семян; *д* — полураскрывшаяся коробочка азиатского вида хлопчатника (G. herbaceum); *е* — раскрывшаяся коробочка с опушёнными семенами.

внутренний, наоборот, представлен многими, сросшимися своими нитями в пучки. Плодолистиков 5 или много, срастающихся в общую верхнюю завязь. Плод — многосемянная коробочка или же дробный, вследствие расклеивания плодолистиков. Обширное семейство, практически очень ценное.

Алтей (Althaea). Одно-двухлетние, многолетние травы.

А. лекарственный (A. officinalis). Многолетник. Растёт на влажных местах в средней и южной полосах европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии. Корни используются в медицине.

Мальва (Malva). Много- и однолетние травы. Плод — многораздельная семянка. Некоторые виды сорные, как, например, M. borealis, M. neglecta, M. silvestris.

Гибискус (Hibiscus). Одно- и многолетние травы и кустарники.

а) Кенаф (H. cannabinus). Однолетник. Культурное растение, дающее волокно для сетей, мешков, шпагата и др. Возделывается на Северном Кавказе, в Дагестане и Азербайджане. — б) Бамия (H. esculentus). Зелёные коробочки в разваренном виде употребляются в пищу. Из семян получают неплохой суррогат кофе. — в) Кетмия (H. trionum). Однолетник. Сорняк на огородах; на юге европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии.

Канатник (Abutilon). A. Avicennae. Однолетник. В диком состоянии

Рис. 336. Растение хлопчатника в фазе раскрытия коробочек.

на юге СССР. В Средней Азии и Закавказье засоряет хлопчатник. Культивируется до нечернозёмной полосы для получения грубого волокна.

Хлопчатник (Gossypium)[1]. Деревья и кустарники, в культуре используемые только на первом году жизни и потому неправильно считаемые однолетними. Главный корень хорошо развивается. Стебель ветвистый. Побеги моноподиальные и симподиальные. Пластинки листа 3—5—7-лопастные. Прилистников 2. Бутон окружён тремя прицветниками. Чашечка сростнолистная. Венчик раздельнолепестный из пяти лепестков; цвет лепестков венчика чаще кремовый, с малиновыми пятнами в основании лепестков; к вечеру венчик становится лиловым. Само- и перекрёстное опыление. Гинецей ценокарпный, завязь верхняя, 3—5-гнёздная, в каждом гнезде по нескольку семяпочек. Плод — коробочка. Семена покрыты по всей поверхности подпушком и длинными волосками («волоконцами») или же семена голые. Эндосперма нет. Длина волосков различная, от 10 до 65 *мм*. Из-за этих волосков-волоконец и возделывается хлопчатник. Применение хлопка весьма разнообразное. Из семян добывают 16—20% жирного масла. Цветение, начавшись в июне, продолжается до заморозков.

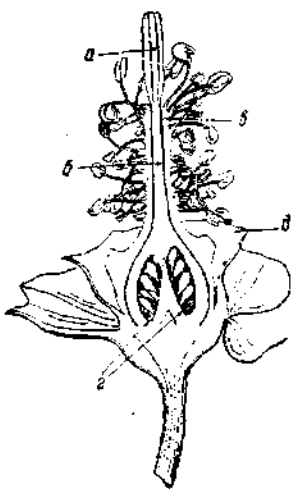


Рис. 337. Цветок хлопчатника в разрезе

а — рыльце; *б* — столбик; *в* — тычиночная трубка; *г* — завязь с семяпочками; *д* — венчик.

Рис. 338. Часть дерева какао (Theobroma cacao) с плодами на стволе (каулифлория).

В диком виде хлопчатник растет на всех континентах земного шара, кроме Европы. Основная группа культурных сортов происходит из Нового Света.

а) Хлопчатник Упланд (G. hirsutum). Прилистники короткие. Родина — Центральная Америка (Мексика). Главный промышленный вид в хлопководстве земного шара, равно и в СССР. — б) Х. египетский (G. barbadense). Происходит из Южной Америки. Прилистники длинные, ланцетовидные. В СССР египетский хлопчатник разводится в Азербайджане и Средней Азии. — в) Х. азиатский, Гуза (G. herbaceum). Происходит из Африки, культивируется (редко) в среднеазиатских республиках. Коробочка в зрелом состоянии слабо раскрывающаяся.

СЕМ. *СТЕРКУЛИВЫЕ (STERCULIACEAE).* Деревья и кустарники. Растения тропические и субтропические.

Какао (Theobroma). Деревья, являющиеся в диком виде подлеском в лесах р. Амазонки. 20 видов на земном шаре.

Какао — шоколадное дерево (Th. cacao). Цветки развиваются на стволе (каулифлория). При ферментации семян получается продукт, поступающий в продажу под названием какао. Шоколад готовится из какаового масла.

---

[1] В настоящее время хлопчатник отнесён в семейство Bombacaceae, что является вполне правильным (см. «Ботанический журнал СССР» № 2, 1947).

Порядок **Гераниецветные (Geraniales)**

В этом порядке помещаются травянистые и кустарниковые растения, имеющие признаки, сходные с мальвовыми.

Дальнейшее развитие ценокарпии сопровождается уменьшением числа плодолистиков и тычинок. Численные и кратные отношения членов цветка становятся более определёнными. Цветки чаще правильные, с верхней завязью,

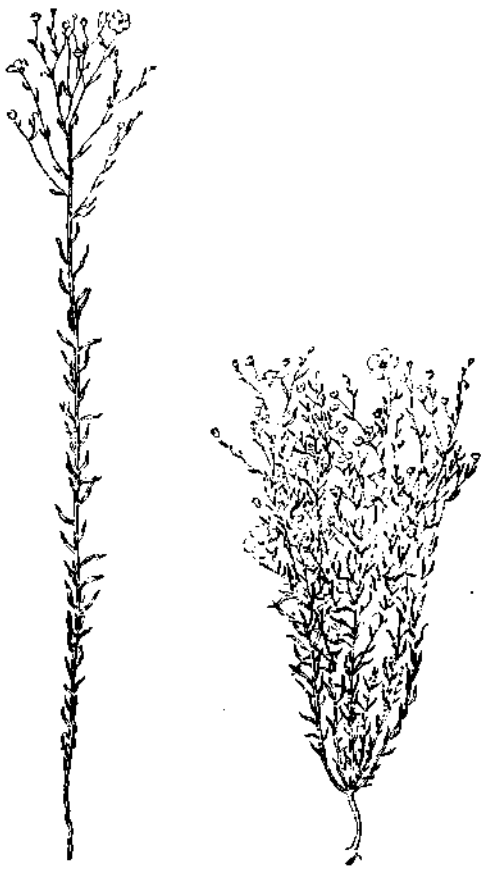


Рис. 339. Лён-долгунец (слева) и лён-кудряш (справа) (Linum usitatissimum).

Рис. 340. Многолетний лён (Linum perenne)

a — часть короткостолбчатого цветка.

но в некоторых семействах этого порядка развитие цветка продвинулось далеко, и уже наблюдается некоторая зигоморфия (в семействе настурциевых, Tropaeolaceae). Особенностью этого порядка являются свойственные некоторым родам стаминодии и свободные столбики.

СЕМ. ***ЛЕНОВЫЕ (LINACEAE).*** Травы или кустарники. Листья простые, цельные, очередные или супротивные, сидячие. Прилистники большей частью незаметны. Цветки правильные, чашелистиков 5—4, остающихся при плодах. Лепестков столько же. Тычинок 5, кроме того иногда есть стаминодии. Завязь с настоящими и ложными перегородками, столбиков 5—4. Плод — коробочка или костянка. Семена без эндосперма.

Лён (Linum). Однолетние и многолетние травы. Стебли обычно ветвящиеся, у долгунцов — только на верхушке. Листья линейные, сидячие, густо расположенные. Цветки правильные, 5-членные. В основании тычинок нектарники. В СССР более 20 видов.

а) Лён культурный (L. usitatissimum). Однолетник, иногда озимый. Стебель тонкий, цилиндрический. Листья линейно-ланцетные. Окраска венчика голубая, розовая, белая. После полудня лепестки опадают.

Вид разделяется на 2 основные группы культурных форм:

1) Лён-долгунец. Корень стержневой, стебель прямой, тонкий, ветвящийся только на самой верхушке. Вся часть стебля от основания до начала ветвления используется для получения склеренхимного волокна.

2) Лён-кудряш. Корень ветвящийся. Растения низкорослые, сильно ветвящиеся почти от основания, с обилием цветков, вследствие чего получается обильный урожай семян, используемых для получения жирного масла (33—42%). Возделывается. Масло льна имеет пищевое, но ещё более техническое значение. Будучи высыхающим, оно является основным сырьём для приготовления олифы.

б) Лён-прыгунец (L. crepitans). Зрелые коробочки широко раскрываются и разбрасывают семена. Засоряет настоящие культурные льны. Кое-где возделывается и убирается в незрелом состоянии.

в) Л. многолетний (L. perenne). Многолетник, до 1 *м* высоты, кустистый. В диком виде растёт в Сибири (Алтай), на Украине и в других районах. Волокно грубое.

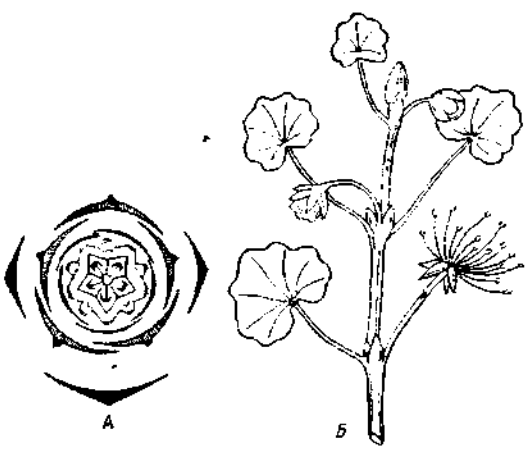


Рис. 341. Диаграмма цветка гераниевых (Geraniaceae) и схема побега герани.

СЕМ. ***КИСЛИЧНЫЕ (OXALIDACEAE).*** Травянистые растения. Листья у наших видов обычно прикорневые. Цветки на стрелках, пятичленного типа. Плод — коробочка.

Кислица обыкновенная (Oxalis acetosella). Многолетнее растение. Цветки весенние — хазмогамные, летние — клейстогамные. Лесное растение на кислых почвах.

СЕМ. ***ГЕРАНИЕВЫЕ (GERANIACEAE).*** Травы и кустарники. Листья очередные, простые. Прилистники плёнчатые. Цветки правильные или неправильные. Чашечка 5-листная, лепестков 5, тычинок 10 (5—15), нити в основании несколько сросшиеся. Из 10 тычинок половина иногда представлена стаминодиями. Плодолистиков 5; завязь 5-гнездная, столбиков 5 свободных. Плод сухой, раскрывающийся.

Журавельник (Geranium). Однолетние и многолетние травы. Пластинка листа длиневидно-рассечённая. Тычинок 10, при основании тычинки нектарник. Обширный род, виды его растут в СССР на лугах.

Аистник (Erodium). Однолетние и многолетние травы. Листья перистые, соцветия многоцветковые. Тычинок 5 и 5 стаминодиев. Плод — трёхраздельная семянка.

А. полевой (E. cicutarium). Озимый однолетник, опушённый. Сорное растение на полях и огородах по всей европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири.

Пеларгония (Pelargonium). Цветки неправильные, так как один чашелистик вытянут в шпорцу, верхние два лепестка венчика крупнее трёх нижних и сильнее окрашены.

Герань розовая (P. roseum). Многолетник. Всё растение опушено железистыми волосками с эфирным маслом, весьма сходным по запаху с розовым. Широко возделывается в Армянской и Таджикской ССР.

СЕМ. ***КОКАИНОВЫЕ (ERYTHROXYLACEAE).*** Кустарники. Цветки 5-членные; тычинок 10. Гетеростилия. Плод — костянка. Листья содержат ценный алкалоид кокаин. Вид Erythroxylum coca (из Южной Америки) акклиматизирован в СССР (в Абхазии).

Порядок Трехорешковые (Tricocceae)

Филогенетическое положение этого порядка очень неясное. Его включали в различные порядки (Malvales, Geraniales, Urticales, Guttiferales и др.). Это вызвано специфической природой цветка: является ли он вторичным (редуцированным) или первичным (см. молочай).

СЕМ. ***МОЛОЧАЙНЫЕ (EUPHORBIACEAE).*** Кустарники, деревья, лианы и травы, обычно с млечным соком, содержащим каучук. Листья цельные, с при-

листниками. Соцветие зонтиковидное, метельчатое или колосовидное. Цветки однополые, иногда двуполые, растения иногда двудомные. Околоцветник чашечковидный, иногда двойной или же вовсе отсутствует. Чашечка 5-раздельная, венчик также. Тычинок 5 или много, или только 1. Пестик 1, из трёх плодолистиков, завязь верхняя, 3-гнёздная, с одной семяпочкой в гнезде. Плод — коробочка. Каждое из гнёзд коробочки растрескивается продольно спинной щелью, и все 3 гнезда, отделяясь активно от центральной колонки, выбрасывают по семени. Семя без эндосперма.

Обширное семейство, заключающее свыше 250 родов и около 4500 видов. Большинство обитает в тропическом поясе. Главные каучуконосные растения земного шара принадлежат к молочайным.

Рис. 342. Цветение тунга (Aleurites Fordii) в Батуми.

Тунг (Aleurites). Дерево. Листья очередные, крупные, цельные или 3—5-лопастные, часто располагаются на концах ветвей. Соцветие кистевидное или метельчатое. Растения однодомные или двудомные. Чашечка опадающая при расцветании. Лепестков 5. Тычинок 8—12. В женском цветке завязь 2—3-гнёздная. В каждом гнезде по одной семяпочке. Плод крупный, нераскрывающийся, костянковидный. Наружная часть плода мясистая, внутренняя — в виде скорлупы. В СССР во влажных субтропиках возделываются 2 вида.

а) Т. Форда (A. Fordii). Дерево 3—9 *м* высотой. Массовое цветение на 4-м году. В диком виде в Китае, в провинции Хэбей. Семена содержат 58—60% жирного масла, весьма ценного в техническом отношении. Масло даёт лучший лак, которым покрывают самолёты, подводные лодки, деревянные части морских судов, автомобили и пр. Лучшая эмаль получается на туниовом масле. — б) Т. японский (A. cordata). Массовое цветение на 6-м году жизни. Семена содержат масло менее ценное, чем у предыдущего вида. Издавна акклиматизирован во влажных субтропиках Грузии. Менее холодостоек.

Клещевина (Ricinus).

К. обыкновенная (R. persicus). Невысокое дерево (на родине), у нас — «травянистое» однолетнее растение вследствие вымерзания. Соцветия кистевидные, цветки в кистях, однополые, мужские и женские расположены в одном соцветии; мужские полузонтики — в основании соцветия, женские — наверху. Плод — коробочка, раскрывающаяся или нераскрывающаяся. Семена на верхушке с присемянником (карункула), образовавшимся из окончания интегументов семяпочки. Происходит из Африки. Возделывается из-за семян, содержащих 50—60% невысыхающего жирного масла, используемого для смазки моторов, выделки мыл. Кроме того, масло является лучшим слабительным («касторовое масло»).

Молочай (Euphorbia). Травы и кустарники. Листья сидячие. Соцветия конечные или пазушные. Цветки без околоцветника. «Цветок» состоит из одиночного женского цветка, в нижней части которого находится группа цимозных соцветий из редуцированных мужских цветков, сведённых до одной тычинки, окружённые пятью прицветниками с четырьмя разросшимися желёзками. Эти «цветки» представляют собой сильно редуцированные соцветия, так называемые бокальчики, или букетики (циацию м). Плод — коробочка. В СССР свыше 150 видов, распространённых повсеместно. Вредные иногда, технические, растения. Некоторые виды являются злостными сорными травами. Скот избегает молочаев.

а) М. обыкновенный (E. virgata). Многолетник. Растёт почти по всему СССР. Сбычен в средней и южной полосах СССР. Размножается корневой порослью. — б) М. солнцегляд (E. helioscopia). Однолетник. Засоряет поля в степной полосе СССР.

Рис. 343. Плоды тунга (A. Fordii).

Хевея бразильская (Hevea brasiliensis). Тропическое дерево, родом из бассейна р. Амазонки. Млечники членистые, в отличие от других молочайных. Главное каучуконосное растение на земном шаре.

Маниок (Manihot). Тропические кустарники лесов Амазонии. Вид M. Glaziovii — каучуконосный. Маниок (M. edulis) — важное пищевое растение: в корневых клубнях много мелкого крахмала; мука из корней известна под названием «кассава», «тапиока».

СЕМ. ***САМШИТОВЫЕ (BUXACEAE).*** Вечнозелёные кустарники или травы. Самшит (Buxus). В Закавказье два вида: самшит колхидский (B. colchica) в Западной Грузии, в буковых лесах, — и с. ленкоранский, в лесах Талыша (Азербайджан). Третий вид B. sempervirens, у нас только в культуре.

Порядок **Миртоцветные (Myrtales)**

Деревья и кустарники с простыми листьями, у миртовых богатыми межклеточными эфироносными желёзками. Цветки спайнолепестные, обычно правильные, четырехчленные, цветоложе вогнутое, завязь становится нижней после срастания с разросшимся цветоложем; тычинок много.

СЕМ. ***ЛОХОВЫЕ (ELEAGNACEAE).*** Кустарники и деревья.

Облепиха (Hippophaë rhamnoides). Колючий кустарник, растет на песчаных местах в Сибири. Костянки сочные, вкусные.

Лох, джида (Eleagnus). На листьях и съедобных плодах густой восковой налёт. Кавказ, Средняя Азия. Рекомендован для полезащитных полос.

СЕМ. ***МИРТОВЫЕ (MYRTACEAE).*** Деревья и кустарники, тропические и субтропические. Листья цельные, без прилистников. Цветки обоеполые, раздельнолепестные. Пестик из 2—5 или многих сросшихся плодолистиков. Плод — коробочка, ягода, костянка

Рис. 344. Цветок молочая (Euphorbia)

1 — мужские цветки и женский, окружённые чашечковидным покрывалом; *2* — то же, в разрезе; *3* — поперечный разрез завязи; *4* — бокальчик, букетик (циаций); *5* — диаграмма цветка.

и др. Семена без эндосперма. Для семейства характерна высокая степень стерильности пыльцы, что указывает на его гибридное происхождение.

Эвкалипт (Eucalyptus). Деревья и кустарники с вечнозелёными листьями. Исполины растительного мира, самые высокорослые и быстрорастущие деревья на земном шаре. Листья супротивные и очередные, разнообразной формы даже на одном дереве, в зависимости от возраста, но всегда цельные, имеющие межклеточные железки эфирного масла. Цветки в зонтиковидных или метельчатых соцветиях, реже одиночные, обоеполые. Чашелистики срастаются с завязью, лепестки одревесневают и наверху срастаются в крышечку. Тычинки многочисленные. Завязь 4-гнёздная (5—2), столбик 1. Плод — коробочка, раскрывающаяся 3—5 створками. Семена мелкие, без эндосперма.

Обширный род, виды которого в диком состоянии обитают только в Австралии и на ближайших островах. Эвкалиптовый лес — типичный ландшафт Австралии. Деревья отличаются буйным ростом и в десятилетнем возрасте представляют собой уже крупные экземпляры.

В СССР ряд видов успешно растёт во влажных субтропиках. Эвкалипт используется часто как ветрозащитное растение. Осушает сырые почвы. Листья богаты различными эфирными маслами. Древесина очень крепкая. Красивейшие парковые деревья. В Западной Грузии растут виды E. viminalis, E. globulus, E. Macarthuri, E. citriodora и др.

Виды эвкалипта рекомендованы для продвижения на Северный Кавказ, в Крым и юго-западную Украину.

Фейхоа уругвайская (Feijoa selloviana). Вечнозелёный кустарник, до 3 *м* высоты. Тычинки многочисленные, в виде пучка, малинового цвета. Пестик тёмно-красный, с белым рыльцем. Плод — ягода, крупная, тёмно-зелёного цвета; мякоть мясистая, ароматная, многосемянная. Семена мелкие. Ягоды богаты иодом; их едят сырыми, а также используют для варенья, компота, мармелада и пр. Родина — Южная Америка. Успешно возделывается и размножается во влажных и сухих субтропиках СССР.

Рис. 345. Клещевина (Ricinus persicus)
а — женские цветки; *б* — мужские цветки.

СЕМ. *ГРАНАТОВЫЕ (PUNICACEAE).* Семейство содержит один род, поэтому характеристика дается для рода и его основного вида (всех видов на земном шаре только 2).

Гранат (Punica granatum). Кустарник. Молодые ветви колючие. Цветки пазушные, обоеполые, одиночные или в пучках, крупные, пунцовые. Лепестков 7—8, раздельных. Тычинки многочисленные. Плодолистиков 4—8, сросшихся парами двухъярусно, поэтому гнезда завязи не на одном уровне. Цветки диморфные: одни — кувшинчатые, с длинным пестиком, являются плодущими; другие — колокольчатые, с коротким пестиком, бесплодны. Повидимому, здесь исчезающая гетеростилия. Плод — крупная своеобразная ягода с кожистым околоплодником; семена окружены сочным покровом. Этот сочный покров образуется из интегумента семяпочки. Плодовая культура. В СССР гранат в диком виде растет в Закавказье. Культивируется в среднеазиатских республиках, где имеются очень крупноплодные сорта, и в Азербайджане (особенно в Геокчайском районе), отчасти в Грузии.

Рис. 346. 20-летнее дерево эвкалипта в Сухуми (Eucalyptus viminalis).

Сок граната содержит лимонную кислоту и витамин С. Плоды едят в свежем виде, из сока готовят гренадин, вино, «нашараби» и пр. Кожура плода богата дубильными веществами (около 30%); кроме того, содержит алкалоиды, действующие на ленточных глистов.

Рис. 347. Цветки эвкалипта.

Порядок Сумахоцветные (Anacardiales)

СЕМ. *РУТОВЫЕ (RUTACEAE).* Деревья, кустарники и травы. Листья супротивные или очередные, перистосложные, без прилистников, с железками эфирного масла. Цветки правильные, реже зигоморфные, 4—5-членные (реже многочленные).

Семейство делится на 3 подсемейства: 1) рутоплодные (Rutoideae), плод — коробочка; 2) тоддалиевые (Toddalioideae), плод — костянка; 3) цитрусовые (Aurantioideae) — гинецей ценокарпный, плод — ягода.

Подсем. *Цитрусовые, Померанцевые (Aurantioideae).* Деревья и кустарники, часто колючие, вечнозелёные; листья сложные, обычно редуцированные до одного листочка, имеющего сочленение с черешком. Черешки нередко крылатые. Листовая пластинка эллиптическая, сверху глянцевая. В просвете видны железки с эфирным маслом. Цветки белые, реже розовые, очень ароматные, чашечка сростнолистная, с 3—5 долями, лепестков 4—8, нередко сросшихся в основании, тычинки многочисленные, сросшиеся в несколько пучков. Завязь многогнёздная. Плод — ягода с наружным кожистым слоем околоплодника, богатым

Рис. 348. Цветущая ветвь и плод граната.

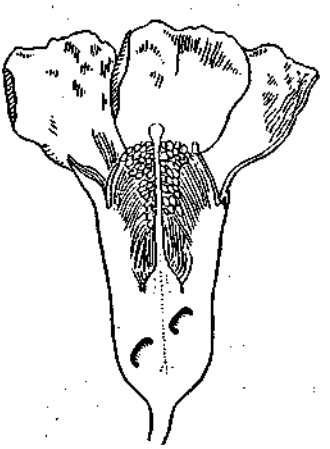


Рис. 349. Цветок граната в разрезе (схема).

эфирными маслами, 8—15-гнёздная. Мякоть сочная, образовавшаяся от разрастания клеток выростов нижней кожицы стенок завязи. Семена нередко многозародышевые (полиэмбриония). Эфирное масло в листьях, лепестках, венчиках и в плодах различное. Обширное подсемейство, представленное в юго-восточной Азии, Африке, Австралии, Зондских, Филип-

пинских островах и др. В этом подсемействе, богатом секциями, можно проследить эволюцию соковых выростов. Некоторые секции не имеют их; другие имеют бальзамические бугорки; третьи — соковые мешочки сидячие; четвертые — соковые мешочки на ножках различной длины, благодаря чему они выполняют всю полость завязи. Хорошо заметна также экологическая дифференциация (от пустынного до влажнотропическихвидов). Культурные цитрусовые — гибридного происхождения. В диком виде они неиз-

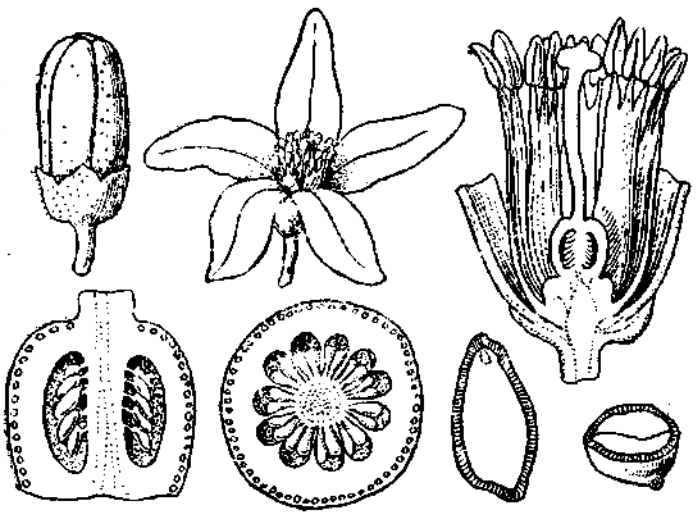


Рис. 350. Цветок, плод и семя цитрусовых (схема): в верхнем ряду бутон, цветок и разрез цветка; в нижнем ряду продольный и поперечный разрезы завязи.

Рис. 351. Диаграмма цветка цитрусовых.

вестны, несмотря на попытки указать их. При весьма большом числе видов Aurantioideae, все они скрещиваются между собой. В культуре известно много даже межродовых гибридов. Наибольшее значение в культуре имеет род Цитрус (Citrus).

Рис. 352. Цветение апельсина (Citrus sinensis).

Цитрус (Citrus). В настоящее время насчитывается 16 видов на земном шаре.

В СССР цитрусы возделываются во влажных субтропиках Грузии и РСФСР, на Черноморском побережье (от Сочи до турецкой границы), отчасти — в Ленкоранском районе Азербайджана. Цитрусы принадлежат к наиболее ценным плодовым деревьям. Помимо исключительного вкуса, они очень полезны; использование их разнообразное.

У нас культивируются следующие виды:

а) Сладкий апельсин (C. sinensis). Дерево. Цветки белые, душистые. Плоды различной величины, иногда очень крупные, тёмнооранжевые. Культура происходит из Китая. — б) Бигарадия, кислый апельсин (C. aurantium). Плоды многосемянные, кожура горькая и грубая, богатая резко пахнущими эфирными маслами, с горьковатой мякотью. Используется для получения эфирного масла «неролн» из цветков, «петигрен» из листьев и «португел» из плодов. — в) Мандарин (C. reticulata). Небольшое дерево, обильно плодоносящее. Плоды приплюснуто-шаровидные, корка плода легко отделяется от мякоти. Плод нежного вкуса и аромата. Есть бессемянные сорта. — г) Грейпфрут (C. paradisi). Плоды располагаются гроздевидно (до 12 плодов в кисти), оригинального вкуса. Употребляются в пищу с сахарной пудрой. Обладает высокими диэтическими свойствами. — д) Лимон (C. limon). Плоды с яркожёлтой кожуркой, очень душистые, с кислой мякотью

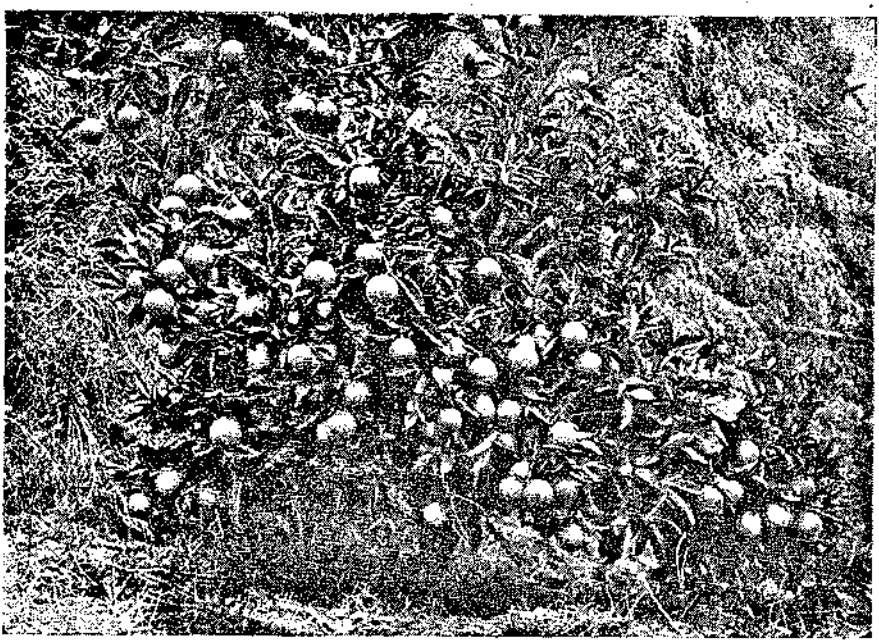


Рис. 353. Апельсин в Батуми.

(иногда сладкой). Содержит много лимонной кислоты и витамина С. — е) Л. трехлисточковый. Листопадный вид из Северного Китая, относится к другому роду, правильное название его — Poncirus trifoliata. Кустарник очень ветвистый, с длинными крепкими колючками. Цветки белые, плоды очень мелкие, шаровидные. Морозостойкий вид, свободно зимует даже в Тбилиси. Является основным подвоем для культурных цитрусовых в советских субтропиках.

В связи с продвижением цитрусовых к северу, исключительную ценность, как засухоустойчивый подвой, представляет пустынный лайм Eremocitrus glauca (из Австралии) и зимостойкий подвой Citrus ishangensis (из Китая).

Подсем. *Тоддалиевые* (Toddalioideae). Цветки двудомные, иногда однодомные.

Амурское бархатное дерево (Phellodendron amurense). Корка морщинистая, пробка мягкая, 2—4 *см* толщины; как укупорочная, не годится. Пригодна для спасательных поясов и т. п. В лесах Дальнего Востока. Необходимо испытать, как подвой для цитрусовых.

СЕМ. *АНАКАРДИЕВЫЕ (ANACARDIACEAE).* Деревья и кустарники, листья цельные или перистые, без прилистников, опадающие или неопадающие. Соцветие — кисть или метелка. Цветки однополые или двуполые, полигамные. Чашелистиков и лепестков по 3—5, раздельных, венчик иногда отсутствует. Тычинок 5—10. Завязь верхняя, одногнездная, иногда 3—5-гнездная. Столбиков 1—5, свободных или сросшихся. Плод — костянка, с внешним сухим слоем околоплодника.

Роды этого семейства преимущественно тропические и субтропические, но заходят и в умеренные зоны.

Фисташка (Pistacia). Двудомные деревья и кустарники, богатые смолистыми веществами. Цветки в кистевидных или метельчатых соцветиях. Чашечка 2—5-раздельная, венчик отсутствует. Мужские цветки с рудиментом завязи. Женские цветки без следов андроцея. Завязь верхняя, одногнёздная. Плод — костянка, яйцевидной или округлой формы, с сухим наружным слоем околоплодника. Семя одно.

а) Ф. настоящая (P. vera). Дерево. Семена съедобные, маслянистые. В диком состоянии растёт лесами саванного типа в горах южного Таджикистана; кроме того, в Туркмении, Узбекистане и в Киргизии (Таласский Алатау). Лесные разреженные насаждения тянутся на сотни километров. Повидимому, энтомофильное растение, нектароносное, усердно посещаемое различными мухами, пчелами. Древесина содержит ценную смолу, применяемую для лаковых красок. На листьях в изобилии образуются галлы, известные под названием «бузгунч», вызываемые укусами тли. Эти галлы содержат 30—40% дубильных веществ и широко используются. Кроме того, они дают малиновую краску, используемую на месте

для окраски щёлка и знаменитых местных ковров. Из семян можно добывать 20% превосходного жирного пищевого масла. — б) Кевовое дерево (P. mutica). Дерево; семена несъедобные. Дикорастущее в прибрежном Крыму, на Северном Кавказе у Анапы, в Кахетии (Грузии), в Азербайджане — в засушливых районах. Дает ценную смолу «саккыз».

Сумах (Rhus). Деревья и кустарники. Цветки обоеполые, полигамные или двудомные. В СССР в диком виде интересен таннидоносный Rh. coriaria, растущий на Кавказе. Вид скумпия (Cotinus cogyggria) — южный кустарник, даёт много ценных технических продуктов.

СЕМ. *КЛЕНОВЫЕ (ACERACEAE).* Деревья и кустарники. Цветки правильные, 5—4-членные. Венчик иногда отсутствует. Тычинок 8 (4—10). Завязь верхняя, 2-гнёздная. Плод — двукрылатка.

Рис. 354. Лимон в Батуми.

Клен (Acer). Декоративные породы, лесные и парковые. У многих видов ценится осенняя окраска листьев. Древесина ценная. В европейской части СССР: клен остролистный (A. platanoides), К. татарский, черноклен (A. tataricum), К. полевой (A. campestre). Рекомендованы для полезащитных лесонасаждений в лесостепной и степной зонах европейской части СССР. Плоды клена остролистного созревают в сентябре, а в октябре и ноябре опадают. Собирать их можно и с деревьев и с почвы. Плоды татарского и полевого клена созревают в октябре и остаются на деревьях до марта.

В Грузии — A. Trautwetteri (сахарный кавказский клён); в Азербайджане — К. величественный (A. insigne). На Дальнем Востоке — ряд видов клена.

Порядок Крушиноцветные (Rhamnales)

Кустарники, деревья и лианы. Листья простые, редко сложные, без внутренних желёзок. Цветки 4—(5)-членные, околоцветник двойной. В основании пестика — нектарный диск с тычинками.

Порядок близок к Celastrales, с которым сближают прежде всего анатропные семяпочки.

С Е М. ***КРУШИННЫЕ (RHAMNACEAE).*** Листья с прилистниками. Соцветия пазушные. Цветки правильные. Завязь верхняя, иногда средняя. Нектарники вокруг пестика, у основания тычинок. Плод — костянка.

Крушина, жестер (Rhamnus). Кустарники и деревья, нередко колючие. Плод — костянка с 2—4 косточками. Полезные технические и лекарственные растения, но являются промежуточным хозяином для ржавчинных грибов (корончатая ржавчина овса), поэтому некоторые виды подлежат уничтожению в районах культуры овса. Все виды содержат ценные красящие вещества специфических оттенков (жёлтые, зелёные, пурпурные и др.). Используются для окраски тканей с помощью протрав.

Крушина слабительная (Rh. cathartica). Деревцо, ветви кончаются нередко колючкой, листья супротивные. Лекарственное растение; отвары из зрелых плодов используются, как слабительное. Растет по всему СССР, на открытых сухих местах.

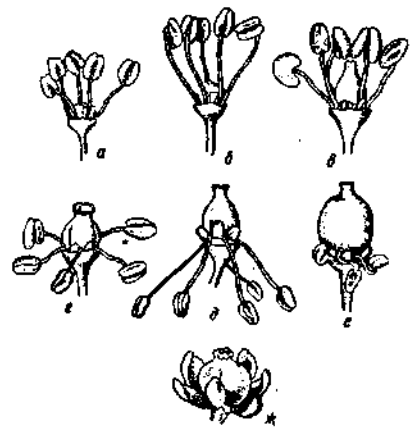


Рис. 355. Типы цветка дикорастущего винограда (Vitis silvestris)

а, б — мужские цветки; *в* — двуполый цветок; *г* — функционально мужской цветок; *д, е* — функционально женские цветки; *ж* — цветок культурного V. vinifera.

С Е М. ***ВИНОГРАДНЫЕ (VITACEAE).*** Многолетние деревянистые лианы, цепляющиеся при помощи усиков. Листья очередные, лопастные, с прилистниками. Соцветия в виде маленьких сложных кистей, потом разрастающихся, расположены супротивно листьям (как и усики) и развиваются вместо последних. Цветки невзрачные, мелкие, правильные, обоеполые или однополые, 4—5-членные, с нектарным кольцом. Плодолистиков 2—8. Завязь двугнёздная. Плод — ягода. Семена с эндоспермом.

Рис. 356. Виноград (Vitis vinifera)

А — часть ветви (схема), на которой показаны характер ветвления и расположения усиков; *а* — схема соцветия (сложной кисти); *Б* — натуральный вид части растения: *б* — сложная кисть; *В* — цветок и его части; *1* — бутон; *2* — раскрывание цветка и опадение колпачка-венчика; *3* — обоеполый цветок; *4* — разрез ягоды (схема); *5* — диаграмма цветка.

Виноград (Vitis). Старые стволы скрученные. Побеги многочисленные; соцветия частично видоизменены в усики, которыми растение цепляется за опоры. Листья в основании выемчатые, лопастные.

а) В. культурный (V. vinifera). Каждый усик расположен супротивно листу и представляет собой окончание предыдущего междоузлия (симподиальное ветвление). Верхушечная почка здесь не замирает, как обычно в симподиях, а развивается вместо соцветия в усик. На этом же узле супротивно образуется лист с обычной пазушной почкой, дающей боковой побег, и, кроме того, придаточной почкой, осуществляющей продолже-

ние главного побега. Соцветие является сложной кистью, разрастающейся после оплодотворения цветков. Цветки многочисленные, мелкие, невзрачные, с сильным приятным ароматом, обоеполые или однополые; чашечка 5-зубчатая, лепестков 5, срастающихся на верхушке в виде колпачка; они распускаются основаниями, потом опадают; 5 тычинок, пестик 1; завязь верхняя, 2-гнёздная, с двумя семяпочками в каждом гнезде. Ягоды в сложной кисти, которая называется гроздью. Опыление у винограда перекрестное. Нередко обоеполые цветки функционально являются только женскими, так как пыльца тычинок в этом цветке или неспособна к оплодотворению или вообще не образуется. Многие сорта опыляются только перекрёстно, тем более что и цветки бывают однополыми. Однополость, как сказано, бывает не только морфологическая, но и физиологическая (в обоеполых цветках). В основании завязи находится диск нектарников, цельных или лопастных. Кроме того, имеется нижний круг нектарников под чашечкой.

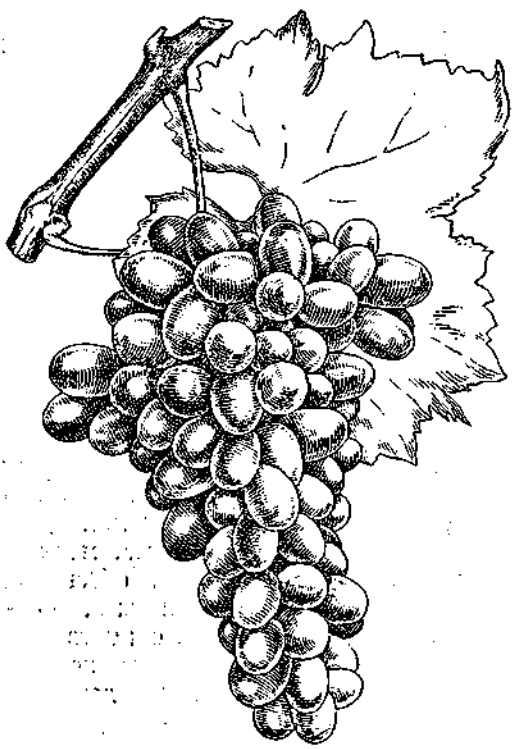


Рис. 357. Сложная кисть (сильно разросшаяся) винограда со зрелыми ягодами.

Виноград — одно из важнейших растений в плодоводстве. Помимо разнообразных столовых сортов, существуют сорта винные. Область виноградарства в СССР велика — это Молдавская ССР, юг Украины, Крым, весь Кавказ, вся Средняя Азия.

Изабелла (V. labrusca). Разводится в Западной Грузии и кое-где в Азербайджане. Ягоды с мускусным запахом. Встречается одичалым в лесах Колхиды.

Дико или одичало виноград растет в лесах Кавказа, Крыма, Молдавии, Средней Азии и Херсонщины. Дикий виноград, генетически связанный с культурным, выделяется в самостоятельный вид V. silvestris. — б) В. а м у р с к и й (V. amurensis). Крупная лиана. Ягоды черные, с сильным сизым налетом, некрупные, кислые, но съедобные. Растет дико в приречных смешанных лесах Дальнего Востока. Исключительно морозостойкий вид, выдерживает морозы до —40°.

Порядок **Бересклетоцветные (Celastrales)**

Порядок представлен деревьями, кустарниками и лианами; листья простые, очередные или супротивные, цветки правильные, раздельнолепестные, цветоложе с нектарным диском.

СЕМ. ***БЕРЕСКЛЕТОВЫЕ (CELASTRACEAE).*** Цветки правильные, 4—5-членного типа. Плод — коробочка, костянка или ягода. Семена с присемянником.

Бересклет (Euonymus). Кустарники в лесах европейской части СССР.

Б. б о р о д а в ч а т ы й (E. verrucosa). В корнях содержит гуттаперчу высокого качества. Плод — ягода различной формы и окраски. Рекомендован для полезащитных лесонасаждений в лесостепи европейской части СССР.

Порядок **Зонтикоцветные (Umbellales)**

В этом крупном порядке нижняя завязь свойственна уже всем представителям его, но раздельнолепестность еще сохраняется. Цветки правильные, мелкие, собранные в зонтики, по большей части сложные, или в головки. Следует отметить, что специализации насекомых здесь нет. Кантарофилия (опыление жуками, поедающими пыльцу), наряду с опылением мухами, имеет место у семейства зонтичных. Порядок представлен травянистыми растениями и кустарниками. Листья сложные или рассечённые нередко на мелкие доли,

реже цельные, с масляными железами. Плоды также с масляными ходами. Семена с эндоспермом.

СЕМ. *ДЕРЕННЫЕ (CORNACEAE).* Кустарники с супротивными листьями. Цветки в зонтиковидных соцветиях, правильные, обоеполые; чашечка сростнолистная, лепестков 4, тычинок 4, завязь нижняя, 2-гнёздная, семяпочки одиночные. Плод — костянка или ягода.

Кизил обыкновенный (Cornus mas). Костянка овальной формы, мякоть очень кислая, косточка цилиндрическая. В диком виде растет на юге Украины, в Крыму и на Кавказе

СЕМ. *ЗОНТИЧНЫЕ (UMBELLIFERAE).* Многолетние, двух- и однолетние травянистые растения. Стебли обыкновенно полые, с масляными ходами. Листья от простых до трояко-перистосложных. Черешки в основании нередко образуют вздутые влагалища, охватывающие стебель. Прилистников нет. Соцветие — сложный или простой зонтик; в основании сложного зонтика имеется обвёртка из кроющих листьев; точно так же в основании зонтичков имеются обвёрточки. Часто соцветия без обвёрток и обвёрточек (или только без первых, или только без вторых). Цветки раздельнолепестные, правильные или немного неправильные (у краевых цветков), обоеполые, очень редко однодомные или двудомные. Чашечка сильно редуцированная, 5-зубчатая. Венчик 5-лепестный. Тычинок 5. Плодолистиков 2. Завязь нижняя, 2-гнёздная. Семяпочек в завязи 2. Столбиков 2, свободных, основание их нектароносное. Плод — двураздельная зерновка (или двусемянка, но околоплодник прирос к семени), в которой части висят (проводящими пучками перегородок плода) на так называемом карпофоре. Семена с эндоспермом.

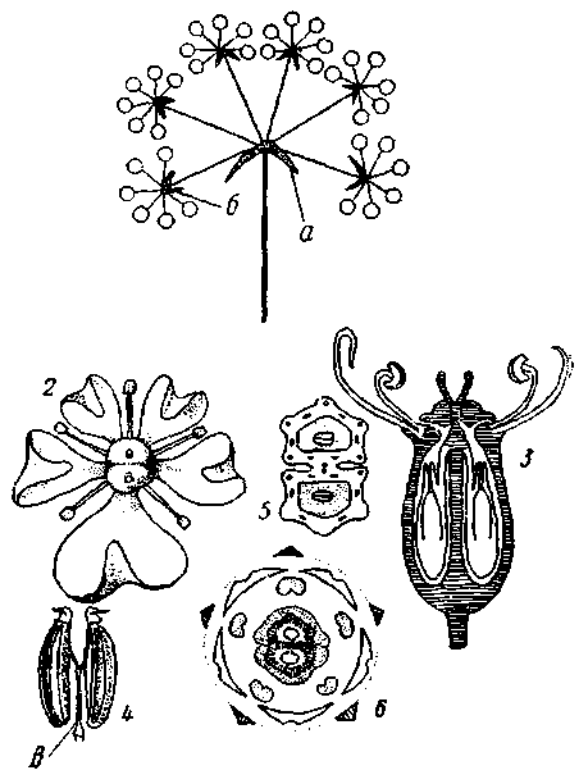


Рис. 358. Сем. зонтичных (Umbelliferae).

Наверху сложный зонтик (*а* — обвёртка; *б* — обвёрточка); *2* — цветок; *3* — продольный разрез цветка; *4* — плод (*в* — карпофор); *5* — плод в поперечном разрезе; *6* — диаграмма цветка.

Обширное семейство, богатое эфирными маслами, смолами, алкалоидами. Многие из видов имеют съедобные части или употребляются в качестве пряных растений.

Бутень клубненосный (Chaerophyllum bulbosum). Двухлетник. Стебель в основании с клубневидным утолщением. Растёт в лесах, рощах, на огородах. В Закавказье является специфическим засорителем посевов льна.

Купырь лесной (Anthriscus silvestris). Многолетник. Стебель бороздчатый. Растёт по всему СССР.

Репяшок (Caucalis daucoides). Однолетник. Плоды крупные с крючковатыми шипами. Растёт в степной полосе европейской части СССР, в Западной Сибири, на Кавказе. Очень сильно засоряет поля, особенно на Северном Кавказе. Особый вид репяшка дает плоды без шипов (C. hordeicarpa), которые попадают в урожай ячменя (Макашвили).

Кориандр (Coriandrum sativum). Однолетник. Плоды содержат эфирное и жирное масла. Эфирное масло имеет большое значение, идет для приготовления туалетных мыл, духов и одеколонов. Жирное масло применяется при изготовлении шоколада, затем для отмывки шерсти.

Болиголов (Conium maculatum). Двухлетник. Все растение издаёт противный мышиный запах. По всему СССР, кроме Восточной Сибири и Дальнего Востока. Весьма ядовитое растение. Сократ отравился этим растением, а не цикутой.

Сельдерей (Apium graveolens). Двухлетник. Корень у культурных сортов мясистый, издающий своеобразный запах. В диком виде растёт на засоленных почвах и приморских местах — по Черноморскому побережью. В культуре является овощным растением.

Петрушка (Petroselinum sativum). Двухлетник. В первый год образует утолщённый корень и розетку прикорневых листьев. Корень, листья и мелкие плоды издают специфический запах, из-за которого петрушка возделывается как овощное растение, идущее для приправ. Семена содержат эфирное масло апиоль, действующий, как колхицин (вызывает полиплоидию).

Рис. 359. Вех ядовитый (Cicuta virosa)

а — ветвь с соцветиями; *б* — корневище в разрезе (перегородки в узлах).

Вех ядовитый (Cicuta virosa). Многолетник. Корневище толстое, мясистое, в разрезе с укороченными полыми междоузлиями и перегородками в узлах (хороший признак для распознавания). Растёт на сырых местах, в поймах, у берегов рек и пр., по всему СССР. Очень ядовитое растение. Корневище сладкое, что соблазняет детей. Отравление цикутой кончается параличем дыхания.

Тмин (Carum carvi). Двухлетник. Растет в диком состоянии по всей европейской части СССР, в Сибири до Байкала, в Средней Азии. В Крыму и на Кавказе растут другие виды рода Carum. Особенно много тмина в Курской области. Возделывается из-за эфирного масла, содержащегося в семенах.

Сныть обыкновенная (Aegopodium podagraria). Многолетник. Растет по всей европейской части СССР, в Сибири до Байкала, на Кавказе. Размножается корневищами.

Резак (Falcaria rivini). Двухлетник с длинным стержневым корнем. Растёт в чернозёмной полосе и на юге, сильно засоряет поля.

Анис (Pimpinella anisum). Однолетник. Возделывается из-за эфирного масла в плодах, используемого в медицине, в парфюмерии, а также при изготовлении ликеров. Кроме эфирного, извлекается также жирное масло, используемое в мыловарении. Возделывается в СССР, главным образом в Воронежской области, а также на Украине.

Укроп (Anethum graveolens). Однолетник. Всё растение с резким пряным запахом. Из плодов добывают эфирное масло. Зеленые листья и зеленые зонтики широко используются при солении огурцов и т. п. Как пряность, используется повседневно в кулинарии. В СССР — только в культурном состоянии, повсюду.

Кокорыш, собачья петрушка (Aethusa cynapium). Однолетник, на севере двухлетник. Листья сверху блестящие (отличие от настоящей петрушки). Растёт по всему СССР, до Байкала. Ядовитое растение; особенно засоряет посевы петрушки и других овощных растений.

Дягиль (Angelica archangelica). Двухлетник, иногда многолетник. Корневище мясистое, толстое, оплетенное придаточными корнями. В диком состоянии растёт по сырым, болотистым местам, по всему СССР, кроме Кавказа и Средней Азии. Корневище содержит эфирное дягильное масло с бальзамическим запахом, имеющее промышленное значение. Отличный медонос.

Пастернак (Pastinaca sativa). Двухлетник. Овощное растение; используются белые, пряные корни. Засоряет яровые посевы.

Морковник, Муретия (Muretia lutea). Многолетник. Корень клубневидный. Растёт в степной зоне европейской части СССР и в Западном Казахстане. Ядовит в период плодоношения.

Поручейник (Sium latifolium). Многолетник. Растёт на болотах, в сырых местах возле речек, прудов. Ядовит.

Ферула (Ferula). Обширный род, представленный многолетними, по преимуществу, видами. Крупные растения, богатые бальзамами и эфирными маслами. Распространены в Средней Азии, в Закавказье. Сухие плоды поедаются скотом.

Борщевик (Heracleum). Многолетние и двухлетние растения. Много видов. Диаметр окружности зонтика у некоторых видов достигает 25 *см*. Плоды с резким запахом, содержат эфирное и жирное масла.

Морковь (Daucus carota). Двухлетнее растение. Корень богат провитамином А (каротином). Листья двояко- и трояко-перисторассеченные. Цветки белые, обоеполые, но бывают однополые. Ребра плода усажены тонкими острыми шипиками. Плоды с пряным запахом. В диком виде морковь является обычным растением европейской части СССР, Западной Сибири, Средней Азии, Кавказа. Культурная морковь возделывается по всему СССР.

Порядок **Мареноцветные (Rubiales)**

В этом порядке нижняя завязь сочетается со спайнолепестностью; много общих черт с древесными тропическими из Umbellales. Травы, лианы, кустарники и деревья. Листья супротивные. Цветки 4-круговые. Венчик 5—4-доль-

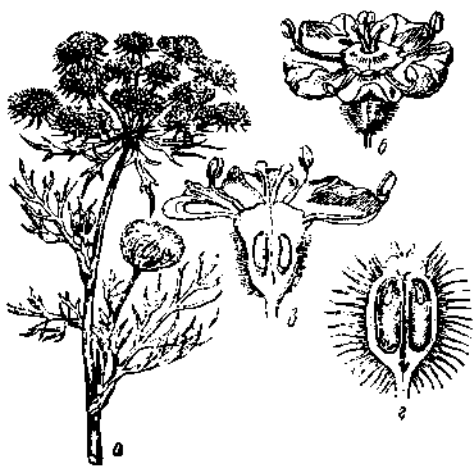


Рис. 360. Морковь дикая (Daucus carota)

а — ветвь со сложными зонтиками; *б* — цветок; *в* — цветок в разрезе; *г* — плод в разрезе.

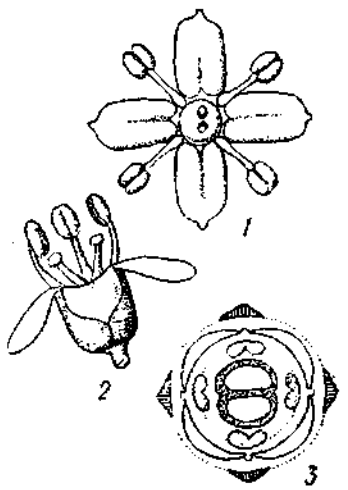


Рис. 361. Сем. мареновых (Rubiaceae)

1 — цветок подмаренника (Gallium aparine); *2* — он же сбоку; *3* — диаграмма цветка.

ный, правильный или зигоморфный. Тычинок 5—4. Плодолистиков обычно 2 (и больше). Завязь 2-гнёздная, редко одно- и многогнёздная.

СЕМ. ***МАРЕНОВЫЕ (RUBIACEAE).*** Травы (в СССР), лианы, кустарники и деревья. Листья цельные, с прилистниками, часто листообразно разрастающимися, вследствие чего получается мутовчатое расположение листовых органов. Цветки в соцветиях, правильные, обоеполые, 4—5-членные, венчик в бутоне складчатый. Тычинок 4—5, часто скрытых в трубке венчика. Плодолистиков чаще 2. Завязь нижняя, 2-гнёздная, реже — одно- и многогнёздная, с одной или несколькими семяпочками в каждом гнезде. Плод — двураздельная зерновка, дробная коробочка или костянка.

Хинное дерево (Cinchona). Вечнозелёные деревья с крупными листьями. Цветки гетеростильные, розовые, душистые, нектароносные. Плод — дробная коробочка. В диком виде — в американских Андах, как подлесок. Многие виды содержат комплекс алкалоидов, среди которых хинин имеет главное значение. В юго-западной Грузии возделывается, как однолетнее; комплекс алкалоидов («хинет») получают из листьев.

Кофе аравийский (Coffea arabica и др.). Вечнозелёные деревья. Цветки в соцветиях, душистые. Плод — костянка с двумя семенами. Обитает в диком виде в Абиссинии. Семена

содержат алкалоид кофеин, из-за которого возделываются деревья. Культивируется в тропическом поясе.

Ясменник (Asperula). Травы. Цветки в полузонтиках или одиночные. Чашечка очень мелкая, венчик воронковидный, столбик скрыт в трубке венчика. Плод — двураздельная зерновка или орешек.

Подмаренник (Gallium). Травы. Венчик 4-раздельный, редко 5-раздельный. Плод — двураздельная зерновка или орешек.

а) П. цепкий (G. aparine). Однолетник. Стебли стелющиеся. Плоды с крючками. Растет повсюду, кроме крайнего Севера. Засоряет яровые хлеба в средней и отчасти южной полосе, вызывая их полегание. — б) П. трехрогий (G. tricorne). Однолетник. Стебли лежачие; в Закавказье.

СЕМ. ***ВАЛЕРИАНОВЫЕ (VALERIANACEAE).*** Травы и полукустарники. Цветки зигоморфные, асимметричные в любой плоскости, 5-членные; чашечка незаметная, превращающаяся при плодах в летучку (перистый хохолок). Тычинок 3 или 1, две другие подверглись полной редукции. Плодолистиков 3. Завязь нижняя, 3-гнёздная, но только одно гнездо содержит семяпочку. Плод — орешек, с перистым хохолком, образовавшимся из чашечки. Семя без эндосперма.

Валериана (Valeriana). Многолетние травы, корни нередко утолщенные. Корневище у некоторых видов узловатое, с сильным запахом эфирного масла. В СССР более 20 видов. В диком состоянии в лесной и лесостепной зонах СССР и в горных лесах Кавказа и Крыма. Лекарственные растения.

СЕМ. ***ВОРСЯНКОВЫЕ (DIPSACACEAE).*** Травянистые растения с супротивными листьями. Цветки в головчатых соцветиях, окруженных обвертками из редуцированных листьев.

Ворсянка (Dipsacus fullonum). Зрелые головки («ворсовальные шишки») используются в мануфактурной промышленности для придания ворса. Возделывается в Казахской ССР.

Махобели (Cephalaria syriaca). Засоряет поля пшеницы в Восточной Грузии. Синий хлеб в Горийском районе — от примеси махобели.

Скабиоза (Scabiosa caucasica). Ландшафтное растение субальпийской зоны Кавказа.

Порядок **Кирказоноцветные (Aristolochiales).**

Травы и деревянистые лианы; встречаются паразитные растения, живущие внутри хозяина и не имеющие вегетативных органов.

СЕМ. ***КИРКАЗОНОВЫЕ (ARISTOLOCHIACEAE).*** Зелёные травы и деревянистые лианы. Цветки с простым околоцветником.

Кирказон (Aristolochia). В СССР один травянистый многолетний вид, A. clematitis. Цветок интересен приспособлением для опыления мухами (см. стр. 310).

СЕМ. ***РАФФЛЕЗИЕВЫЕ (RAFFLESIACEAE).*** Тропические паразитные растения. Вид Rafflesia Arnoldi на острове Суматра паразитирует на корнях деревьев рода Cissus (сем. Vitaceae); наружу появляется лишь цветок самых крупных размеров на земном шаре (до 1 *м* в диаметре), мясо красного или буроватого цвета.

Порядок **Букоцветные (Fagales)**

Семейства этого порядка имеют нижнюю завязь, простой чашечковидный (редуцированный) околоцветник, однополые, но раздельнолепестные цветки, упрощенные вследствие перехода к ветроопылению. Тычинок много. Семяпочка анатропная (обращенная).

СЕМ. ***БЕРЕЗОВЫЕ (BETULACEAE).*** Деревья или кустарники. Мужское соцветие серёжковидное (серёжки из дихазиев) или колосовидное, одиночное, или соцветия собраны по 2—5 вместе. Мужские цветки по 1, 2 или 3 в пазухе кроющей чешуи, с которой срастаются, тычинок 2—12; 2—4 прицветничка или их нет. Околоцветник отсутствует или 2—4 раздельный. Женское соцветие головчатое или колосовидное. Чешуя, в пазухе которой сидят женские цветки (по 2—3), образовалась от срастания прицветников с кроющей чешуей или же цветок сидит в плюске, образовавшейся из сросшихся прицветников, впоследствии сильно разрастающихся. Пестик из двух плодолистиков, завязь нижняя, 2-гнездная, в каждом гнезде по одной семяпочке. Плод — односемянный орех или орешек, крылатый или с плюской из сросшихся прицветников.

Граб (Carpinus). Деревья и кустарники. Входит в состав широколиственных лесов или образует сплошные насаждения. Мужские цветки в боковых серёжках, женские — в верхушечных. Плод — орешек с листовидной обёрткой. В СССР 4 вида. Рекомендован для полезащитных лесонасаждений.

Лещина, Орешник (Corylus). Кустарники, редко деревья. Листья очередные, простые. Цветки однодомные. Мужские цветки в серёжках. Плод — односемянный орех, заключённый в зелёную трубковидную плюску из сросшихся кроющих листьев. Семя с эндоспермом, семядоли маслянистые. В СССР 6 видов.

а) Орешник обыкновенный (C. avellana). Кустарник. В диком состоянии по всей европейской части СССР и на Кавказе, в виде подлеска и по опушкам. В культуре на Черноморском побережье Кавказа, а также в северо-западном Азербайджане и в Крыму. Лучший культурный вид лещины. Семена содержат высокий процент пищевого масла. Рекомендован для полезащитных лесонасаждений в европейской части СССР. — б) О. разнолистный (C. heterophylla). Кустарник. Качество посредственное. Растёт на Дальнем Востоке, по Амуру и в Даурии. — в) О. грузинский (C. iberica). Дерево до 20 *м* высоты или древовидный кустарник.

Рис. 362. Орешник, лещина (Corylus avellana)
а — мужские цветущие серёжки; *б* — женский цветок; *в* — орехи в плюсках.

Кроме этих видов, диких и одновременно культурных, в СССР встречаются еще 3 дикорастущих вида: C. colchica в Западной Грузии, C. manshurica и C. brevituba на Дальнем Востоке.

Береза (Betula). Деревья и кустарники. Корка часто белая. Мужские серёжки закладываются с осени по 2—4 вместе. Женские серёжки одиночные, закладываются весной. Мужские цветки образуют трехчленные дихазии в пазухах чешуи. Завязь двугнёздная, семяпочка развивается одна. Рылец 2. Плод односемянный, двукрылый. В СССР 40 видов. Лесные породы.

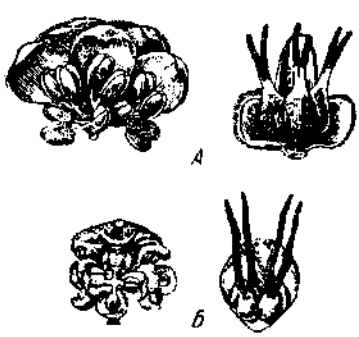


Рис. 363. *А* — мужские и женские цветки березы (Betula alba); *Б* — мужские и женские цветки ольхи (Alnus glutinosa).

Наиболее распространенные виды:

а) Берёза бородавчатая (B. verrucosa), известная в обиходе под названием «белой березы». Дерево с гладкой белой коркой. Обычный элемент лесов европейской части СССР, Западной Сибири и высокогорья Кавказа; нередко встречается также в чистых насаждениях. Одна из важных пород для полезащитных лесонасаждений по берегам Волги. — б) Б. пушистая (B. pubescens), более северный вид, растет также на Кавказе. — Эти два вида дают наплывы, используемые для поделок мебели. Рыночное название таких наплывов «карельская береза». — в) Карликовая березка (B. nana), маленький приземистый кустарник со стелющимися искривленными ветвями и маленькими округлыми листьями. Растёт в тундре, лесотундре и на торфяниках лесной зоны.

Ольха (Alnus). Деревья и кустарники. Прилистники рано опадающие. Мужские серёжки по нескольку вместе, закладываются и развиваются с осени, распускаются весной. Женские серёжки одиночные или собраны в кисть, закладываются с осени. В СССР 12 видов. Растут обычно по берегам рек или во влажных лесах.

У нас распространены два вида:

а) Ольха чёрная (A. glutinosa). Дерево, часто встречается по берегам рек, образуя ольшатники. Листья с нижней стороны гладкие. — б) О. серая (A. incana). Листья с нижней стороны опушенные.

СЕМ. ***БУКОВЫЕ (FAGACEAE).*** Деревья. Листья простые. Мужские соцветия в серёжках, женские — короткие, колосовидные. Околоцветник простой, сростный, с 4—8 долями. Тычинок 5 или много (20). Завязь нижняя, 3-гнёздная, с 1—2 семяпочками; столбиков 3, спаянных в основании. Женские цветки и плоды заключены в плюску, по созревании твердеющую, образующуюся из сросшихся прицветников. Плюска с многочисленными придатками. Плод — односемянный орех. В СССР 3 рода.

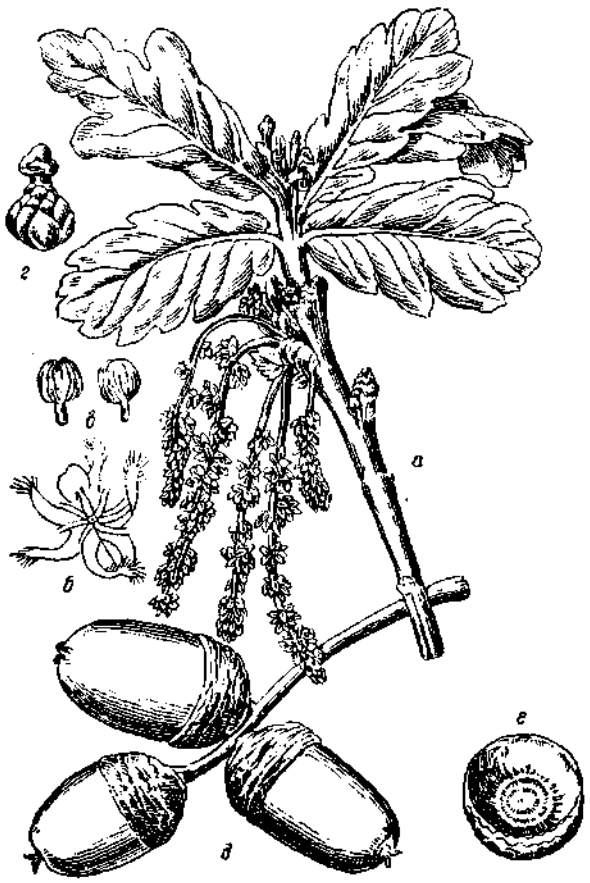


Рис. 364. Дуб летний, черешчатый (Quercus robur)

а — ветвь с соцветиями; *б* — мужской цветок; *в* — тычинки; *г* — женский цветок; *д* — плоды (жолуди) с плюсками; *е* — плюска.

Каштан настоящий (Castanea sativa). Крупное дерево. В диком состоянии растёт на Кавказе. Особенно сохранился каштан в виде крупных лесных массивов на склонах гор Западного Кавказа. В СССР в культуре встречается мало. Древесина ценная, водоупорная.

Дуб (Quercus). Деревья, иногда кустарники. Листья почти у всех наших видов опадающие, цельные, часто по бокам лопастные. Мужские серёжки поникшие, женские цветки одиночные или по нескольку на цветоносе. Плод — жолудь, состоящий из ореха, охваченного в той или иной мере плюской, односемянный. В СССР 23 вида. Красивые ландшафтные, долговечные световые деревья. Древесина прочная, твёрдая, используемая на мебель и многие нужды народного хозяйства. Кора содержит значительный процент дубильных веществ. Из плодов дуба готовят «желудовый кофе».

Наиболее распространён Дуб летний, черешчатый (Qu. robur). Образует леса и рощи (дубравы) в лесостепной и на юге лесной зоны европейской части СССР. Основная порода для полезащитных лесонасаждений в лесостепной и степной зонах европейской части СССР. Жолуди созревают в октябре и опадают на землю. Их надо собирать с земли до выпадения снега. Здоровые жолуди имеют темнокоричневую окраску с глянцем. Их надо хранить при температуре от 2 до 4° Ц, в подвале или овощехранилище, пересыпая каждый слой жолудей слоем песка в 10 *см*. Если заготовлено много жолудей, то хранить зимой надо в ямах, на возвышенном сухом месте. В дно ямы вбивается кол, который обвёртывается соломой для вентиляции. На дно ямы сперва насыпается песок, а потом — как указано выше. Яму закрывают песком и соломой, а над ней — навес от дождя. Жолуди кладут только здоровые. На Кавказе 18 видов дуба (Qu. iberica, Qu. macranthera и др.). б) Д. пробковый (Qu. suber). В культуре (Крым, Кавказ).

Бук (Fagus). Крупные деревья с серыми стволами. Мужские цветки в висячих головчатых соцветиях. Околоцветник 5-лопастный. Женские цветки по 2—4, окруженные обвёрткой, которая к созреванию плода древеснеет. Плод — орех. Семена 3-гранные, ребристые. В СССР 2 вида (F. orientalis и F. silvatica). Первый вид распространен в Крыму и на Кавказе (но обнаружен и на Балканах, в Стрендже), составляет чистые буковые леса или растёт в смеси с другими широколиственными породами; второй вид — на юго-западе.

Порядок **Ореховидные (Juglandales)**

Отличается от предыдущего порядка прямой семяпочкой (с одним интегументом).

СЕМ. ***ЮГЛАНДОВЫЕ (JUGLANDACEAE).*** Однодомные деревья. Листья непарноперистые, с выделительными железками и довольно резким запахом эфирного масла. Мужские цветки собраны в длинные, многоцветковые, пазушные сережки, женские — в короткие, вначале прямостоячие, малоцветковые. Каждый цветок находится в пазухе кроющей чешуйки с двумя боковыми прицветниками. Околоцветник простой, из четырёх листочков. Листочки околоцветника, срастаясь с прицветниками женского цветка, образуют при плоде плюску. Завязь нижняя. Опыление между цветками с разных деревьев. Плод — ложная костянка, с зелёной плюской, богатой дубильными веществами. Семя без эндосперма.

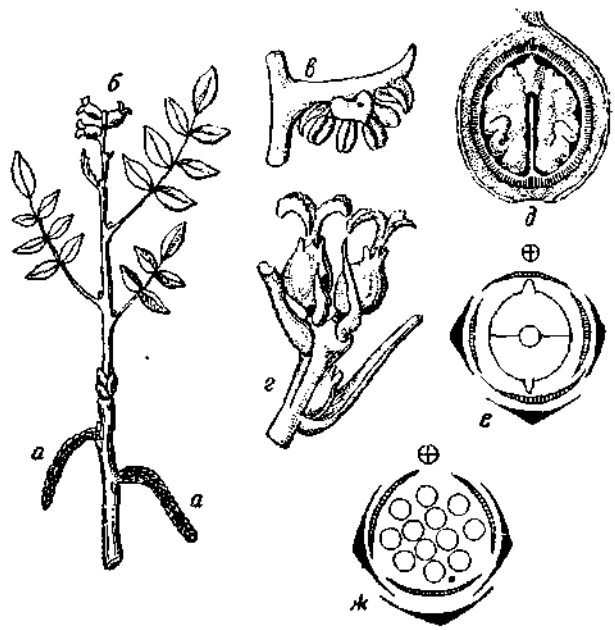


Рис. 365. Орех грецкий (Juglans regia)

а — мужские серёжки; *б* — женские цветки; *в* — мужской цветок (увелич.); *г* — женские цветки; *д* — ложный плод в разрезе; *е* — диаграмма женского цветка; *ж* — диаграмма мужского цветка (схема).

Орех (Juglans).

а) О р е х г р е ц к и й (J. regia). Дерево до 30—45 *м* высоты, до 2 *м* в диаметре — в диком состоянии растёт в Средней Азии. На Кавказе — только в одичалом состоянии. В культуре распространён широко. Световое растение. Растёт быстро. Страдает от весенних заморозков. Масло превосходное, одно из лучших. Из жмыха делают халву. Древесина ядровая весьма ценная, используется на мебель, ружейные ложа. Капы имеют высокую ценность, идут на резные поделки. — б) О. м а н ч ж у р с к и й (J. manshurica). Крупное дерево, до 25 *м* высоты. В диком виде растёт на Дальнем Востоке.

Порядок **Бирючинные (Ligustrales)**

Цветки правильные, 4-членного типа, но число тычинок редуцировано до двух. Завязь верхняя. Порядок, близкий к Contortae (см. следующий порядок).

СЕМ. ***МАСЛИННЫЕ (OLEACEAE).*** Деревья и кустарники. Листья простые, цельнокрайние, иногда сложные. Цветки собраны в метельчатые соцветия, 2- или 5-членные. Характерный признак семейства — 2 тычинки в цветке. Плодолистиков 2. Плод — ягода, костянка, орешек или коробочка. В семействе выражено явление редукции частей околоцветника и андроцея.

Бирючина (Ligustrum). Кустарники.

Б. о б ы к н о в е н н а я — на юге европейской части СССР, в Крыму и на Кавказе. Рекомендована для полезащитных насаждений на юге.

Ясень (Fraxinus). Листья крупные, перистые. Цветки одно- или двудомные, или обоеполые; у некоторых видов, например, у F. excelsior, без околоцветника. Плод — крылатая семянка (или орешек). Высокие, стройные лесные деревья. Наиболее распространен F. excelsior. Рекомендован для полезащитных лесонасаждений. Плоды созревают в октябре и висят на дереве до середины зимы. Сбор надо производить до опадения.

Сирень (Syringa). Кустарники, родом с Балканского полуострова. Листья цельные. Метёлки многоцветковые, густые. Венчик с трубочкой и 4-лопастным отгибом, светлолиловый или белый. Плод — коробочка. Декоративные растения. Наиболее распространена в культуре сирень обыкновенная (S. vulgaris).

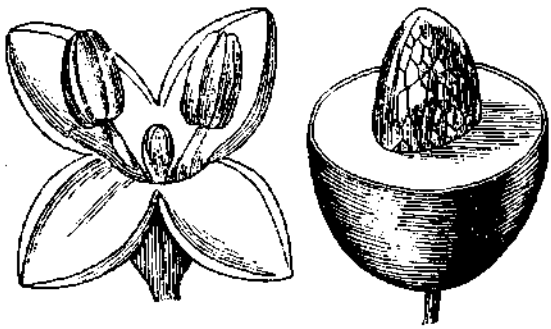


Рис. 366. Цветок и плод маслины (Olea europaea).

Маслина (Olea). Деревья и кустарники, листья супротивные, ланцетные, с завороченными на нижнюю сторону краями, вечнозелёные, запасающие осенью много крахмала. Ветви у диких видов с колючками, у культурного — без них. Цветки малые, в кистях или пучках в пазухах листьев. Венчик с 4-раздельным отгибом. Плод — костянка. Семя одно вследствие недоразвития второй семяпочки. Мякоть плода сочная, съедобная только в маринованном виде, содержит в среднем 25% превосходного оливкового масла. Культурная маслина принадлежит к виду O. europaea, дикая маслина — к виду O. oleaster. Родина — побережье Средиземного моря. В СССР культура маслины существует на Южном берегу Крыма, в Грузии, в Азербайджане, в Туркмении.

Жасмин (Jasminum). Кустарники, вьющиеся или прямостоячие. Листья сложные. Цветки у некоторых видов очень душистые. Плод — ягода. В Крыму и на Кавказе — только 2 вида: J. officinale и J. fruticans. Первый содержит очень ценное эфирное масло.

Порядок **Скрученные, барвинкоцветные (Contortae)**

Травы, лианы, кустарники и деревья. Листья супротивные. Цветки 5- (редко 4-) членного типа, правильные, венчик в бутоне скрученный, тычинки сросшиеся с венчиком, пыльники нередко закручиваются; завязь верхняя. В семействе кутровых нектарники являются не выростами цветоложа, а преобразованными остатками плодолистиков.

СЕМ. ***КУТРОВЫЕ (APOCYNACEAE).*** Деревья, кустарники, лианы. Листья супротивные, простые, без прилистников. Цветки правильные, 5-членные, реже 4-членные. Тычинок 5, свободных. Плодолистиков 2. Завязь 2-гнёздная. Плод — коробочка, костянка, ягода или листовка. Семена нередко с хохолками.

Кендырь (Apocynum). Многолетние травянистые корневищные и корнеотпрысковые растения, с млечным соком. Корневища сильно крахмалистые. Надземные стебли однолетние. Листорасположение на боковых ветвях супротивное, на главном — смешанное. Листья на одном растении различной формы. Семена мелкие, с хохолком, легко разносимые ветром. Кендырь — растение пойм. Стебли его содержат ценные склеренхимные волокна. Растёт в Средней Азии, на Кавказе, в Крыму, Сибири и на юго-востоке РСФСР. 3 вида (A. sibiricum и др.).

К сем. кутровых относится также о л е а н д р (Nerium oleander), средиземноморский кустарник, у нас обычный в кадочной культуре, а в субтропиках — в открытом грунте. Листья по 3 в мутовках, содержат строфантин.

СЕМ. ***ЛАСТОВНЕВЫЕ (ASCLEPIADACEAE).*** Деревья, кустарники, лианы и травы с млечным соком. Листья супротивные, цельнокрайние. Пыльники образуют поллинии или же (редко) пыльца в тетрадах. Семян много, снабжённых хохолками.

Ластовень острый (Cynanchum acutum). Многолетнее корнеотпрысковое растение, вьющееся или стелющееся. Карантинное сорное растение. Широко распространено на юге СССР. Засоряет посевы полевых и овощных культур, вызывая их полегание. Оплетая кустарники, создаёт непроходимые заросли. Сильно ядовитое (скот погибает).

Ваточник (Asclepias). Многолетние травы с млечным соком. Листья крупные. Цветки в полузонтиках.

Ваточник (A. cornuti). В млечном соке 1—2% каучука, стебли дают отличную бумагу, мёдоносное растение. Млечный сок ядовитый. Одичал. Засоряет сады вследствие усиленного вегетативного размножения.

Порядок **Трубкоцветные (Tubiflorae).**

Полиморфный порядок, с большим числом семейств. Преимущественно травянистые растения. Цветки у большинства видов неправильные (зигоморфные); виды с правильными цветками преимущественно пятерного типа, виды с зигоморфными цветками подверглись частичной редукции андроцея. У некоторых семейств нектарный диск представляет собой остаток второго круга тычинок. В общем, эволюция цветка в этом порядке проявилась в уменьшении числа плодолистиков и тычинок, в переходе от раздельнолепестности к спайнолепестности, от актиноморф-

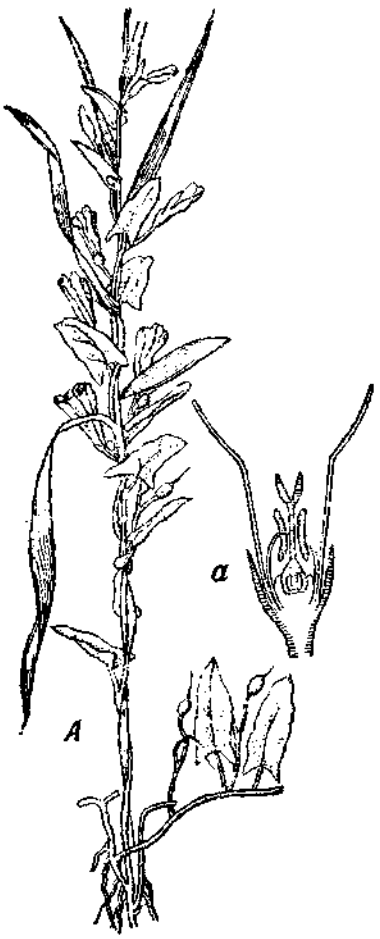


Рис. 367. Вьюнок полевой (Convolvulus arvensis)

А — побег, обвивающий злаковое растение; *а* — продольный разрез цветка.

Рис. 368.

А — повилика на клевере (Cuscuta epithymum); *Б* — повилика на льне (C. epilinum).

ности к широко распространившейся зигоморфности, связанной с высокими формами приспособления цветка к определённым видам насекомых. Образование нижней завязи, однако, в этом порядке не наблюдается.

СЕМ. ***ЗЬЮНКОВЫЕ (CONVOLVULACEAE).*** Травы и лианы, обыкновенно с млечным соком. Листья цельные, очередные. Цветки одиночные, реже в соцветиях, правильные, воронковидные, 5-членные (кроме гинецея). Тычинок 5, приросших к венчику. Плодолистиков 2—5, завязь верхняя, 2—5-гнёздная, с двумя семяпочками в гнезде. Плод — коробочка, ягода или дробный орешек.

Вьюнок (Convolvulus). Полиморфный род, давший ряд экологических видов.

В. полевой, берёзка (C. arvensis). Многолетняя трава, стебли вьющиеся, листья копьевидные. Венчик белый. Растёт по всему СССР, кроме севера. Сильно засоряет посевы, обвивая сразу по нескольку соломин хлебного злака и вызывая их полегание, чем

затрудняет уборку хлебов машинами. Корневая система вьюнка развивается глубоко и даёт массу отпрысков.

Ипомея (Ipomoea).

Батат (I. batatas). Культурное растение, известное под названием «сладкого картофеля». Боковые корни образуют мощные клубни. Стебли ползучие, в узлах укореняющиеся. В диком виде батат растёт в тропиках Америки. В СССР отлично произрастает и даёт высокие урожаи во влажных субтропиках, особенно же в Средней Азии.

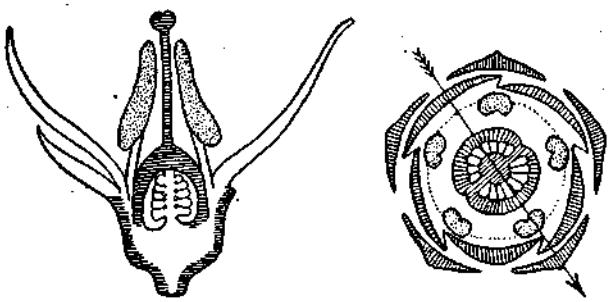


Рис. 369. Продольный разрез цветка паслёновых (Solanaceae) и диаграмма.

Повилика (Cuscuta)[1]. Паразитные растения. Стебель однолетний. Листья редуцированы до чешуек, из пазух которых появляются боковые ветви и соцветия. Цветки тесно собраны в кучки, обоеполые, правильные. Семена очень мелкие. Различные виды поражают по всему СССР разнообразные культурные растения (лён, люцерну и мн. др.).

СЕМ. ***ПАСЛЁНОВЫЕ (SOLANACEAE).*** Травы, кустарники и деревья. Листья очередные (или супротивные), цельные или рассечённые, без прилистников. Всё растение (часто) издаёт специфический запах. Цветки в соцветиях или одиночные, 5-членные, обыкновенно правильные. Тычинок 5, приросших к трубке венчика. Плодолистиков 2, завязь верхняя, 2-гнёздная (4—5). Семяпочек много. Плод — ягода или коробочка. Семена чаще с эндоспермом. В стеблях обычна внутренняя флоэма (см. стр. 160).

Это семейство занимает среднее место между семействами с правильными и неправильными цветками.

Одно из семейств, наиболее богатых разнообразными алкалоидами. Многие паслёновые составляют крупную отрасль овощеводства, другие принадлежат к наркотическим растениям, третьи — к лекарственным, к красивоцветущим, ядовитым и пр.

Рис. 370. Белена чёрная (Hyoscyamus niger).

Беладонна (Atropa).

A. belladonna. Многолетнее травянистое, до 1,5 *м* высоты. Плод — ягода, сочная, многосемянная. В диком состоянии растёт в Крыму, на Кавказе (где особый вид A. caucasica). Все части растения ядовитые, содержат алкалоид атропин, очень ценный в медицине.

Белена (Hyoscyamus).

Белена чёрная (H. niger). Двухлетник. Всё растение мягкоопушённое. Венчик тусклого землистого цвета; чашечка при плодах внизу вздутая. Плод — коробочка, открывающаяся крышечкой. Семена

[1] Повилики нередко выводятся в особое семейство Cuscutaceae.

мелкие. В диком виде по всему СССР, кроме севера, но особенно в Средней Азии. В лесной зоне распространена мало. Сорное, очень ядовитое; растёт возле жилья, на огородах, в садах; содержит алкалоид гиосциамин и используется как болеутоляющее наружное лекарство.

Перец (Capsicum).

Стручковый перец (C. mexicanum). Полукустарник, в культуре используется как однолетнее растение; плод — ягода с разрастающимся мясистым, но не сочным околоплодником. В диком состоянии неизвестен. Происходит, вероятно, из Мексики. Ягоды употребляются в пищу в печёном виде, чаще же в варёном, фаршированном. Горькие сорта употребляются как острая приправа в соленьях, в кулинарии и пр.

Паслён (Solanum). Обширный род, богатый клубненосными видами, подавляющая часть видов происходит из Центральной и Южной Америки и Африки.

Картофель. Из обширного разнообразия клубненосных видов картофеля, культивируемых американскими индейцами, в культуре на остальной части земного шара распространён только один вид — S. tuberosum.

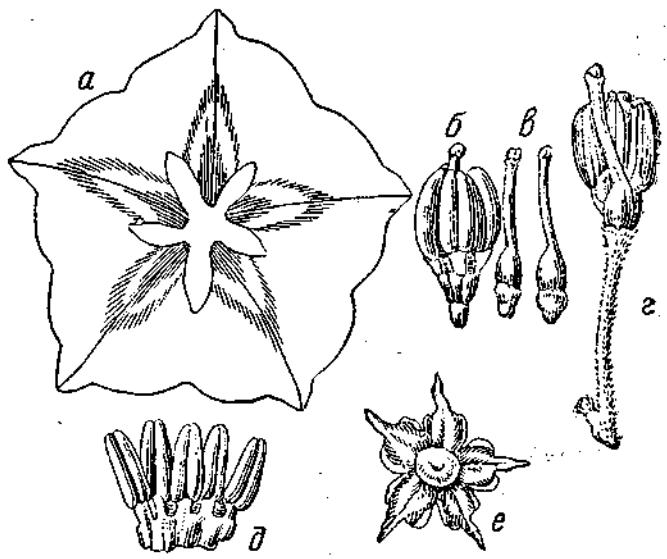


Рис. 371. Части цветка картофеля (Solanum tuberosum)

а — венчик; *б* — андроцей и гинецей; *в* — пестики; *г*—пестик в окружении тычинок (две из них удалены); *д* — развёрнутые тычинки, сросшиеся основаниями; *е* — чашечка.

Многолетнее растение с травянистыми стеблями и подземными столонами, на которых образуются мясистые клубни. Соцветие — сложный завиток. Венчик крупный, с 5-дольным отгибом. Плод — ягода. Картофель возделывается из-за клубней, содержащих 12—25% крахмала. Клубни употребляются в пищу в варёном и жареном виде; сырые клубни используются для добычи спирта и крахмала. Спирт из картофеля — основное сырьё для производства синтетического каучука. Клубни имеют также крупное кормовое значение в свиноводстве.

Рис. 372. Паслён чёрный (Solanum nigrum)

а — ветвь с цветками и ягодами; *б* — раскрытый цветок.

Баклажан (S. melongena). Однолетнее растение до 1 *м* высоты и более. Плод — очень крупная (15 *см* и более длины), мясистая, многосемянная ягода. Употребляется в пищу в печёном и сбитом виде (баклажанная икра), в жареном, фаршированном и пр. Очень полезный овощ. Происходит из Индии, однако в диком состоянии неизвестен. Культура баклажана распространена в СССР на юге, особенно в Закавказье, Средней Азии, Молдавии.

Паслён сладко-горький (S. dulcamara). Многолетник. Стебель лазящий, деревенеющий. Плод — красная ягода. Сорное растение по всему СССР, ядовитое.

Паслён чёрный (S. nigrum). Однолетник. Ягоды мелкие, чёрные. Засоряет сады, огороды, особенно бахчёвые культуры. Растёт повсюду. Многие виды — карантинные сорные растения.

Ликопersикум (Lycopersicum).

Томат (L. esculentum). Многолетнее (в культуре однолетнее) травянистое растение. Листья перисторассечённые. Цветки в простых или сложных завитках или в кистях; венчик жёлтый. Пыльники раскрываются сбоку продольными щелями, чем томат резко отличается

от других паслёновых, у которых пыльники раскрываются на верхушке дырочками. Плод — ягода, сочная, многосемянная.

Родина томата — Южная Америка. Возделывается по всему СССР, даже на севере (в теплицах). Плоды употребляются в пищу в свежем виде и переработанном.

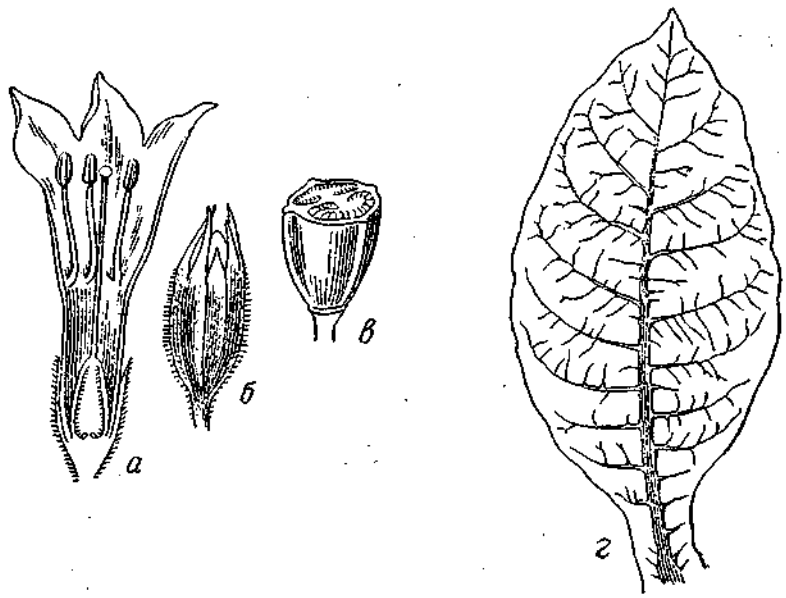


Рис. 373. Табак (Nicotiana tabacum)

а — цветок в разрезе; *б* — плод в чашечке; *в* — разрез коробочки; *г* — лист.

Дурман (Datura). D. stramonium. Однолетнее растение, стебель дихазиально-разветвлённый. Цветки одиночные. Венчик с длинной трубкой, раскрывается к вечеру. Плод — коробочка, покрытая шипами. В диком состоянии растёт почти по всему СССР, засоряя огороды, сады, поселяясь возле жилья и т. д. Семена содержат атропин, имеющий широкое применение в медицине. Ценное лекарственное растение.

Рис. 374. Окопник (Symphytum officinale)

а — соцветие; *б* — цветок в развёрнутом виде; *в* — диаграмма цветка; *г* — зев венчика с придатками.

Табак (Nicotiana). Крупный род, большинство видов обитает в Америке, остальная часть — в Австралии и Южной Африке. Однолетние и многолетние травы и кустарники. Листья цельные, очередные, крупные. Цветки собраны в метельчатом соцветии на верхушке стебля. Плод — коробочка. Семена очень мелкие, многочисленные. Наркотические и инсектисидные растения; ядовитые.

а) Махорка (N. rustica). Однолетник. Листья нижние, черешковые, широко-яйцевидные. Венчик зеленоватый. Культивируется на Украине и в других районах СССР. Листья у ряда сортов содержат высокий процент никотина, имея в этом отношении преимущество перед табаком; кроме того, много лимонной кислоты (лучшее сырьё). — б) Табак настоящий (N. tabacum). Однолетник. Черешки нижних листьев крылатые, низбегают на стебель. Венчик розовый. Лучшие сорта курительного табака культивируются в Грузии, в Крыму. Возделывается также на Северном Кавказе, в Азербайджане, Армении, Средней Азии и в других районах СССР.

Сель-мелек, мандрагора туркменская (Mandragora turcomanica). Многолетнее растение с розеткой крупных прикорневых листьев. Корень сильно утолщённый. Ягода крупная, съедобная. Весьма интересное растение западного Копет-Дага.

СЕМ. *БУРАЧНИКОВЫЕ (BORRAGINACEAE).* Травы, очень редко кустарники и деревья. Стебли ребристые. Листья очередные, цельные, без прилистников, покрытые жёсткими волосками. Соцветие в виде спирального

завитка. Цветки правильные, редко зигоморфные, 5-членные. Венчик с короткой трубочкой и 5-дольным отгибом. Полость трубки венчика часто заслонена чешуйчатыми придатками, предохраняющими нектар от излишнего испарения. Тычинок 5; плодолистиков 2; завязь верхняя, 2-гнёздная, с двумя семяпочками в каждом гнезде. Нектарник у основания завязи. Плод — дробный орешек, распадается на столько отдельных замкнутых плодиков, сколько плодолистиков в ценокарпном гинецее. Семена обычно без эндосперма.

Окопник (Symphytum). Многолетние и однолетние виды. Растут на лугах. Есть указания, что некоторые виды хороши для силосования на корм (S. caucasicum). Другие ядовиты (S. officinale).

Воловик (Anchusa). Однолетние или многолетние травы. Сорное. На лугах, по окраинам полей, в садах. Ядовитое.

Медуница (Pulmonaria). Многолетники. Цветки при расцветании розовые, потом синеющие. Гетеростилия. Растёт в лесах и на лугах, медоносные растения.

Незабудка (Myosotis). Однолетние и многолетние травы, растущие на влажных тенистых местах, на опушках лесов, на лугах.

Воробейник (Lithospermum). В. полевой (L. arvense). Однолетник. Озимый или яровой, засоряет соответственно посевы ржи и пшеницы. Распространён повсеместно. Интересно, что из четырёх орешков один всегда попадает в зерно, так как не осыпается при созревании.

Румянка (Echium). Двухлетние и многолетние травы. Венчик зигоморфный с неправильным 5-дольным отгибом. E. vulgare — ядовитое.

Кривоцвет (Lycopsis). Однолетние сорные растения, легко распознаются по коленчатоизогнутой трубке венчика.

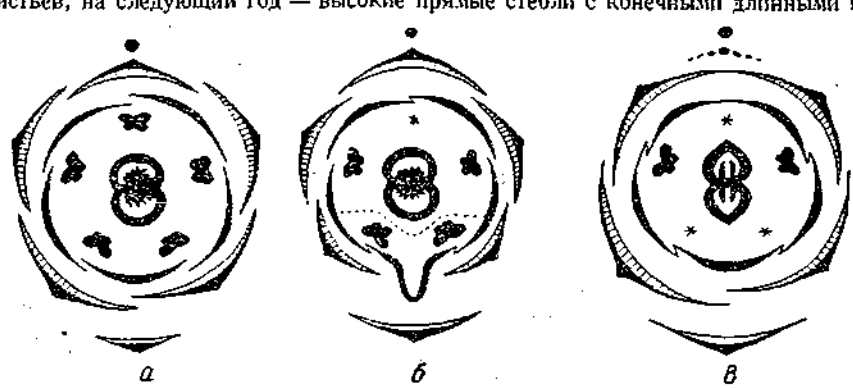
L. arvensis засоряет яровые посевы лесной полосы СССР. На юго-востоке другой вид — L. orientalis.

Порядок **Норичникоцветные (Scrophulariales)**

Растения этого порядка отличаются от предыдущего зигоморфностью цветка и меньшим числом тычинок. Завязь верхняя, плодолистиков два или один. Семяпочек много. Плод — коробочка. В порядке хорошо выражена редукция числа частей околоцветника, андроцея и гинецея.

Сем. *НОРИЧНИКОВЫЕ (SCROPHULARIACEAE).* Травы, реже кустарники и деревья. Листья цельные, очередные, супротивные или мутовчатые, без прилистников. Соцветие колос или кисть. Цветки одиночные или в кистевидных соцветиях, зигоморфные, иногда почти правильные (у Verbascum), нередко чашечка и венчик 4-дольные, венчик бывает 2—5-губый. Тычинок 4, пятая редуцирована; иногда тычинок только 2. Плодолистиков 2; завязь верхняя, 2-гнёздная, редко одногнёздная; под завязью — нектарный диск; семяпочек много. Плод — коробочка; семя с эндоспермом.

Коровяк (Verbascum). Двухлетние травы. На первый год развивается розетка прикорневых листьев, на следующий год — высокие прямые стебли с конечными длинными колосо-



а *б* *в*

Рис. 375. Диаграммы цветка в сем. норичниковых (Scrophulariaceae), показывающие постепенную редукцию частей андроцея

а — коровяка (Verbascum); *б* — льнянки (Linaria); *в* — вероники (Veronica).

видными соцветиями. Цветки сидячие на оси соцветия, венчик 5-дольный. Плод — коробочка (многогнёздная). В СССР несколько десятков видов. Некоторые виды — V. nigrum, V. orientale, V. lychnitis — засоряют паровые поля, залежи, сухие луга.

Pedicularis comosa. На заболоченных лугах. Ядовит.

Льнянка (Linaria).

L. vulgaris. Корнеотпрысковый многолетник, размножается корневой порослью. Венчик двугубый, со шпорцей, равной по длине венчику. Семена с крыловидным окаймлением, легко разносимые ветром. Растёт повсеместно в СССР.

Наперстянка (Digitalis). Двухлетние и многолетние травы. Стебель высокий, завершающийся длинным однобочным кистевидным соцветием. Лекарственные и декоративные растения, содержат алкалоид дигиталин, применяемый при сердечных болезнях.

Марьянник (Melampyrum). Однолетники. Полупаразитные растения лугов и полей.

М. полевой (M. arvense). Цветок красный, с жёлтым зевом. Сорное растение.

М. лесной (M. silvaticum). Цветки жёлтые. В лесной зоне и в тундре. Семена ядовиты. Хорошее кормовое для оленей.

Погремок (Alectrolophus). Однолетние полупаразитные растения. Присасываются к корням хозяина.

П. большой (A. major). Венчик двугубый, зев закрытый. Засоряет озимую рожь.

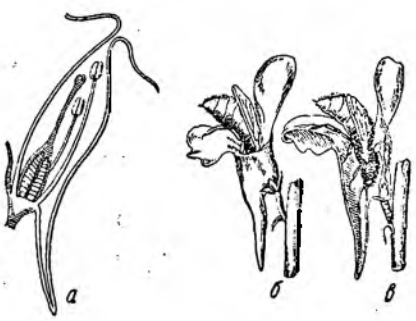


Рис. 376. Льнянка (Linaria)

а — схема цветка в продольном разрезе; *б* — цветок, опыляемый шмелем; *в* — он же, в разрезе.

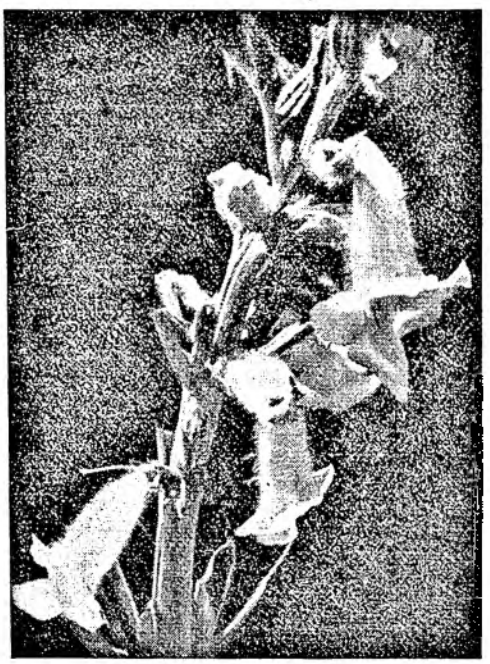


Рис. 377. Кунжут (Sesamum indicum).

СЕМ. ***КУНЖУТНЫЕ (PEDALIACEAE).*** Травянистые растения. Стебли покрыты железистыми волосками, выделяющими камеди. Листья цельные; цветки пазушные; венчик двугубый. Плод — коробочка.

Кунжут индийский (Sesamum indicum). Однолетнее культурное растение. Плод — коробочка. Семена съедобные, содержат в среднем 55% жирного масла хорошего пищевого качества. Возделывается в Средней Азии, Закавказье, в Крыму, на Северном Кавказе.

СЕМ. ***ГУБОЦВЕТНЫЕ (LABIATAE).*** Травы и полукустарники. Стебли 4-гранные. Листья супротивные, очень часто богаты эфирными маслами; железки заключены в мезофиле либо под кутикулой в головках волосков. Цветки в мутовках на конечной цветочной оси. Венчик обычно двугубый; нижняя губа 3-дольная (по происхождению 3-лепестная); верхняя губа 2-дольная (по происхождению 2-лепестная). Тычинок 4, сросшихся с трубкой венчика; иногда тычинок 2, остальные подверглись редукции. Пестик из двух плодолистиков, завязь верхняя, 4-гнёздная. Семяпочек 4. Плод из 4 орешков. Семена с эндоспермом.

Обширное семейство, с многочисленными приспособлениями к энтомофилии.

Губоцветные почти нацело лишены алкалоидов. Многие представители семейств используются в парфюмерной промышленности (содержат эфирные масла). Однако многие виды являются вредными сорными растениями.

Лаванда обыкновенная (Lavandula vera). Полукустарничек из Средиземья. Растение ветвистое. Листья с масляными железками, при растирании сильно ароматические. Культивируется для добычи эфирного масла. Масло используется для изготовления одеколонов, заменяя бергамотовое масло, затем для душистых спиртов, экстрактов, вод и т. п. Сухие цветки лаванды употребляются для парфюмирования белья, ковров, мебели, для пересыпки зимней одежды против моли и т. д. Медоносное растение. Широко культивируется в Крыму.

Змееголовник молдавский (Dracocephalum moldavicum). Однолетник. Листья с точками масляных железок. В диком виде почти по всему СССР. Возделывается в Среднем Поволжье, в Крыму и на Кавказе.

Шалфей мускатный (Salvia sclarea). Многолетнее травянистое растение. Листья на первом году вегетации только розеточные, крупные. Соцветия крупные, нередко метельчатые. В диком виде в СССР растёт в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Возделывается из-за эфирного масла, имеющего высокую ценность. Оно является превосходным фиксатором. Используется для приготовления духов высокого качества, одеколонов и пр. Масло добывается из соцветий. Возделывается в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии.

Мята (Mentha). Травянистые многолетники. Все части растения при растирании издают резкий характерный аромат. Эфирное масло содержит ментол, линалоол и др.; широко применяется в медицине как желудочное и болеутоляющее средство, в парфюмерии для зубных паст, порошков, эликсиров и пр.; во вкусовой промышленности для изготовления конфет, лепёшек, ликёров и пр. В диком виде различные виды мяты растут в разных районах СССР. В культуре наиболее распространены виды М. перечная (M. piperitha) и М. кудрявая (M. crispa).

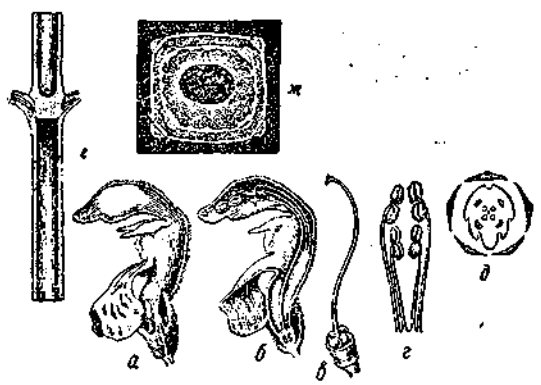


Рис. 378. Глухая крапива (Lamium album); сем. губоцветных

Стебель в продольном и поперечном разрезах (*е, ж*); *а* — общий вид цветка; *б* — продольный разрез цветка; *в* — пестик; *г* — андроцей; *д* — диаграмма цветка.

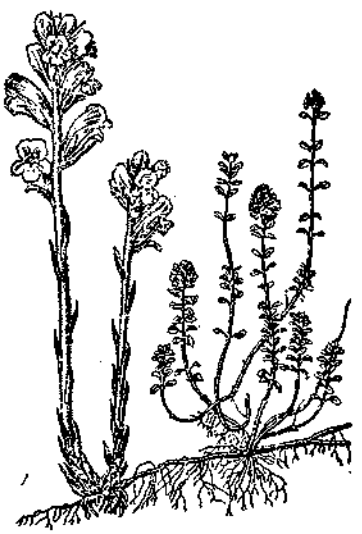


Рис. 379. Заразиха (Orobanche) (слева), паразитирующая на корне тимьяна (справа).

Из жиромасличных и ценных лекарственных растений необходимо знать пустырник пушистый (Leonurus villosus), многолетнее травянистое, корневищевое растение. Козо-Полянский описывает его многообразное применение, особенно же как сердечное лекарственное и жиромасличное. Растёт в восточной половине европейской части СССР.

Многочисленные эфироносные растения из сем. губоцветных относятся к степным и луговым родам Hyssopus, Ziziphora, Nepeta, Monarda, Thymus, Lophantus, Ocimum и др.

Пикульник (Galeopsis). Однолетники. Верхняя губа венчика шлемовидная. Боковые тычинки длиннее средних.

а) Жабрей (G. ladanum). Венчик пурпуровый. Повсеместно засоряет поля, особенно на юге. Пожнивной сорняк. — б) Зябра (G. speciosa). Венчик жёлтый с лиловым. Сильно засоряет яровые посевы в лесной зоне СССР. — в) Пикульник жёсткий (G. tetrahit). Жесткоопушённое растение. Зубцы чашечки колючие. Сильно засоряет поля и огороды.

Лалеманция (Lallemantia iberica). Однолетник. Семена маслянистые. Яснотка (Lamium amplexicaule). Однолетник; засоряет паровые и пропашные поля повсюду, кроме севера. Другой вид, L. purpureum, развивается в лесной зоне СССР. Чистец (Stachys annua); однолетник; засоряет посевы и пожнивные поля в черноземной полосе СССР и на юге. Чистец прямой (S. recta); на степных пастбищах; ядовит. Будра плющевидная (Glechoma hederacea); многолетник с ползучими стеблями, в узлах укореняющимися; ползучие стебли зимующие. Шалфей мутовчатый (Salvia verticillata) и другие виды: луговые и степные растения.

С Е М. *ЗАРАЗИХОВЫЕ (OROBANCHACEAE).* Паразитные растения, однолетние и многолетние, живущие на корнях различных растений-хозяев; стебли этиолированные, со следами хлорофилла, простые или ветвистые. Листья сильно редуцированные, в виде бесцветных чешуек. Цветки в кистях, 5-членные, венчик двугубый, тычинок 4. Завязь верхняя, одногнёздная, с постенными семяносцами; семяпочки многочисленные. Опыляются шмелями. Протерогиния. Плод — коробочка. Семена очень мелкие, пылевидные, зародыш недифференцированный. Семена вмываются в почву. Прорастание происходит только под влиянием корневых выделений растения-хозяина. При прорастании сперва образуется нить, которая растущим концом находит хозяина.

Заразиха (Orobanche). В СССР 42 вида.

а) З. подсолнечная (O. cumana). Паразитирует на корнях подсолнечника, иногда также томата, табака, полыни и др. — б) З. конопляная (O. ramosa). Паразитирует на корнях конопли и табака, а также на овощных растениях. Распространена на юго-западе европейской части СССР. — в) З. капустная. Паразитирует на капусте. — г) З. бахчёвая (O. aegyptiaca). Паразитирует на бахчёвых растениях. На юго-востоке РСФСР и в Средней Азии.

С Е М. *ПОДОРОЖНИКОВЫЕ (PLANTAGINACEAE).* Травянистые растения. Цветки правильные, в колосовидных или головчатых соцветиях. Околоцветник двойной.

Подорожник (Plantago). Листья прикорневые, эллиптические, дугонервные. Соцветие на стрелке. Широко распространённые растения по обочинам дорог, в садах, на полях и пр. Видов много.

СТВОЛ 4-й

Порядок Макоцветные (Rhoeadales)

Макоцветные, как и розоцветные, имеют тесное родство с Ranales, сближаясь с ними многочисленностью тычинок (Capparidaceae, Papaveraceae), неопределённым числом долей околоцветника (в первичных формах), многочисленностью семяпочек.

Травянистые растения, реже кустарники. Листья очередные, иногда супротивные, прилистники отсутству-

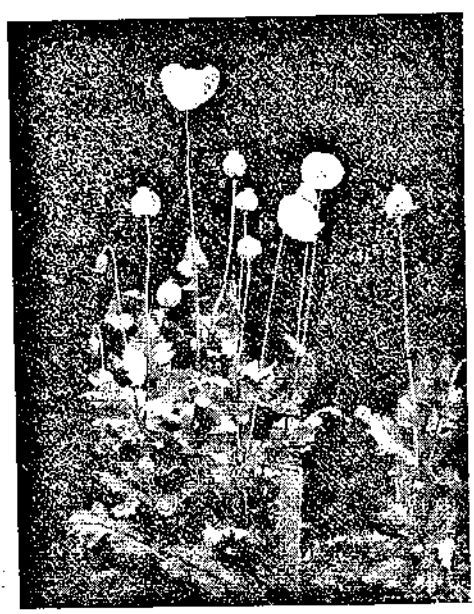
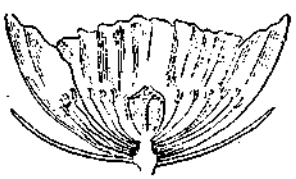


Рис. 380. Мак снотворный (Papaver somniferum).



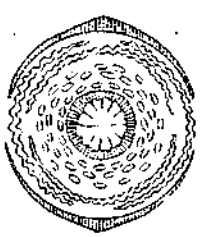


Рис. 381. Мак-самосейка (Papaver rhoeas)

Разрез и диаграмма цветка.

ют. Цветки одиночные или в кистях, правильные или неправильные, обоеполые. Околоцветник двойной, 2—4-членный в круге. Тычинок много, иногда всего несколько, свободных или более или менее сросшихся в пучки. Плодолистиков много или несколько, гинецей ценокарпный. Завязь верхняя,

одногнёздная, иногда с ложными перегородками; семяпочки с двумя покровами, постенные.

СЕМ. *МАКОВЫЕ (PAPAVERACEAE).* Однолетние и многолетние травы, часто с членистыми млечниками. Цветки одиночные или в кистевидных соцве-

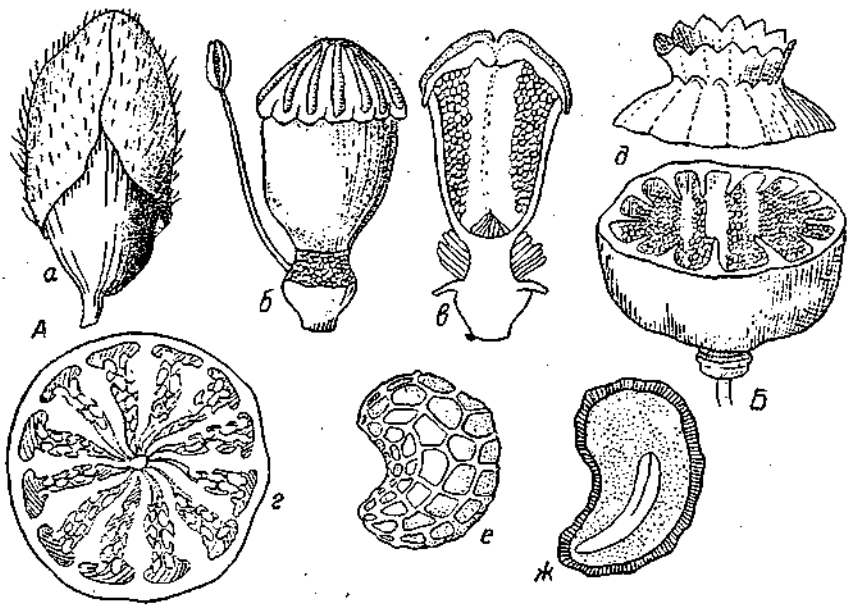


Рис. 382. Мак (Papaver)

А — мак-самосейка (P. rhoeas): *а* — бутон; *б* — пестик со звёздчатым рыльцем и одной из многочисленных тычинок; *в* — разрез через пестик; *г* — коробочка в поперечном разрезе; *Б* — мак снотворный (P. somniferum); *д* — коробочка в поперечном разрезе; *е* — семя; *ж* — семя в разрезе.

тиях, правильные и неправильные, чашелистиков два, опадающих во время расцветания бутона. Венчик из четырёх или шести лепестков. Тычинки многочисленные, редко их 4. Завязь из 2—16 полностью сросшихся плодолистиков, рыльце сидячее. Плод — коробочка или орешек. Эндосперм крупный.

Чистотел (Chelidonium). Многолетние травы с млечным соком жёлтого цвета. Плод — стручковидная коробочка, раскрывающаяся по всей длине.

Ч. крупный (Ch. majus). Цветки жёлтые. Сорное растение в садах. По всему СССР. Ядовит. Лекарственное растение.

Мачок (Glaucium).

G. corniculatum. Однолетник или двухлетник (на юге). Сорное растение в южной и средней полосах СССР.

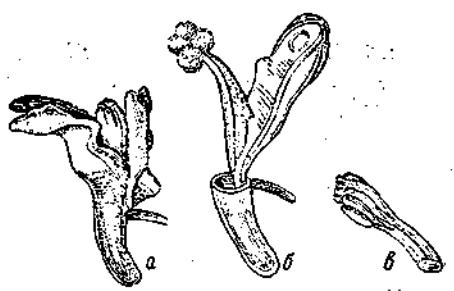


Рис. 383. Зигоморфный цветок хохлатки (Corydalis cava)

а — общий вид цветка; *б* — нектарный шпорец и пестик; *в* — два пучка тычинок.

Мак (Papaver). Однолетние и многолетние травянистые растения с млечным соком белого цвета. Цветки одиночные, на длинных цветоножках. Лепестков 4, ярко окрашенных или белых. Тычинки многочисленные. Рыльце звёздчатое, сидячее. Коробочка шаровидная, с ложными перегородками, у диких видов открывающаяся отверстиями под рыльцем.

а) Мак масличный и опийный (P. somniferum). Однолетник. Стебель простой или ветвистый. Цветоножки с оттопыренными жёсткими волосками. Бутоны поникшие, с двумя чашелистиками, опадающими при раскрывании цветка. Семена мелкие; богатые маслом, многочисленные. Из зелёных коробочек путём надрезов добывают млечный сок, который, сгущаясь на воздухе и темнея, превращается в так называемый «опий», очень ценное медицинское сырьё, дающее до 26 алкалоидов, как морфин, кодеин, папаверин и др. Из

семян получают ценное пищевое и техническое высыхающее жирное масло. — б) Мак самосейка (P. rhoeas). Однолетник, покрытый оттопыренными волосками. Цветки красные, коробочка под рыльцем вскрывается дырочками.

Подсем. *дымянковые (Fumarioideae)*. Цветки неправильные, в кистях. Тычинок 4—6. Растения без млечного сока.

Хохлатка (Corydalis). Многолетние травы с подземными клубневыми шишками. Листья рассечённые. Цветки в кистях, неправильные, обоеполые. Чашелистиков 2, опадающих. Лепестков 4, верхний из них с длинной шпорой и с губой, нижний также имеет вид губы, боковые лепестки простые, одинаковые. Тычинок 6, сросшихся нитями в 2 пучка. Пестик одногнёздный. Плод — удлинённая многосемянная коробочка. Семена с присемянником. Отдельные виды — лесные эфемеры. В СССР около 15 видов.

Дымянка (Fumaria). Однолетники. Всё растение пепельно-сизое. Листья сильно рассечённые. Цветки в кистях, мелкие, неправильные, вверху лиловые. Плод — односемянный круглый орешек, семена без присемянника.

Виды: F. officinalis — в средней полосе европейской части СССР; F. Vaillantii — на юге.

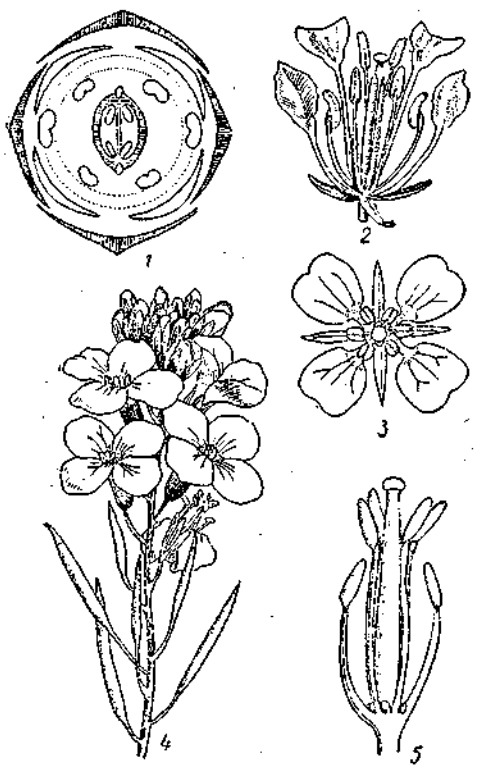


Рис. 384. Крестоцветные (Cruciferae)

1 — диаграмма цветка; *2* — общий вид цветка; *3* — схема цветка на плоскости; *4* — соцветие кочанной капусты (Brassica oleracea var. capitata); *5* — андроцей и гинецей цветка кочанной капусты.

СЕМ. *КРЕСТОЦВЕТНЫЕ (CRUCIFERAE)*. Однолетние, двухлетние, многолетние травы, изредка — полукустарники. Корни у некоторых культурных в виде «корнеплодов». Листья очередные, прикорневые в виде розетки. Соцветие большей частью — кисть. Цветки правильные, обоеполые, с нектарниками. Чашечка из четырёх листочков. Венчик 4-лепестный; лепестки накрест-расположенные. Тычинок 6, из них две, относящиеся к внешнему кругу, короче четырёх остальных, внутренних. Последние возникли из двух. Пестик из двух сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя, ложно-двугнёздная вследствие развития ложной перегородки. Плод — многосемянный, длинный стручок или короткий стручочек, редко — орешек. Семена прикреплены к перегородке в плоде, обыкновенно богаты жирным маслом, а нередко и глюкозидами горчичных масел, дающими при ферментации едкие эфирные масла.

Очень полиморфное семейство, преимущественно в северном полушарии. Много культурных и сорных растений.

Кресс (Lepidium). Многолетники и однолетники. Лепестки белые, мелкие, иногда отсутствуют. Стручочек в очертании яйцевидный, наверху выемчатый, сжатый.

Сорные растения, особенно:

а) Клоповник (L. ruderale). Однолетник. По всему СССР, кроме севера. Поедается верблюдами. — б) Крупка (L. draba). Многолетник. — в) Четырехлистник (L. perfoliatum). Однолетник; в степях, полупустынях. Во время цветения хорошо поедается скотом.

Ярутка (Thlaspi). Однолетники и многолетники. Растения голые. Стеблевые листья сидячие, со стреловидным основанием. Лепестки белые. Стручочки плоские, с крылатым окаймлением, наверху выемчатые.

Я. полевая (T. arvense) — однолетнее растение. Стручочки овальные. По всему СССР. Семена масличные.

Кохлеария (Cochlearia).

Хрен (C. armoracia). Многолетник с корневищем и глубоко идущим корнем. Корневище и корень толстые, деревянистые или мясистые, в изломе белые, очень горькие. Расте-

ние голое. Овощное витаминозное растение, употребляемое в качестве острой приправы. Растёт по всей европейской части СССР.

Гулявник (Sisymbrium). Одно-, двухлетники, многолетники. Листья лировидные или перистые. Цветки мелкие, жёлтые или белые. Лепестки с ноготком. Стручок длинный, на верхушке с носиком.

а) Г. струйчатый (S. sophia), одно-, двухлетник. Засоряет яровые, на юго-востоке — озимые посевы, само становясь озимым. Кисти дают огромное количество мельчайших семян, богатых жирным маслом, ослизняющихся. — б) Г. лекарственный (S. officinale). Однолетнее, опушённое жёсткими волосками растение. — в) Г. ядовитый (S. toxophyllum). На степных лугах. Ядовит.

Горчица (Sinapis). Однолетники, прикорневые листья лировидные. Лепестки венчика ярко-жёлтые, с ноготком. Столбик сплюснутый. Стручки с мечевидным носиком.

а) Г. белая (S. alba). Цветки с сильным запахом. Плодоножки отходят от стебля под прямым углом. Культурное и сорное растение. В качестве культурного, отлично растёт на севере европейской части СССР, где играет большую роль как масличное растение. Растение для силосования и для зелёного удобрения. — б) Г. полевая (S. arvensis). Отличается от предыдущего вида своими стручками, которые отходят от оси соцветия под острым углом, часто даже прижатые к стеблю. Культурное и сорное растение. В качестве культурного используется на масло.

Брассика (Brassica). Одно-, двухлетние и многолетние виды. Корни нередко разросшиеся, имеющие форму «корнеплодов». Лепестки жёлтые или белые. 15 видов из 50 являются культурными. В диком виде распространены в Европе и Азии. Большинство видов происходит из Средиземья и из Китая, Японии. Культурные брассики дают съедобные корни, листья, отчасти стебли; из семян получают масло.

а) Сурепица (B. campestris var. oleifera). Однолетник, озимый и яровой. Возделывается из-за жирного масла в семенах. Озимые формы дают 34—38% масла, яровые — 29—34%. Масло идёт в пищу, а также для мыловарения и как смазочное. На севере, благодаря зимостойкости, может использоваться как кормовое растение, а также на зелёное удобрение. — б) Репа и турнепс (B. campestris var. rapifera). Двухлетники. У репы подсемядольное колено разрастается в «клубнеплод», мясистый, съедобный, сочный. В первый год развивает розетку прикорневых листьев. Репа представлена группой столовых сортов, турнепс представлен группой кормовых сортов. Оба растения принадлежат к одному виду. Репа и турнепс возделываются преимущественно на севере и в средней полосе. — в) Рапс (B. napus oleifera). Однолетник, озимый и яровой. Культивируется по всему СССР. Семена содержат 34—55% жирного масла, имеющего пищевое и техническое значение. Кормовое растение. — г) Брюква (B. napus rapifera). Двухлетник, образует корнеплод. Возделывается в умеренных и влажных районах, преимущественно в нечернозёмной полосе, заходя за Полярный круг. — д) Сарептская горчица (B. juncea). Однолетник. В диком состоянии растёт в Средней Азии, северной Монголии. Возделывается на юго-востоке европейской части СССР (Нижнее Поволжье) и на Северном Кавказе. Семена содержат 30—36% пищевого жирного масла. Жмыхи размалывают в порошок и готовят столовую горчицу и медицинские горчичники. Некоторые разновидности являются хорошими салатными растениями (нижние листья, имеющие островатый вкус). Как сорное растение, сарептская горчица засоряет лён-кудряш и просо. — е) Кочанная капуста (B. oleracea var. capitata). В культуре двухлетние растения. Возделываются по всему СССР в качестве овощного растения, играющего основную роль в овощеводстве. Кочаны употребляются в сыром, квашеном и варёном виде. Дикая кочанная капуста — многолетник, растёт на берегах Ламанша. — ж) Капуста цветная (B. oleracea var. botrytis cauliflora). Озимые

Рис. 385. Горчица сарептская (Brassica juncea).

однолетники, с низкой или средней высоты кочерыгой. Метаморфизированные соцветия образуют белые «головки», окружённые верхними листьями. Ценный диэтический овощ. Головки в варёном виде употребляются в пищу. — з) Брокколи (B. oleracea var. botrytis comosa). Близка к цветной капусте. Употребляют в пищу головки.— и) Савойская капуста (B. oleracea var. sabauda). Двухлетник. Пластинки листьев сильно курчавые. Образует кочан. Курчавость происходит оттого, что мезофилл листа развивается быстрее, чем жилки, вследствие чего участки между жилками выпячиваются. По вкусу стоит выше обыкновенной кочанной. — к) Кольраби (B. oleracea var. caulorapa). Двухлетник. Стебель короткий, репообразно утолщённый, употребляется в пищу. Исключительно ценное для севера и Арктики растение благодаря высокой витаминности (витамин С). — л) Капуста лиственная (B. oleracea var. acephala). Двухлетники и многолетники. Отличается тем, что не образует никаких специфических органов скопления запасных веществ. Стебель простой, сильно облиственный. Кормовое растение.— м) Капуста степная (B. elongata). Весьма обременительное сорное растение УССР. Двухлетник.

Редька (Raphanus). Одно- и двухлетнее растение. Подсемядольное колено и часть корня культурных форм утолщены.

а) Культурная редька (R. sativus). Мякоть клубня белая или красноватая, сладкая или горькая. Стручки двучленистые, верхний членик выполнен губчатой массой. Зрелый стручок не вскрывается, а ломается. Культурное овощное растение; корнеплоды употребляются в пищу только в сыром виде. Из семян можно получать масло. По всему СССР в культуре, особенно же в умеренных широтах. — б) Дикая редька (R. raphanistrum). Однолетник. В зрелом состоянии стручки ломаются на отдельные членики. Сорное растение яровых хлебов в лесной зоне СССР. Членики стручков сильно засоряют зерно.

Жеруха (Nasturtium). Многолетние и однолетние растения. Цветки жёлтые или белые.

Ж. лесная (N. silvestris). Многолетник. Весьма обременительное сорное растение УССР.

Рыжик (Camelina). Однолетники; яровые, реже озимые.

а) Р. лесной (C. silvestris). Однолетник, яровой или озимый. Стручочки обратногрушевидные, с острым кончиком, легко растрескиваются в зрелом состоянии. В диком виде на юго-востоке европейской части СССР, на Кавказе, в Алтае и в Средней Азии, на пустырях, залежах. Озимая форма сильно засоряет посевы озимой ржи. — б) Р. посевной (C. sativa). Однолетник, яровой и озимый. Возделывается повсюду в европейской части СССР. Семена содержат 25—36% жирного масла, имеющего пищевое и техническое значение. Осыпающиеся формы являются засорителями некоторых культур, обнаруживая поразительные факты конвергенции признаков. Два вида рыжика, C. linicola и C. crepitans, растут в Черниговщине.

Капселла (Capsella).

Пастушья сумка (C. bursa pastoris). Однолетник, часто озимый. Прикорневые листья в розетке перисторассечённые, с конечной треугольной долей. Стручочки обратнотреугольные, с клиновидной выемкой наверху, плоские. По всему СССР. Растение, нередко дающее 2—3 поколения в год. Лекарственное растение. Сорное.

Барбарея (Barbarea).

Сурепка (B. vulgaris). Многолетник, корнеотпрысковый, многостебельный. Засоряет паровые поля.

Левкой (Matthiola).

Л. однолетний (M. incana). Однолетник. Соцветие — кисть, цветки крупные, очень ароматные, простые или махровые, разнообразной окраски. Декоративное.

Семейство крестоцветных богато видами. Некоторые играют существенную роль в растительном покрове, как виды Alyssum, Draba, Cardamine и др. Из группы диких пищевых растений некоторое значение имеет катран (Crambe Kotschyana) из Туркмении, с крупным крахмалистым корнем. Декоративными цветочными растениями могут служить виды Hesperis, Cheiranthus, Alyssum и др.

Порядок **Стенкосемянные (Parietales)**

Травянистые и деревянистые растения. Название порядка указывает на общее для всех семейств постенное (париетальное) расположение семяпочек; другим общим признаком является пестик из трёх плодолистиков. Цветки правильные и неправильные, пятерного типа, околоцветник двойной, венчик раздельнолепестный, тычинок 5 или много, притом в неопределённом числе (у Cistus); завязь верхняя или нижняя. Порядок, близкий к макоцветным, особенно к семействам каперсовых и резедовых. Характерны в этом порядке насекомоядные растения, входящие в семейство росянковых (Droseraceae), обитающие на бедных азотом торфяниках, вследствие чего они и перешли на дополнительное белковое питание.

С Е М. *ФИАЛКОВЫЕ (VIOLACEAE).* Травянистые растения. Цветки зигоморфные, нижний лепесток с нектароносной шпорой.

Фиалка (Viola), полиморфный род (более 300 видов); многие виды, помимо хазмогамных, образуют клейстогамные цветки. Плод — коробочка.

Анютины глазки (V. tricolor). Венчик крупный, трёхцветный. Обычное растение в СССР, до Восточной Сибири. Фиалка полевая (V. arvensis) — сорное растение. Ф. лесная (V. mirabilis) — в лесной зоне.

С Е М. *ТАМАРИКСОВЫЕ (TAMARICACEAE).* Кустарники и деревья с чешуйчатыми зелёными листьями.

Гребенщик, тамарикс (Tamarix). Кустарники на песчаных и засолённых почвах юга. Рекомендованы для полезащитных лесонасаждений.

Порядок Тыквоцветные (Cucurbitales)

Травянистые растения и лианы, с очередными простыми листьями, нередко лопастными или сильно надрезанными. Цветки сростнолепестные, правильные, чаще однополые, с нижней завязью из трёх плодолистиков. Плаценты постенные, разрастающиеся.

С Е М. *ТЫКВЕННЫЕ (CUCURBITACEAE).* Стебли, лазающие при помощи усиков или лежащие в виде плетей. Усики развиваются из пазух листьев. Прилистников нет. Цветки одиночные или пучками в пазухах листьев, однополые, обоеполые или двудомные, правильные, чашечка 5-дольная, венчик 5-лепестный. Тычинок 3—5, свободных или чаще в различных сочетаниях сросшихся между собой (обыкновенно 4 срослись попарно и 1 свободная); пыльники петлеобразно изогнуты. Семяпочки многочисленные. Редко завязь с одной семяпочкой (у чайота, Sechium). Опыление энтомофильное. Плод — ложная ягода. Семена без эндосперма.

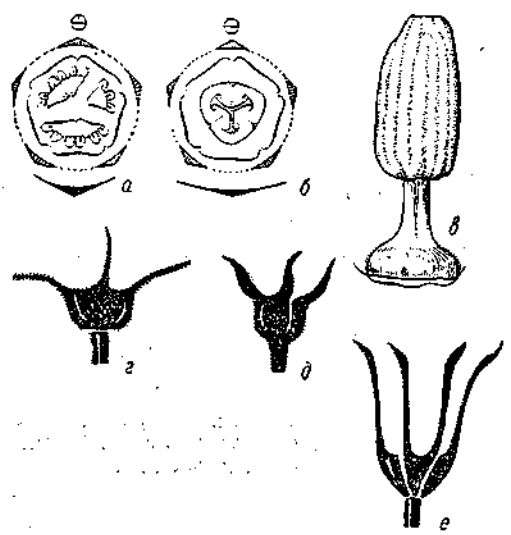


Рис. 386. Сем. тыквенных (Cucurbitaceae)

а — диаграмма тычиночного цветка; *б* — диаграмма пестичного цветка; *в* — тычиночная колонка цветка тыквы с петлеобразными пыльниками; *г* — форма чашечки цветка (Cucurbita maxima); *д* — форма чашечки у С. pepo; *е* — форма чашечки у мускатной тыквы (C. moschata).

Люффа цилиндрическая (Luffa cylindrica). Однолетнее растение. Плод крупный, палицеобразный, сухой. Сосудисто-волокнистый остов плода называется растительной губкой; используется для изготовления мочала, головных уборов, купальных туфель, а в последнее время — для производства бумаги и искусственного шелка. В СССР культура люффы имеет место на Кавказе и кое-где в Средней Азии.

Бриония, переступень (Bryonia). Многолетники с репообразным корнем. Усики имеют вид пружин. Цветки однодомные или двудомные. Плод мелкий, ягодообразный. В СССР 2 вида. В культуре только как декоративное.

а) П. белый (B. alba). Растения однодомные. — б) П. двудомный (B. dioica). Растения двудомные.

Арбуз (Citrullus). Одно-многолетние растения. Стебель ползучий, стелющийся. Листья дважды-перисторассечённые. Цветки однодомные. Плод — многосемянная ложная ягода, разнообразной формы и размера. Мякоть сочная, сладкая или горькая, красного или жёлтого цвета. Родина — вероятно Африка. Арбузы — растения пустынь, отличаются засухоустойчивостью; в огромном количестве покрывают африканские пустыни Калахари, Намиба, Судана, Кордофана и др. Отдельные дикие виды растут в пустынях Афганистана и Индии.

а) А. съедобный (C. edulis). Однолетник. Все культурные столовые сорта относятся к этому виду. Главным арбузным районом в СССР являются Нижнее Поволжье, Придонье и Северный Кавказ, вообще же арбузы возделываются повсюду на юге СССР. — б) А. кормовой, цукатный (C. colocynthoides). Однолетник. Стебли толстые, цветки очень крупные. Плоды крупные, мясо твёрдое, ломкое, несладкое, чуть горьковатое. Очень

засухоустойчив. Отлично растёт в сухих районах Средней Азии. Ценное кормовое растение для очень засушливых зон (Туркменская ССР).

Дыня (Melo). Однолетник. Цветки однополые и обоеполые; женские значительно крупнее мужских. Плоды душистые, сочные, сладкие. Культура дынь более всего распространена в Средней Азии, на Нижней Волге, Кавказе, Украине, Молдавии и др. Помимо употребления в свежем виде, плоды дыни перерабатывают на бекмез (дынный мед, «шинэ»), подвергают провяливанию, из них готовят цукаты и пр.

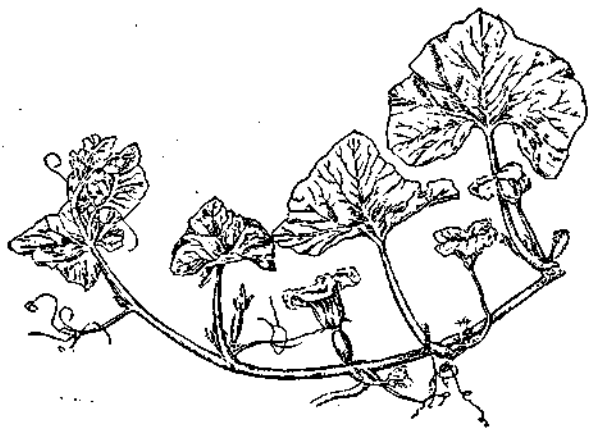


Рис. 387. Плеть тыквы с пестичными и тычиночными цветками.

Огурец посевной (Cucumis sativus). Однолетник. Плети сравнительно короткие. Усики появляются лишь в десятой — двенадцатой пазухе, всегда простые. Цветки однополые (однодомные). Плод съедобен только в зелёном виде и называется зеленцом. В диком виде огурец неизвестен. В культуре — по всему СССР.

Тыква (Cucurbita). Однолетники и многолетники. Плети крупные, полые. Усики ветвистые, 3—5-раздельные. Цветки однодомные, и мужские и женские — одиночные.

а) Т. крупная (C. maxima). Плети и плодоножка цилиндрические. Возделывается в южной и средней полосах СССР.— б) Т. мускатная (C. moschata). Плети тупогранистые; плодоножка граненая, расширенная у плода. Возделывается на юге СССР.— в) Кабачки (C. pepo). Плети резко гранёные, бороздчатые. Плодоножка резко гранёная, призматическая. Возделывается в южной и средней полосах СССР.

Все тыквы употребляются в пищу только в разваренном или пропечённом виде. Отличные кормовые растения.

Бешеный огурец (Ecballium elaterium). Многолетник. Цветки однодомные. Плоды при созревании с силой отделяются от плодоножки, и слизистое содержимое плода вместе с семенами выбрызгивается через отверстие. Таким способом распространяются семена. Растёт в садах и огородах южной зоны СССР.

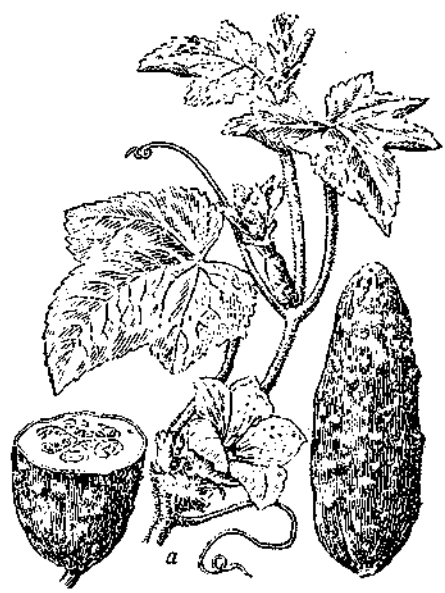


Рис. 388. Огурец (Cucumis sativus)

а — ветвь с тычиночным (внизу) и пестичным (вверху) цветками; *б* — зелёный ложный плод; он же — в поперечном разрезе.

Порядок Колокольчикоцветные (Campanulales)

Травянистые растения, редко кустарники или деревья. Листья цельные, надрезанные или перистые, очередные. Цветки правильные или зигоморфные, четырёхциклические, 5-членные. Тычинки свободные или пыльники тычинок спаяны в трубочку, в полости которой проходит столбик. Плодолистиков 2—3. Завязь нижняя, 1—3-гнёздная или многогнёздная, семяпочек много.

Порядок Campanulales всеми систематиками признаётся одним из наиболее молодых среди растений. Отношение его к другим порядкам остаётся неясным, поэтому соединение его со сложноцветными вряд ли приемлемо.

СЕМ. *КОЛОКОЛЬЧИКОВЫЕ (CAMPANULACEAE).* Травянистые (в СССР) растения, очень редко кустарнички, обыкновенно с млечным соком.

Листья очередные, редко супротивные; венчик колокольчатый или одно-, двугубый. Тычинок 5, нити тычинок свободные. Завязь нижняя, 2—3—5-гнёздная; семяпочки многочисленные. Плод — коробочка, открывающаяся дырочками и другим способом, или ягода. Семена с эндоспермом.

Колокольчик (Campanula). Цветки правильные, обоеполые, чашечка 5-раздельная, венчик колокольчатый, 5-лопастный. Много видов.

К. р е п ч а т ы й (C. rapunculoides). Многолетнее. Корни утолщённые.

Лобелия (Lobelia). Травы. Венчик зигоморфный. Лекарственные и декоративные.

Порядок Астроцветные (Asterales) (Compositales)

Этот порядок содержит только одно семейство — с л о ж н о ц в е т н ы х (Compositae). Обыкновенно сложноцветные вместе с колокольчиковыми объединяются в один порядок — колокольчикоцветных (Campanulales). Однако разница между ними настолько отчётлива (тип соцветия сложноцветных, одна семяпочка и пр.), что правильнее их разграничивать. Происхождение сложноцветных совершенно неясное. Их выводят из разных порядков. Во всяком случае, это самый молодой порядок из двудольных, составляющий вершину главного филогенетического ствола двудольных. По количеству видов является едва ли не самым значительным порядком. По количеству родов это, во всяком случае, самый крупный порядок (более 1000). Количество видов исчисляется цифрой в 15 000—20 000 (и более). Преобладание в природе растений из этого порядка среди двудольных выражается именно количеством видов, а не образованием сплошных покровов. Почти всё это обилие видов представлено травами; лианы, древесные и кустарниковые формы, в общем, редки и встречаются только в тропиках.

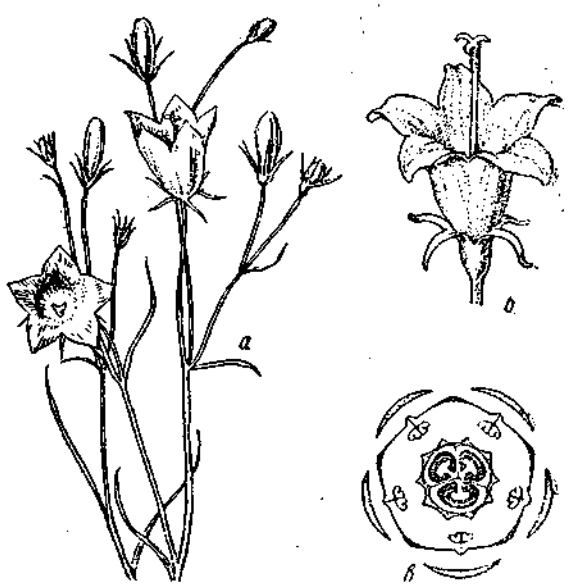


Рис. 389. Сем. колокольчиковых (Campanulaceae).
а — цветущие побеги; *б* — цветок; *в* — диаграмма цветка.

С е м. ***СЛОЖНОЦВЕТНЫЕ (COMPOSITAE).*** Листья преимущественно очередные, иногда супротивные, разнообразные по форме, надрезанности, рассеченности, опушению и пр. Все органы нередко содержат членистые млечники. Повидимому, успех сложноцветных в борьбе за существование объясняется в значительной мере удачной формой соцветия. Очень мелкие цветки собраны здесь на широком диске, представляющем собой общее ложе в высокой степени укороченного соцветия (корзинки), защищённого снаружи обвёрткой из многочисленных прицветных листьев. Такое соцветие уподобляется как бы отдельному цветку. Корзинки иногда собраны в сложные кисти, щитки и в сложные головки (у Echinops). Цветки расположены по очень пологой спирали, так что кажется, будто они составляют концентрические круги. Большинство цветков одинаковы, правильные или зигоморфные, обоеполые, частично однополые или стерильные.

Венчик спайнолепестной, пятерного типа, трубчатый, с маленькими дольками или зубцами, или же в виде язычка, или в виде воронки. Тычинок 5,

прикреплённых к трубочке венчика; нити их свободные, а пыльники сросшиеся в пыльниковую трубочку, окружающую столбик завязи; пыльники открываются в полость трубки продольными щелями и выгружают пыльцу на рыльце, покрытое волосками. Нектарник кольцеобразный, окружает основание столбика. Растущий столбик, вынося рыльце, раскрывается лопастями на столбике, возвышающемся над зубцами венчика. Протерандрия характерна для сложноцветных. Самоопыление, однако, не представляет редкости. Ещё более, и даже в высокой степени, распространён апомиксис. Завязь из двух плодолистиков, нижняя, одногнёздная, с одной семяпочкой. Плод — семянка. Семя без эндосперма.

Соцветия сложноцветных весьма разнообразны во всех своих частях. Основание корзинки бывает плоское, выпуклое, иногда вогнутое. Корзинка мелкая или очень крупная, до 40 *см* в диаметре (у подсолнечника). Обвёртка корзинки разнохарактерная; листочки её линейные или рассечённые, нередко с различными придатками в виде плёночек, крючочков, шипов и т. п. Листочки обвёртки часто многоярусные, черепичатые или же отогнутые назад. Нередко перепончатые листочки обвёртки бывают ярко окрашены, словно лепестки венчика. Эти мнимые лепестки бывают у так называемых бессмертников (иммортелей), относящихся к разным сухоцветам из родов Helichrysum, Ammobium, Xeranthemum и пр.

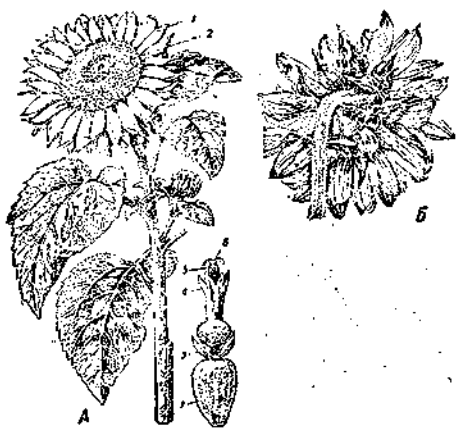


Рис. 390. Сем. сложноцветных (Compositae). Пример растения с трубчатыми (актиноморфными) обоеполыми цветками и краевыми ложноязычковыми пестичными — подсолнечник (Helianthus annuus)

А — верхняя часть растения (*1* — ложноязычковые цветки; *2* — трубчатые цветки); *а* — трубчатый цветок (увелич.); *3* — чашечка; *4* — венчик; *5* — тычинки, сросшиеся пыльниками; *б* — рыльце; *Б* — соцветие со стороны листьев обёртки.

Ложе соцветия имеет разнообразную форму: плоскую (у подсолнечника), выпуклую (у пупавки), конусовидную (у ромашек). При этом ложе очень часто покрыто прицветными чешуйками разнообразной формы, обычно бесцветными, сухими, перепончатыми. У подсолнечника оно имеет ячеистый характер, каждая ячейка ограничивает цветоложе отдельного цветка.

Эволюция околоцветника в этом семействе хорошо выражена. У просто устроенных сложноцветных ещё хорошо выражена 5-зубчатая чашечка, например, у видов гайлардий (Gaillardia); у более же совершенных сложноцветных чашечка редуцирована до хохолка или до зубчатой окраины (как у ромашек). Зелёной чашечки в этом семействе вообще не бывает.

Венчик сложноцветных бывает п р а в и л ь н ы й и н е п р а в и л ь н ы й. Различают в семействе четыре типа цветков по строению венчика.

1. Т р у б ч а т ы е ц в е т к и, обоеполые, правильные, с пятью мелкими лопастями сростнолепестного венчика пятерного типа. Характер цветка изображен на рис. 392.

От трубчатого цветка, наиболее примитивного в этом семействе, существуют переходные формы в виде двугубого венчика (например, у южноамериканских кустарниковых мутизий, Mutisia).

2. Л о ж н о я з ы ч к о в ы е ц в е т к и являются, по существу, одногубыми вследствие редукции верхней губы. Нижняя губа, состоящая из трёх сросшихся лепестков, заканчивается соответственно тремя зубцами и имеет вид более или менее длинного язычка. Цветки при этом всегда только пестичные и резко зигоморфные. Очень часто ложноязычковые цветки составляют окраину

всего соцветия (корзинки), в то время как всё остальное ложе занято трубчатыми цветками. Нередко они различаются и по окраске, что создаёт контрастность, заметную для опыляющих насекомых. Таковы, например, корзинки ромашек, девясила, подсолнечника, диких георгин и многих других (рис. 391).

3. Воронковидные цветки составляют вариант предыдущего типа; здесь венчик сохраняет 5 зубцов, разных по величине, с кажущейся двугубостью. Цветок зигоморфный и бесполый. Воронковидные цветки также

Рис. 391. Корзинка подсолнечника (Helianthus annuus) в цветущем состоянии.

являются краевыми в соцветии, состоящем в подавляющей части из трубчатых цветков. Таковы, например, виды василька (рис. 394).

4. Язычковые цветки являются наиболее совершенными в семействе. Плоские венчики заканчиваются пятью зубцами и ясно показывают своё происхождение из пяти сросшихся в одной плоскости лепестков. Это как бы вскрытый (вспоротый) по шву и сделавшийся плоским трубчатый цветок. Язычковые цветки являются обоеполыми и зигоморфными. Они занимают у многих родов семейства всё ложе соцветия (рис. 395).

Морфологическое разнообразие в семействе сложноцветных широко проявляется в форме листьев, в строении мёртвых и железистых волосков, строении листочков обвёртки, прицветников, волосков хохолка и т. п.

В экологическом отношении сложноцветные пластичны, хорошо приспосабливаются к изменившимся внешним условиям. Многие из них легко становятся космополитами. Очень многие сложноцветные ксерофитны по природе. Они содержат смолы и каучук в млечном соке, причём только у них каучук наблюдается в коагулированном состоянии. Запасным веществом является инулин, а не крахмал (кроме подсолнечника).

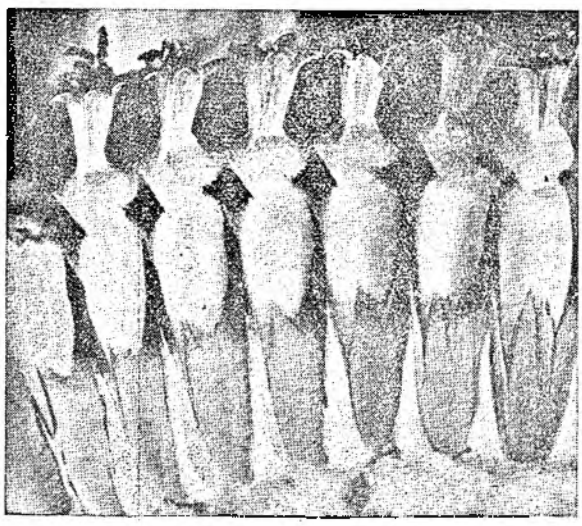


Рис. 392. Трубчатые цветки подсолнечника (вид с боковой и верхней сторон) (увелич.).

Семейство это пока не очень обогатило человечество культурными растениями, подобно тому как и орхидные — эта высшая ступень в классе однодольных.

Сложноцветные разделяются, в основном, на два подсемейства: трубкоцветные (Tubuliflorae) и язычкоцветные (Liguliflorae).

Подсем. ***трубкоцветные (Tubuliflorae).*** Цветки в корзинках, обоеполые, трубчатые, и только краевые — часто пестичные, ложноязычковые или же воронча́тые, бесполые. Иногда ложноязычковых цветков вовсе нет, или же, наоборот, вследствие усиления махровости, число ложноязычковых цветков увеличивается, а трубчатых соответственно уменьшается.

Маргаритка многолетняя (Bellis perennis). Многолетник. Корзинки одиночные. Цветочное.

Каллистефус, астра китайская (Callistephus chinensis). Однолетники и многолетники. Краевые цветки ложноязычковые, срединные — трубчатые, обоеполые. В садоводстве много махровых форм.

Сушеница (Gnaphalium). Корзинки многоцветковые, цветки трубчатые и ложноязычковые, плоды с летучкой. Растут на сырых местах. Ценное лекарственное растение.

Девясил (Inula). Многолетники. Корзинки плоские, ложноязычковые цветки краевые, жёлтые. В утолщённых корнях содержится инулин. Растения Средней Азии, Кавказа, европейской части СССР.

Гвайюла серебристая (Parthenium argentatum). Кустарник, привезённый в СССР с плоскогорий Мексики и введённый у нас в культуру. В паренхиме стеблей растения содержится 7—14% каучука, но в смеси со смолами, которых значительно больше. Возделывается в Туркмении и Азербайджане.

Дурнишник (Xanthium). Травы. Корзинки однополые. Женские корзинки с замкнутой обвёрткой, которая при плодах твердеет и покрыта крючковатыми шипами.

Один вид, X. spinosum, в основании листьев имеет 3 бесцветные твердые колючки (или 2), растёт на мусорных местах. Другой вид, X. strumarium, таких колючек не имеет, сильно засоряет огороды и посевы хлопчатника. Все части растения содержат иод.

Гелиантус (Helianthus). Крупные растения, многолетники и однолетники. Корзинки крупные, ложноязычковые цветки краевые, обычно жёлтые, у некоторых видов лиловые. Трубчатые цветки с кроющими плёнчатыми и пильчатыми прицветниками. Два вида в СССР возделываются. В диком состоянии весь род — в Америке.

а) Подсолнечник масличный (H. annuus). Однолетник. Листья очередные. Семя сильно маслянистое. Основная масличная культура в СССР. — б) Топинамбур, земляная груша (H. tuberosus). Многолетнее растение, образует подземные клубни. Корзинка небольшая, значительно меньше, чем у подсолнечника. Глазки на клубнях выпуклые. В диком виде растёт в Северной Америке. В СССР успешно возделывается. Клубни содержат 12—15% инулина. Одичала на Северном Кавказе и Украине.

Георгина изменчивая (Dahlia variabilis). Многолетнее растение, образующее корневые «клубни» (без глазков). В диком виде георгина растёт в Мексике. В культурном цветоводстве широко развита.

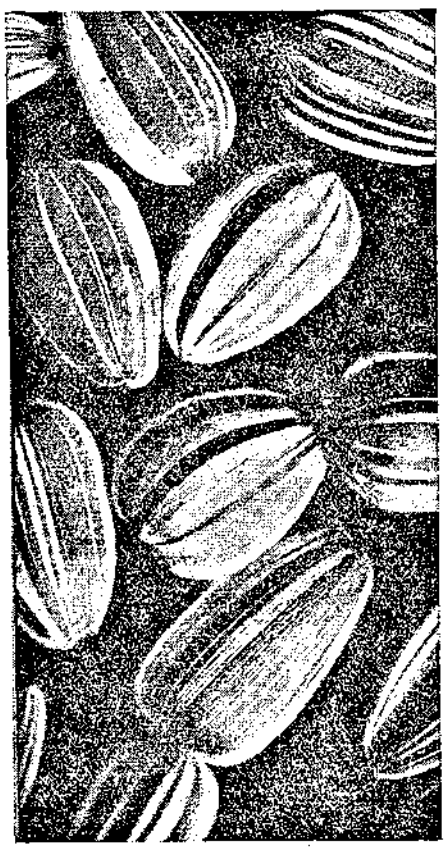


Рис. 393. Плоды (семянки) подсолнечника.

Череда трёхраздельная (Bidens tripartitus). Однолетник. Листья трёхраздельные. Семянки с двумя расходящимися шипами. Растёт повсеместно на влажных местах.

Пупавка (Anthemis). Многолетники, реже однолетники. Общее ложе выпуклое. Ложноязычковые цветки краевые.

а) П. красильная (A. tinctoria). Многолетник. Сорное растение, очень распространённое. — б) Собачья ромашка (A. cotula). Однолетник. Издает отвратительный запах.

Деревей, тысячелистник (Achillea). Многолетники. Корзинки маленькие, собранные щитками, издающими полынный запах.

Вид A. millefolium распространён по всему СССР, на залежах, в садах, на сухих лугах. Размножается корневищами, образующими в почве густую сетку, мешающую культурным растениям развиваться.

Ромашка (Matricaria). Однолетники. Общее ложе коническое. Краевые цветки ложноязычковые.

а) Р. пахучая (M. suaveolens, M. discoidea). Ложноязычковых цветков нет. Заносное растение из Северной Америки, за несколько десятилетий распространившееся по западной части СССР. — б) Р. непахучая (M. inodora). Озимый и яровой однолетник. Скот избегает её. Растёт по всему СССР. — в) Р. аптечная (M. chamomilla). В диком виде по всей европейской части СССР, реже в азиатской части, в Крыму, на Кавказе. Корзинки собирают и сушат. Эфирное масло корзинок употребляется в медицине.

Далматская «ромашка» (Chrysanthemum cinerariaefolium). Многолетнее травянистое растение, родина — Балканский полуостров. Корзинки являются весьма ценным сырьем. Из корзинок экстрагируют эфирное масло, содержащее пиретрин. Зелёное мыло, приготовленное с пиретрином, является прекрасным средством для борьбы с вредителями сельского хозяйства. Культура на Украине, Кавказе и др.; персидская «ромашка» и кавказская «ромашка» заменяют далматскую «ромашку» в культуре в более северных районах (в лесной зоне).

Полынь (Artemisia). Многолетники, редко однолетники. Листья цельные или рассеченные, часто серые от опушения, с характерным полынным запахом. Корзинки маленькие, многочисленные, внутренние цветки трубчатые, мелкие. Семянки без летучек. В СССР около 90 видов.

Многие виды являются типичными ландшафтными растениями степей и полупустынь (например, A. maritima, A. fragrans, A. scoparia и др.). Некоторые виды поедаются скотом, как A. turanica (овцами). Поедаемость в разных стадиях различная. Другие виды ядовиты — например, полынь крымская (A. taurica), растущая на пастбищах. Ряд видов полыни изучен в отношении содержания эфирных масел и камфары. Так, например, эстрагон (A. dracunculus) дает эстрагоновое масло, ароматичное; кроме того, зелёный эстрагон является пряным растением; цитварная полынь (A. cina), растущая зарослями в ряде районов Средней Азии, содержит в корзинках ценное масло сантонин, являющееся лучшим глистогонным средством; полынь горькая (A. absinthium), растение полей, перелогов, сухих лугов и т. п., содержит вермутовое масло; полынь камфарная (A. maritima var. astrachanica), растущая в песчаных полупустынях Нижней Волги и в северо-западном Казахстане, содержит камфару.

Мать-мачеха (Tussilago farfara). Многолетник. Листья снизу бело-войлочные, сверху голые. Корзинки одиночные, яркожёлтые. Типичное растение оврагов, обрывов и т. п. По всему СССР.

Крестовник (Senecio). Одно-, двухлетники и многолетники. Обвёртка однорядная. Корзинки с жёлтыми или красными цветками.

а) К. в е с е н н и й (S. vernalis). Корзинки с жёлтыми цветками. Распространён в черноземной и южной полосах СССР. Сильно засоряет паровые поля. — б) К. о б ы к н о в е н н ы й (S. vulgaris). Однолетник. Ложноязычковых цветков нет. Растение огородов и пропашных полевых культур в лесной полосе СССР.

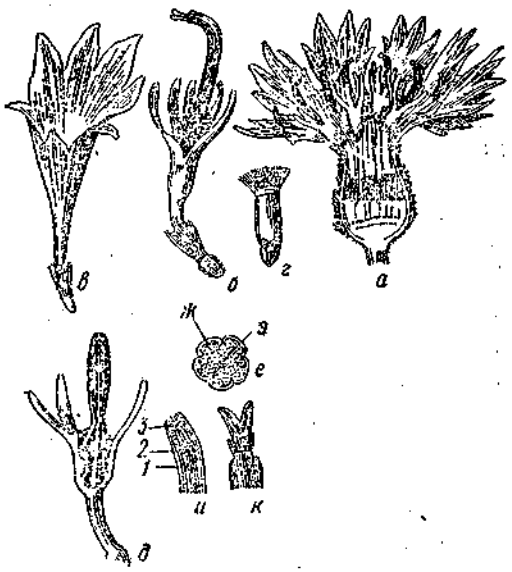


Рис. 394. Сем. сложноцветных; пример растения, у которого все цветки в соцветии обоеполые, трубчатые, но краевые воронковидные бесполые — василёк ржаной (Centaurea cyanus)

а — разрез соцветия; *б* — трубчатый цветок (увелич.); *в* — воронковидный краевой стерильный цветок (увелич.); *г* — семянка; *д* — трубчатый цветок в разрезе; *е* — поперечный разрез верхушки цветка; *эк* — пыльца; *з* — пестик; *и* — продольный разрез верхушки трубчатого цветка (*1* — столбик пестика, ещё находящийся внутри пыльникового чехла; *2* — выметающие волоски под сложенными лопастями рыльца; *3* — пыльца, выметаемая волосками наружу); *к* — развернувшееся рыльце, под ним выметающие волоски, сбоку — пыльники.

Мордовник (Echinops). Корзинки одноцветковые, собраны в совершенно шаровидные, иногда крупные сложные головки. Степное растение.

Чертополох (Carduus). Двухлетние и многолетние травы с колючими стеблями, колючими листьями и обвёртками крупных корзинок, часто поникающих. Все цветки трубчатые, обоеполые. В СССР свыше 30 видов. Засоряют паровые поля, залежи, выпасы.

Двухлетние виды: C. acanthoides, C. nutans (с поникающими очень крупными корзинками), C. hamulosus.

Распространены в черноземной, более южной полосе СССР.

Бодяк (Cirsium). Многолетники, с колючими стеблями, колючими листьями и отчасти обвёртками корзинок. Листья по краю выемчатые, колючие. Корзинки внизу расширенные, сверху суженные. Все цветки трубчатые. Хохолок из перистых волосков. В СССР свыше 70 видов.

а) О с о т р о з о в ы й, б о д я к п о л е в о й (C. arvense). Многолетник. Корзинки двудомные, цветки лилово-розовые, однополые. Корнеотпрысковое растение. Корневая система охватывает почву сложной сетью. Из почек на боковых корнях появляются на поверхности поля многочисленные розетки листьев. Растёт очагами, центробежно распространяющимися. Самое обременительное сорное растение европейской части СССР, Западной Сибири, Крыма, Кавказа. На юге другая форма — C. incanum, с бело-войлочными снизу листьями. — б) Б о д я к л а н ц е т о л и с т н ы й (C. lanceolatum). Высокий, с очень колючими ветвями, двухлетник.

Татарник колючий (Onopordon acanthium). Двухлетник, всё растение беловато-паутинистое, очень колючее, стебли крылатые. Листья с шипами. Корзинки колючие, одиночные. Растёт на юге.

Василёк (Centaurea). Многолетние, одно- и двухлетние травы. Корзинки с характерными листочками обвёртки, черепичатыми, на конце перепончатыми, с расширенными узорчатыми и гребёнчатыми по краю придатками. Краевые цветки воронковидные. Щетинки хохолка расположены густым пучком. В СССР около 100 видов.

а) В. с и н и й (C. cyanus). Озимый и яровой однолетник. Цветки яркосиние, внутренние фиолетовые; в посевах ржи и других хлебов в лесной полосе СССР, реже на юге. На Кавказе заменяется видом C. depressa. — б) Г о р ч а к (Centaurea picris, Acroptilon picris). Многолетнее корнеотпрысковое. Цветки розовые. Засоряет посевы на юге степной полосы, юго-востоке РСФСР, в восточном Закавказье и в Средней Азии. Сильно распространён в Прикаспийской низменности Азербайджана, засоряя хлопчатник, люцерну, пырейные сенокосы и другие культуры. Ядовитое растение, весьма засухоустойчивое, солеустойчивое. Засоряя сенокосы, делает сено ядовитым. — в) П у г о в н и к (C. scabiosa). Многолетник. Придатки листочков обвёртки черноватые, бахромчатые, засоряет посевы средней и южной полосы европейской части СССР.

Сафлор красильный (Carthamus tinctorius). Однолетник. Венчики оранжево-красные. Семянки белые, без летучки. Культурное растение; из семян добывают масло, близкое по

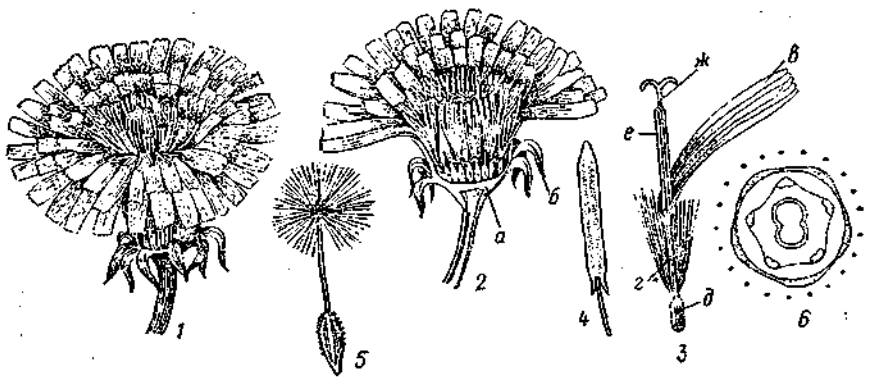


Рис. 395. Сем. сложноцветных; пример растения, в соцветии которого все цветки язычковые (зигоморфные), обоеполые, — одуванчик (Taraxacum officinale)

1 — общий вид соцветия; *2* — соцветие в продольном разрезе (*а* — общее ложе соцветия, на котором сидят язычковые цветки; *б* — листочки обёртки); *3* — язычковый цветок в увеличенном виде (*в* — венчик с пятью зубчиками наверху, соответственно пятичленному типу цветка; *г* — чашечка в виде хохолка; *д* — нижняя завязь; *е* — пыльниковая трубка; *ж* — верхушка столбика с рыльцем); *4* — тычинка; *5* — плод с летучкой; *6* — диаграмма цветка.

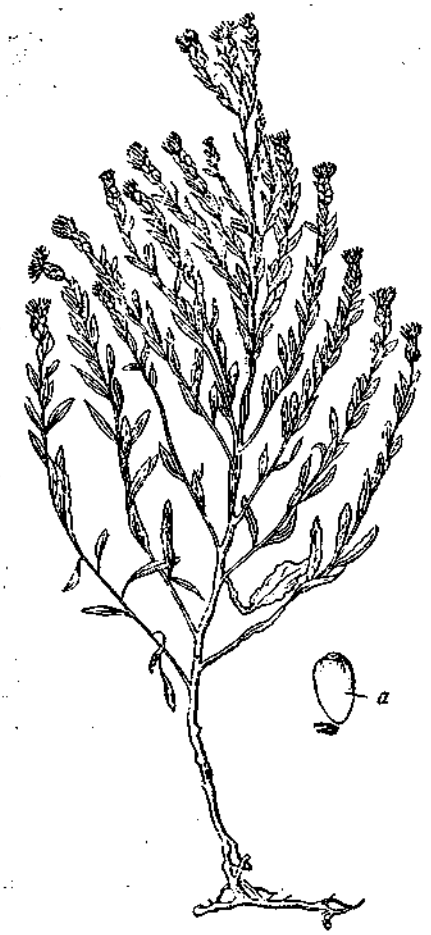


Рис. 396. Горчак (Acroptilon picris, Centaurea picris) (*а* — семянка).

Рис. 397. Латук татарский (Lactuca tatarica, Mulgedium tataricum).

качеству к подсолнечнику. Цветки дают растительную краску для шёлка. Очень засухоустойчив и заменяет подсолнечник в восточной засушливой части Северного Кавказа и на крайнем юго-востоке.

Подсем. *язычковые (Liguliflorae).* Все цветки в корзинках язычковые, обоеполые, зигоморфные. Растения с членистыми млечниками во всех частях.

Цикорий корневой (Cichorium inthybus). Двухлетнее растение. Корни содержат до 23% осахаривающихся углеводов, среди которых преобладает инулин (15—20%). Возделывается в СССР севернее границы сахарной свёклы и может считаться сахарным растением в этой зоне (лесной). Кофейная промышленность перерабатывает корни в цикорный кофе, добавляемый к натуральному. Специфический привкус цикорного кофе объясняется присутствием интибина. Спиртовая промышленность также использует цикорий. В диком виде распространён на юге и в средней полосе, в садах, на выгонах, межах и пр.

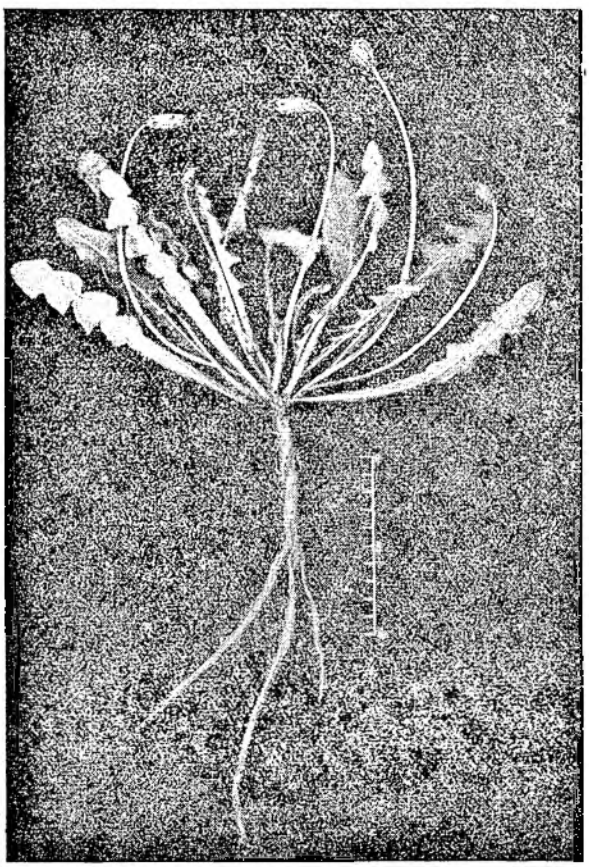


Рис. 398. Кок-сагыз (Taraxacum кок-saghyz).

Скерда (Crepis). Травянистые растения.

Одуванчик (Taraxacum). Многолетние, двух- и однолетние травянистые растения, развивающие розетку прикорневых листьев, ланцетных, часто струговидно рассечённых по краям. Цветоносы в виде стрелок, выходящих из центра розетки. Цветки обыкновенно жёлтые, корзинки одиночные на стрелке. Растения с сильным развитием млечников в корнях. Корни стержневые, запасающие инулин. В СССР около 30 видов.

а) Кок-сагыз (T. kok-saghyz). Многолетник. Корень стержневой. Листья образуют розетку. Стрелок несколько или много, редко одна, разновременно возникающих. Корзинки с лимонно-жёлтыми цветками. В диком состоянии кок-сагыз растёт в межгорных долинах восточного Тянь-Шаня (Алма-Атинский район Казахстана). Корни содержат в коре 20% каучука, в древесине — до 8%. Качество каучука высокое. Культивируется. В настоящее время является основным отечественным каучуконосным растением в полевой культуре. — б) Крым-сагыз (T. megalorrhizum). Многолетник. Корень стержневой. Листья — в розетке; в конце весны засыхают, и растение переходит в период покоя, который продолжается до осени, когда снова появляется немного листьев и цветочные стрелки или же одни только стрелки. В диком состоянии растёт в Крыму и кое-где в восточной части Северного Кавказа. В корне содержится 4—9% каучука, наиболее высокого по качеству. — в) Одуванчик обыкновенный (T. officinale). Многолетник. Цветоносы толстые, голые, под корзинкой опушённые. Цветки яркожёлтые. По всему СССР. Растение огородов, садов, паровых полей.

Козлобородник (Tragopogon). Двухлетники и многолетники.

а) К. луговой (T. pratensis). Двухлетник. Хорошее кормовое растение. В лесной и степной зонах СССР. — б) К. большой (T. major). Двухлетник. В степной зоне, хорошее кормовое. — в) К. восточный (T. orientalis). Многолетник. Поедается крупным рогатым скотом. Листья используют в Армении для кормления шелковичных червей в первом возрасте.

Латук, молокан (Lactuca). Многолетники, одно- и двухлетники. Листья сизо-зелёные, по краям выемчатые, главная жилка на нижней стороне с прямыми редкими щетинками.

а) Латук дикий, салатный (L. scariola). Однолетник. Обыкновенное сорное растение средней и южной полос. Засоряет сады, огороды и паровые поля. Цветки жёлтые. — б) Латук татарский (L. tatarica, Mulgedium tataricum). Корнеотпрысковый много-

летник. Стебли и листья сизые, цветки голубые. Корни очень ломкие, побеги легко возникают из обломков. Корневая система сильно развивается в глубину и в горизонтальном направлении. Одно из наиболее трудно искореняемых сорных растений в Поволжье, Казахстане и других юго-восточных районах.

Осот (Sonchus). Многолетники, одно- и двухлетники. Листья цельные или выемчатые. Цветки жёлтые. В СССР около 10 видов.

а) О. жёлтый, полевой (S. arvensis). Многолетник, корнеотпрысковый. Обременительное сорное растение, распространённое в европейской части СССР. — б) О. огородный (S. oleraceus). Однолетник. Всё растение сизоватое. — в) О. жёсткий (S. asper). Однолетник. Листья тёмнозелёные, глянцевитые.

Скорцонера (Scorzonera). Многолетники, одно- и двухлетники. Корни нередко деревянистые, иногда разросшиеся. Листья сосредоточены в основании растения; стеблевых

Рис. 399. Плантация кок-сагыза.

мало. Корзинки обычно одиночные, на стрелках или на мало облиственных цветоносах. В СССР несколько десятков видов.

Тау-сагыз (S. tau-saghyz). Долговечное травянистое корнеотпрысковое растение с толстым грубым корнем. Побеги сильно укороченные, покрытые остатками листьев прошлых лет. Розетки возникают из каудексов — стеблевых ответвлений верхней части корня. Корни в коровой части и в древесине пронизаны длинными эластическими нитями превосходного коагулированного каучука. Содержание каучука доходит иногда до 40% (в среднем 20%). В диком виде тау-сагыз растёт на хребте Каратау в Средней Азии, где ещё сохранились его заросли.

Порядок Капельконосные (Guttiferales)

Деревья, кустарники, лианы и травы. Завязь здесь всегда верхняя и чаще многогнёздная; семяпочки чаще центрально-угловые. Порядок близок к париетальным и к многоплодниковым. К последним особенно близко сем. диллениевых. (Боковая ветвь ствола 4-го).

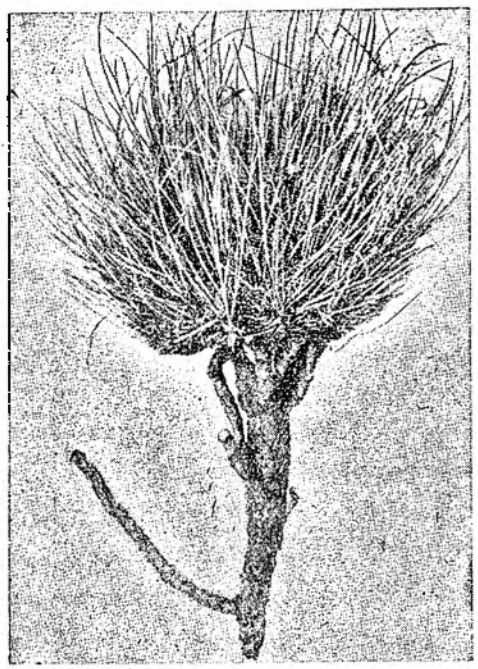


Рис. 400. Тау-сагыз (Scorzonera tau-saghyz).

СЕМ. *ДИЛЛЕНИЕВЫЕ (DILLENIACEAE).* Листья цельные. Цветки в соцветиях или одиночные, обоеполые, или однополые. Околоцветник двойной, пятерного типа; тычинок много; плодолистиков много. Плод — коробочка или ягода; семя с эндоспермом.

Актинидия (Actinidia). Кустарниковые многолетние лианы. Цветки двудомные или полигамные. Плод — многосемянная ягода. В СССР три вида: А. острая (A. arguta), А. коломикта (A. kolomikta) и А. носатая (A. polygama); все — в лесах Дальнего Востока. Ягоды последнего вида несъедобные. Мичуриным выведено несколько сортов из первых двух видов.

СЕМ. *ЧАЙНЫЕ (THEACEAE).* Деревья и кустарники. Листья очередные. Цветки правильные; тычинки многочисленные, завязь верхняя, плодолистиков 2.

Чай (Thea).

Чай китайский (Th. sinensis). Кустарник или дерево. Выдерживает морозы до —14° Ц, а под снегом и ниже. Листья цельные, вечнозелёные. Цветки обоеполые. Венчик белый. Лепестков 5—9, лишь в основании спайных. Тычинки многочисленные. Плод — коробочка. Четыре вида на земном шаре, в СССР культивируются 2 вида; кроме Th. sinensis, в Грузии возделывается еще Th. assamica, из Индо-Китая. Отличается удлинёнными листьями. В диком виде чай растёт в Индо-Китае, Китае, Индии. В СССР чай возделывается в Западной Грузии, в Ленкоранском районе Азербайджана, в Краснодарском крае. Чайный лист содержит танниды, кофеин, эфирное масло; вяжущий вкус и цвет настойки чая — от таннидов. Запах получается после ферментации листа на фабриках. Вяленый лист жадно поглощает запахи; для улучшения аромата чая используются так называемые «поддушки» (цветки жасмина и др.). Кофеина в листе 2—4%.

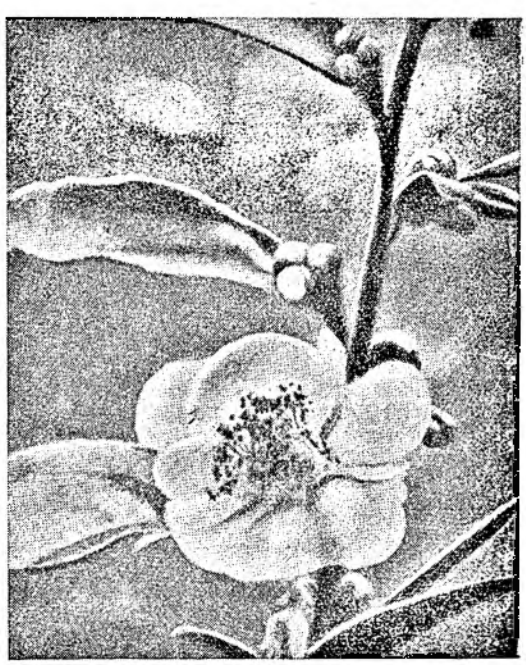


Рис. 401. Цветок чая (Thea sinensis).

Порядок Вересковые (Ericales)

Кустарники, деревья и многолетние травы, нередко вечнозелёные. Цветки правильные, реже неправильные, лепестки сросшиеся, редко свободные. Тычинок 10 или 5, в последнем случае наружный круг тычинок выпадает. Нити тычинок не срастаются с венчиком, а прикреплены к цветоложу. Плодолистиков 2, 4 или 5, завязь верхняя или нижняя, многогнёздная, реже одногнёздная. Многие виды — облигатно-микоризные растения.

Сем. *ГРУШАНКОВЫЕ* (Pirolaceae). Род грушанка (Pirola) — ландшафтные растения лесной зоны.

СЕМ. *ВЕРЕСКОВЫЕ (ERICACEAE).* Цветки правильные, обоеполые, венчик спайнолепестный (иногда только в основании), 4—5-лопастный. Число тычинок равно числу лепестков или вдвое больше. Пыльники нередко с двумя рожками или без них. Завязь верхняя или нижняя, многогнёздная. Плод — ягода или коробочка.

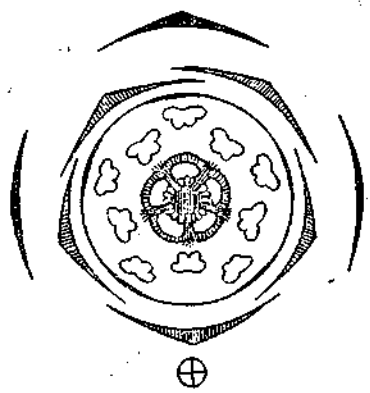


Рис. 402. Диаграмма цветка рода Vaccinium (сем. вересковых, Ericaceae).

Багульник (Ledum).

Б. болотный (L. palustre). Вечнозелёный кустарничек. Растёт в тундре, лесотундре и лесной полосе СССР, на болотах. Характерное растение северного ландшафта. Эфиромасличное.

Рододендрон (Rhododendron). Кустарники с цельными листьями. Венчик крупный, воронковидный, в зеве 5-раздельный, отгиб немного неправильный. Тычинок 10 или 5, изогнутых, неодинаковых по длине. В СССР несколько видов, главным образом на Кавказе. Красивоцветущие растения. Листья содержат 12—14% дубильных веществ.

Вакциниум (Vaccinium). Полукустарники и кустарнички с опадающими или вечнозелёными листьями. Цветки в кистях или одиночные. Чашечка срастается с завязью. Тычинок 8—10, свободных. Пыльцевые мешки нередко с рожками на связнике. Завязь нижняя, 4—5 (10)-гнёздная. Плод — ягода, мясистая, кисловатая, многосемянная. В Восточной Сибири, на Дальнем Востоке 7 видов, в северной Европе 3 вида, на Кавказе 4 вида. Полезные ягодные растения, для севера очень важные.

а) Брусника (V. vitis idaea). Вечнозелёный кустарничек, 10—30 *см* высоты. Надземные побеги появляются из пазух подземных побегов. Листья вечнозелёные. Цветки

Рис. 403. Брусника (Vaccinium vitis idaea).

Рис. 404. Черника (V. myrtillus)

а — цветущая ветвь; *б* — цветок (увелич.); *в* — он же, в разрезе (видны пыльники с рожками).

белые, чуть красноватые. Ягода сперва белая, потом яркокрасная. Растёт в диком виде в лесотундре и тундре, на островах Новой Земли и Вайгач; на Алтае, кое-где на высокогорном Кавказе. Во всей лесной зоне СССР растёт обильно, в чернозёмной полосе — в хвойных лесах (Воронежская область) и на торфяниках. Ценное северное ягодное растение. Плоды перерабатываются на варенье, экстракты, пастилу, маринад и пр. — б) Черника (V. myrtillus). Полукустарничек. Побеги острогранистые, отходят от ползучего стебля. Листья опадающие. Ягода шаровидная, чёрная, с синим налётом, сладкая, с высоким процентом сахара.

Перерабатывается на варенье, сиропы. Растёт в еловых лесах по всей нечернозёмной и отчасти черноземной полосе европейской части СССР, до Кольского полуострова. — в) Голубика (V. uliginosum). Кустарничек. Листья опадающие. Цветки по 1—4 на концах ветвей. Ягода шаровидная или грушевидная, синяя, покрытая тёмноголубым налётом. Растёт на севере СССР, в том числе на островах Арктики (Колгуев, Вайгач, Новая Земля). Обыкновенное растение всей нечернозёмной полосы. Ягоды очень полезны, по витаминности стоят выше брусники и притом вкусны. Ценное ягодное растение, необходимое для введения в культуру на зимовках Арктики.

Клюква (Oxycoccus). Кустарнички со стелющимися побегами и приподнимающимися концами. Листья почти сидячие, цветки пазушные, по нескольку в зонтиковидных соцветиях. Пыльники без рожков. Плод — ягода.

К. болотная (O. quadripetalis). Ягода шаровидная, сочная, тёмнокрасная. Растёт в северной и средней полосах европейской части СССР, почти до Полярного круга; в Сибири и на Дальнем Востоке. Ягоды собирают с диких зарослей; перерабатываются на кисели, морсы, пастилы и др.

СТВОЛ 5-й.

Порядок протейноцветные (Proteales), свойственный Австралии и Южной Африке (здесь не приводится).

СТВОЛ 6-й.

Порядок **Центросемянные (Centrospermae)**

Порядок включает семейства с простым и с двойным околоцветниками. Цветки у первых невзрачные, часто ветроопыляемые, у вторых — часто ярко

Рис. 405. Диаграмма цветка гвоздичных (Caryophyllaceae) и цветки гвоздики (Dianthus caryophyllaceus).

Рис. 406. Звездчатка (Stellaria media)

а — ветвь растения; *б* — цветок; *в* — продольный разрез цветка; *г* — лепесток венчика; *д* — чашечка и плод.

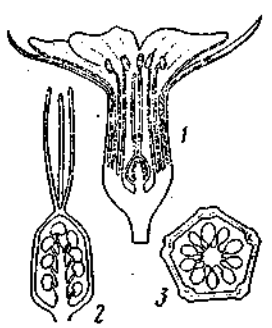


Рис. 407. Схема цветка куколя (Agrostemma githago)

1 — продольный разрез цветка; *2* — продольный разрез завязи; *3* — поперечный разрез завязи.

окрашенные, насекомоопыляемые. Признак, объединяющий семейства, — это согнутый зародыш и наличие перисперма (эндосперма нет).

СЕМ. ***ПОРТУЛАКОВЫЕ (PORTULACACEAE).*** Травянистые одно- и многолетники. Листья сочные, мясистые. Цветки одиночные, пазушные, сидячие, обоеполые или однодомные. Околоцветник двойной. Коробочка с крышечкой.

Портулак овощной (P. oleracea). Однолетник. Стебли лежачие, радиально расходящиеся, образующие розетку диаметром до 2 *м*; листья лопатчатые, мясистые, цветки мелкие, жёлтые. Сорнополевое растение, особенно засоряет пропашные культуры на Украине, в Крыму, на Кавказе, в Средней Азии, а также на Дальнем Востоке.

СЕМ. *ГВОЗДИЧНЫЕ (CARYOPHYLLACEAE).* Многолетние и однолетние травы и полукустарники. Ветвление дихазиальное, листья супротивные, редко очередные, без прилистников или с прилистниками. Цветки в дихазиях или одиночные, правильные, обоеполые или однодомные, иногда двудомные. Околоцветник двойной, реже простой, 5-членный. Чашечка сростнолистная (у подсем. Silenoideae) или свободнолистная (у подсем. Alsinoideae), с 4—5 зубцами. Лепестки чередуются с зубцами чашечки, в числе 4—5. Тычинок 10 или 5. Пестик один, из 2—5 плодолистиков, завязь верхняя, одногнёздная, столбики свободные или сросшиеся. Семяпочки многочисленные. Плод — коробочка или же сухая ягода. Семя с периспермом, окружающим согнутый зародыш. В СССР 40 родов. Культурных растений очень мало.

Звёздочка (Stellaria). Многолетние и однолетние травы. Листья яйцевидные, сердцевидные или продолговатые, супротивные. Венчик белый. Тычинок 10 (или меньше), столбиков 3. Коробочка шаровидная, раскрывающаяся. В СССР 50 видов.

Звёздчатка, мокрица (S. media). Однолетник или двухлетник. По всему СССР.

Шпергель (Spergula). Однолетники и двухлетники. Листья супротивные. Цветоножки длинные, потом поникающие.

а) Ш. льняной (S. linicola). Однолетник, стебли многочисленные, голые. Листья линейные. Тычинок 10. Засоряет посевы льна в европейской части СССР. — б) Ш. крупный (S. maxima).

Куколь (Agrostemma). Яровые и озимые растения.

а) К. обыкновенный (A. githago). Цветки одиночные, розово-пурпурные, верхушечные. Семена чёрные, в разрезе белокрахмалистые, ядовитые благодаря присутствию сапонина. Одно из самых распространённых сорных растений озимых и яровых посевов — пшеницы и ячменя. Семена засоряют урожай зерна. По всему СССР. — б) К. льняной (A. linicola). Специально засоряет посевы масличного льна-кудряша в европейской части СССР.

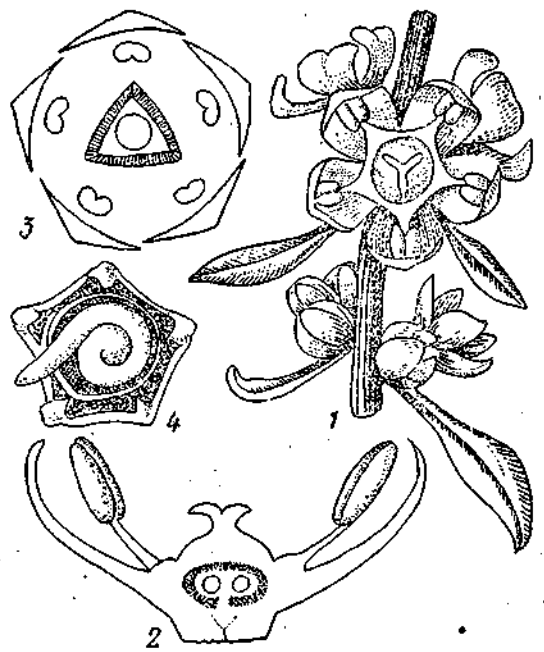


Рис. 408. Свёкла (Beta)

1 — часть соцветия; *2* — цветок в продольном разрезе; *3* — диаграмма цветка; *4* — семя с согнутым зародышем.

Смолёвка (Silene). Одно-, двух- и многолетние травы. Цветки обоеполые либо однополые, одно- или двудомные. Чашечка сростнолистная. Тычинки и пестик сидят на ножке (так называемом карпофоре). Завязь в основании 3-гнёздная. В СССР 153 вида.

Некоторые виды являются сорнополевыми растениями, например, хлопушка (S. venosa).

Дрёма (Melandryum). Многолетние и однолетние травы. Стебли и листья коротко опушённые. Цветки обоеполые либо однополые, одно- или двудомные. Чашечка в основании вздутая. В СССР 33 вида.

Д. белая, лесная зорька (M. album). Лепестки белые или розоватые. Цветки двудомные. Корни содержат 32% технического и 28% чистого сапонина.

Ваккария (Vaccaria).

Тысячеголов (V. segetalis). Однолетнее. Цветки в дихазиях на длинных цветоножках, венчик розовый. По всему СССР.

Гвоздика (Dianthus). Многолетние и однолетние травянистые растения, редко — полукустарники. Цветки одиночные или в соцветии в виде зонтиковидных дихазиев. Чашечка трубчатая, наверху с пятью зубцами. Лепестки окрашенные, наверху бахромчатые. Тычинок 10, столбиков 2. Семена многочисленные. В СССР 77 видов.

а) Г. турецкая (D. barbatus). Многолетнее растение. Цветки окрашенные, преимущественно пёстрые. Культивируется как цветочное растение на срез. Легко дичает. —

б) Г. голландская (D. caryophyllus). Многолетник. Всё растение сизое от воскового налёта. Цветки крупные, душистые (запах евгенола), махровые или простые, окрашенные в разнообразные тона.

Мыльнянка (Saponaria). Многолетние или одно-, двухлетние травы.

М. лекарственная (S. officinalis). Многолетник. Цветки обоеполые, чашечка вздутая, лепестки белые или розоватые. Корни содержат 58% технического и 36% чистого сапонина.

СЕМ. *МАРЕВЫЕ (CHENOPODIACEAE).* Многолетние, двух- и однолетние травы, реже кустарники и деревья. Листья без прилистников, цветки без прицветников или с мелкими прицветниками. Околоцветник простой, зелёный, невзрачный, иногда отсутствует. Цветки однополые или обоеполые, тычинок — равное число с листочками околоцветника. Плодолистиков 2—5, завязь одногнёздная, верхняя, с одной семяпочкой. Большинство маревых, вопреки представлениям, является насекомоопыляемыми растениями (в наших полупустынях и пустынях) (Ильин). Плод — орешек. Зародыш согнутый или спиральный. Эндосперма нет, есть перисперм. В СССР 51 род.

Свёкла (Beta). Многолетние, двух- и однолетние травянистые растения. Листья очередные. Цветки в комковатых соцветиях, по 2—8, сросшиеся, обоеполые. Околоцветник 5-лист-

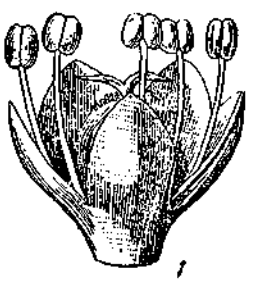


Рис. 409. Цветок мари (Chenopodium album)
1 — общий вид; *2* — продольный разрез (сильно увелич.).

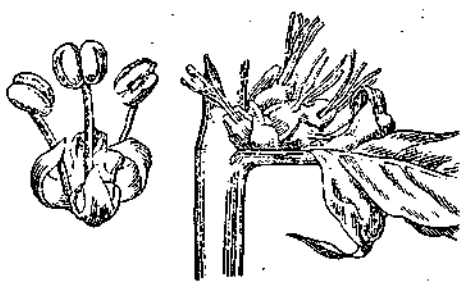


Рис. 410. Тычиночный цветок (слева) и пестичное соцветие (справа) у шпината (Spinacia oleracea).

ный, мелкий, зелёный, листочки внизу спаянные, потом деревянеющие. Тычинок 5, завязь с 2—3 рыльцами. Плод следует считать коробочкой, а не орешком, так как по созревании открывается крышечкой вследствие образования отделительного слоя в околоплоднике (Табенцкий). Плод срастается с деревянеющим околоцветником; такие ложные плоды срастаются, кроме того, между собой (по 2—8) и образуют твёрдое соплодие, называемое «клубочком».

а) С. обыкновенная (B. vulgaris). Двухлетнее и однолетнее растение. Двухлетние формы в первый год образуют «корнеплод» и розетку крупных черешковых прикорневых листьев. На второй год вырастают удлинённые цветочные стебли. Цветки в клубках 1—8. Опыляется насекомыми и ветром. Листочки околоцветника при плоде охватывают его загнутыми концами и срастаются с ним. Соплодие — клубочек. Имеется несколько подвидов: мангольд (B. vulgaris var. cicla), листовая свёкла; овощная свёкла (B. vulgaris var. esculenta); сахарная свёкла (B. vulgaris var. saccharifera); кормовая свёкла и др. По площади культуры сахарной свёклы Советский Союз занимает первое место в мире. — б) С. многолетняя (B. perennis). Многолетник. В диком состоянии растёт в Азербайджане. — в) С. крупнокорневая (B. macrorrhiza). Многолетник. Корень мясистый, длинный, веретенообразный. Стебли стелющиеся. В диком состоянии в Азербайджане и Дагестане. — г) С. трёхстолбиковая (B. trigyna). Многолетник; корень очень длинный, деревянистый, утолщённый. В диком виде в причерноморских районах европейской части СССР и в Закавказье.

Марь (Chenopodium). Одно-, двухлетники и многолетники. Травы и кустарники. Листья очередные, цветки обоеполые, собраны клубочками в колосовидные или метельчатые соцветия. Околоцветник неприметный, 5-листный. Тычинок 5, рылец 2. Плоды с плёнчатым околоплодником. В СССР около 30 видов.

М. белая (Ch. album). Однолетник. Листья удлинённо-ромбические; стебель и нижняя сторона листьев покрыты мучнистым налётом. Цветки в клубочках, мелкие, многочисленные. Одно растение производит до 100 000 семян. Очень распространённое растение. По всему СССР.

Шпинат (Spinacia). Однолетники, редко двухлетники. Листья в прикорневой розетке (в этой стадии он используется как овощ). Мезофилл у розеточных листьев сильно развит. Цветки в соцветиях, двудомные. Околоцветник женского цветка при созревании плода деревянеет, зубцы его разрастаются и образуют шиповатую оболочку вокруг плода. Последние срастаются в соплодии.

Ш. о г о р о д н ы й (S. oleracea). Овощное культурное растение.

Лебеда (Atriplex). Однолетники или полукустарники, однодомные, реже двудомные. Женские цветки не имеют околоцветника, его заменяют сросшиеся прицветники, разрастающиеся при плодообразовании. В СССР 33 вида.

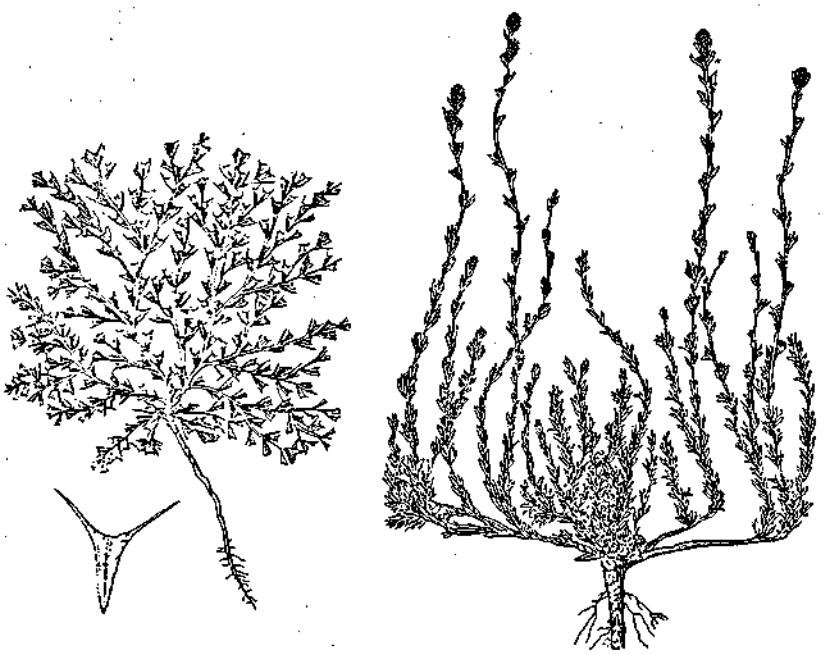


Рис. 411. Рогач, устели-поле (Ceratocarpus arenarius) (слева) и изень (Kochia prostrata) (справа).

Л. т а т а р с к а я (A. laciniatum). Распространённое на юге растение, особенно на Северном Кавказе и на юге Украины.

Рогач (Ceratocarpus).

У с т е л и - п о л е (C. arenarius). Однолетник, сильно ветвистый, принимающий к созреванию шаровидную форму. Ложный плод с двумя расходящимися длинными остриями прицветников. На юге европейской части СССР, Кавказа, Сибири и Средней Азии.

Кохия (Kochia).

К. п р о с т ё р т а я, и з е н ь (K. prostrata). Многолетний полукустарник, сильно ветвистый от основания. Листья многочисленные. Типичное растение солонцеватых почв в степях, полупустынях и пустынях СССР. Хорошее кормовое растение.

Верблюдка (Corispermum). Однолетники. Листья очередные, узкие. Цветки одиночные, пазушные, обоеполые. В СССР 34 вида. Некоторые виды являются ценными кормовыми растениями, тем более ценными, что растут на песках и солончаках.

Солянка (Salsola). Однолетники, полукустарники и кустарники. Листья цельные, иногда чешуйчатые или почти игловидные. Цветки обоеполые, с прицветничками, одиночные, пазушные. Околоцветник 5-раздельный, тычинок 5. Плод с крыловидными придатками. Зародыш спиральный. В СССР 72 вида. Растения сухих степей и полупустынь, на засолённых почвах.

а) С. р у с с к а я, к у р а й (S. ruthenica). Однолетник, сильно ветвится от основания, принимая постепенно сферическую форму, высотой до 1 *м* и до 2 *м* в поперечнике. Листья в начале развития мягкие, впоследствии становятся жёсткими, колючими. Зрелое растение отрывается ветром у корня и носится по степи («перекати-поле»). На юге европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири и Средней Азии. Зола растения очень богата поташом. — б) К а т у н (S. collina). Близок к кураю, засоряет поля на юго-востоке европейской части СССР. — в) Ч е р к е з (S. Richteri). Кустарник в Туркмении. Дает алкалоид сальсолин (от гипертонии).

Ежовник, анабазис (Anabasis). Многолетние травы и кустарники. Плод с крыловидными придатками, ягодообразный. Зародыш спиральный. В СССР 23 вида.

а) Е. солончаковый (A. salsa). Многолетник. Растёт на Нижней Волге, в восточном Закавказье, полупустынях Средней Азии и Западной Сибири. Отличное кормовое растение для верблюдов. — б) Анабазис безлистный, итсегек (A. aphylla). Полукустарник. Листья в виде неприметных чешуек. Растёт на засолённых почвах южной зоны европейской части СССР, особенно Казахстана. Содержит ценный алкалоид анабазин в молодых побегах. Употребляется как инсектисид — одно из сильнейших средств борьбы с вредными насекомыми. Заросли его велики и служат заводским сырьём.

Рис. 412. Амарант хвостатый (Amarantus caudatus).

Саксаул (Haloxylon). Деревья и кустарники. Листья очень мало развитые, ломкие, зеленовато-серые или почти совсем неразвитые. Ассимилирует, главным образом, зеленоватыми веточками. Цветки обоеполые. 5 видов, из них в СССР 3 вида. Отличные закрепители песков в среднеазиатских пустынях.

а) С. белый (H. persicum). Дерево. Ствол толстый, искривлённый, корявый. Всё растение пепельно-зеленоватого цвета. Растёт на песках с расчленённым рельефом, в Средней Азии. — б) С. чёрный (H. aphyllum). Дерево до 6—7 *м* высоты, даёт поросль. Древесина тёмная, свилеватая, твёрдая, очень тяжёлая, тонет в воде. Растёт зарослями в междугрядовых песчаных долинах с неглубоким уровнем грунтовых вод, в Туркменской ССР. Сильно истребляется населением. Вместе с тем для населения безлесной Туркмении и других среднеазиатских республик саксаул является важнейшим топливом.

СЕМ. ***АМАРАНТОВЫЕ (AMARANTHACEAE).*** Однолетники, редко многолетники, листья цельные, очередные или супротивные, зелёные или тёмно-красные, или растения пёстролистные. Цветки однополые и обоеполые, мелкие, с кроющим листом и прицветниками, плотно скученные, нередко соединены в крупные колосовидные соцветия. Околоцветник простой, плёнчатый, 3—5-раздельный, зеленоватый или тёмно-красный. Тычинок 5, противостоящих листочкам околоцветника. Завязь верхняя, одногнёздная. Плод — мешочек или коробочка. В СССР 5 родов.

Амарант (Amaranthus). Однолетники, однодомные и двудомные. Листья к основанию клиновидные. Пазушные соцветия — головчатые, верхушечные — колосовидные. Цветки однодомные, весьма многочисленные. Завязь с одной семяпочкой. В СССР 12 видов. Сорные и отчасти культурные растения.

а) А. хвостатый (A. caudatus). Однолетник. Соцветия колосовидные, плотные, длинные, висячие. Семена мелкие, крахмалистые, со вкусом манной крупы. В Грузии семена употребляются в пищу. — б) Щирица белая (A. albus). Однолетник. Листья и соцветия светлозеленоватые. Мешочек нераскрывающийся. Семена прорастают на свету. Распространено особенно в Крыму, на юге Украины, на Северном Кавказе, кроме того, в Западной Сибири, Средней Азии, на Дальнем Востоке. — в) Щ. обыкновенная (A. retroflexus). Однолетник. Стебель опушённый. По всему СССР, кроме севера. — г) Щ. жминдолистная (A. blitoides). Однолетник. Карантинное сорное растение. Завезено из США. Широко распространилось в южной части СССР. Стебель лежачий, от основания сильно ветвистый. Листья мелкие, на верхушке с выемкой и шипиком.

Порядок Крапивоцветные (Urticales)

Травянистые растения, кустарники или деревья. Листья очередные или супротивные, с прилистниками. Цветки однодомные или двудомные, иногда обоеполые, в соцветиях, циклические. Околоцветник есть или отсутствует. Плодолистиков 1—2. Завязь верхняя, одногнёздная. Плод — костянка или орешек. Опыление анемофильное, иногда же очень сложное энтомофильное (у инжира). В этот порядок входят 3 семейства. Многие систематики роды конопля (Cannabis) и хмель (Humulus) выносят в самостоятельное семейство конопляных (Cannabaceae).

СЕМ. *ТУТОВЫЕ (MORACEAE).* Древесные, кустарниковые или травянистые тропические и субтропические растения (обыкновенно с млечным соком). Листья очередные или супротивные, цельные или лопастные, с прилистниками. Цветки однодомные или двудомные, в соцветиях. Околоцветник 4-раздельный (2—6), число тычинок обычно соответствует числу листочков околоцветника. Завязь верхняя или нижняя, одногнёздная. Плод — сборная костянка или орешек.

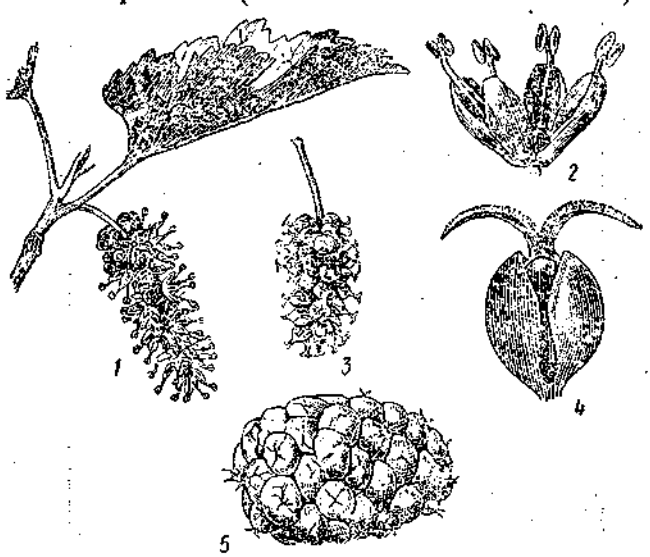


Рис. 413. Тута белая, шелковица (Morus alba)

1 — мужское сережковидное соцветие; *2* — мужской цветок; *3* — женское соцветие; *4* — женский цветок; *5* — соплодие.

Тута, шелковица (Morus). Деревья или кустарники. Листья опадающие, цельные или пальчатонадрезанные. Цветки одно- или двудомные; мужские соцветия серёжковидные; околоцветник 4-раздельный, тычинок 4; женские цветки с разрастающимся после оплодотворения мясистым околоцветником. Пестик один. Соплодие из односемянных костянок, заключённых в мясистые сочные околоцветники, сладкое, белой или тёмнолиловой окраски. В СССР 2 вида.

а) Т. чёрная (M. nigra). Крупные деревья, до 15 *м* высоты. Соплодие крупное, тёмнолиловое. В диком виде — в юго-западной Азии. В Армении и Средней Азии — одичалое. В культуре — на юге европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии. Имеется много сортов. — б) Т. белая (M. alba). Дерево. Соплодие белое. Более распространённый в культуре вид. В диком виде — в Китае, Японии, Корее. В СССР культура широко развита в Средней Азии, Закавказье и на юге европейской части СССР. Возделывается преимущественно из-за листьев, являющихся кормом для шелковичных червей. Рекомендована для полезащитных лесонасаждений на юге. Соплодия употребляются в пищу. Сушёные соплодия размалывают в муку. Древесина очень ценная. Из молодых ветвей — превосходная бумага.

Фикус, смоковница (Ficus). Крупный тропический и субтропический род, до 600 видов.

Инжир, винная ягода (F. carica). Деревья, одно- или двудомные (с млечным соком). Известны деревья до 4 *м* в окружности. Соцветия всегда дифференцированы — одни только с длиннопестичными цветками, другие только с короткопестичными («галловыми»). В соцветиях с длиннопестичными мужских цветков нет, они редуцированы в чешуйки. Соцветие вогнутое, суккулентное, имеющее особое название «сикониум». Короткостолбчатые цветки приспособлены для отложения яиц осой бластофагой. Все пестичные цветки потенциально фертильны. Если короткостолбчатые цветки не использованы для отложения яиц, они способны к опылению и оплодотворению. Существуют три годичных генерации соцветий: весеннее «профики», летнее «маммони» и зимующее «мамме». В последней зимуют личинки осы. Плод — орешек. Соплодие в зрелом виде, особенно в сушёном, исключительно вкусное, питательное и полезное, содержит до 75% сахара. Очень ценное плодовое расте-

ние, неприхотливое; растёт не только в качестве подлеска лиственных лесов Средней Азии, Кавказа и Крыма, но и на открытых склонах, скалах, осыпях, даже на развалинах строений. Биология цветения и плодообразования у винной ягоды очень сложная (см. стр. 311). Соплодия едят в сушёном и сыром виде. Ореховатый вкус семян придаёт дополнительную ценность этому фрукту. Культурных сортов много. Разводится в Крыму, Закавказье и Средней Азии. Среди видов Ficus много гигантских деревьев, лиан и эпифитов. На Кавказе есть два вида с несъедобными соплодиями (F. colchica, F. hyrcana).

Хмель (Humulus).

Хмель обыкновенный (H. lupulus). Многолетняя вьющаяся лиана с отмирающими на зиму стеблями. Стебли с цепкими шипиками, листья супротивные; соцветия пазушные, двудомные. Женское соцветие — шишковидная головка. Мужское соцветие метельчатое, цветки мелкие. Женские цветки без околоцветника; после отцветания кроющие листья, в пазухах которых сидят женские цветки, разрастаются. Плод — орешек. В диком

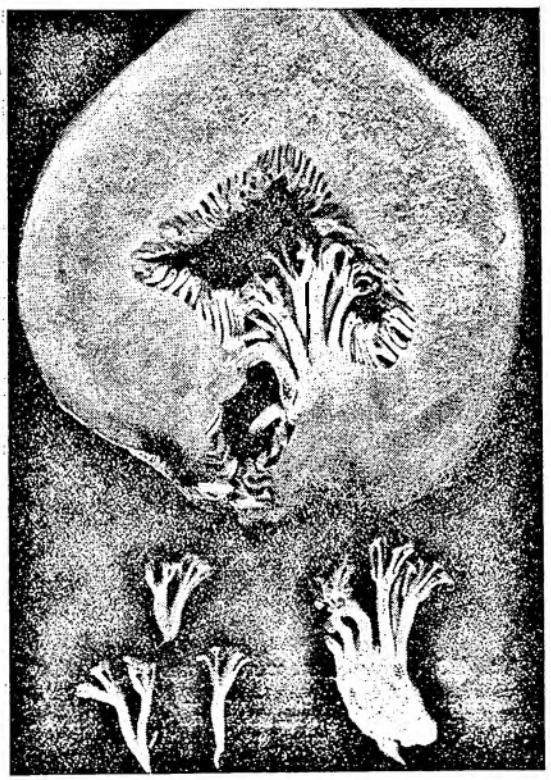


Рис. 414. Инжир (Ficus carica). Поперечный разрез через соцветие с тычиночными и пестичными цветками. Тычиночные цветки в нижней части.

Рис. 415. Инжир

А — ветвь с соцветиями: *а* — тычиночный цветок; *б* — плодущий пестичный цветок с длинным столбиком; *в* — галловый пестичный цветок с коротким столбиком.

виде в широколиственных лесах европейской части СССР, Кавказа, Западной Сибири и Средней Азии. Особенно много дикого хмеля в Чувашской, Татарской, Башкирской АССР. Возделывается из-за женских неоплодотворённых соцветий, называемых «шишками», содержащих лупулин и смолистые вещества. «Шишки» употребляются в пивоварении.

Конопля (Cannabis). Однолетние двудомные травы, достигающие 4—6 *м* высоты (в культуре). Стебель прямостоячий, ветвящийся. Листья сложные, внизу супротивные, верхние — очередные. Мужские соцветия метельчатые, цветки с 5-листным околоцветником и пятью тычинками. У культурной конопли околоцветник нередко отсутствует. Женское соцветие колосовидное, околоцветник редуцирован, плодолистиков 2, плод — орешек, шарообразный, у диких форм с подковообразным сочленением, легко опадающий, у культурных — без сочленения, неопадающий.

В СССР — 2 вида.

а) К. посевная (C. sativa). В культуре в средней полосе и на юге СССР. Лубяные волокна дают так называемую пеньку для канатов, верёвок, парусов, грубых тканей, пакли и пр. Семена содержат ценное конопляное масло (30—40%). В диком виде растёт в Поволжье и Западной Сибири. — б) К. сорная (C. ruderalis). Плод с сочленением. Растёт в Поволжье, Западной Сибири, Средней Азии и на Кавказе.

С Е М. *КРАПИВНЫЕ (URTICACEAE).* Растения двудомные и однодомные. Многолетние и однолетние травы, иногда кустарники или даже деревья, часто покрытые жгучими волосками. Листья супротивные, с прилистниками. Соцветия многоцветковые, из мужских или из женских цветков, пазушные или верхушечные. Околоцветник невзрачный, из 4 сросшихся или свободных листочков. Тычинок 4. Завязь верхняя, одногнёздная, из двух плодолистиков, рыльце сидячее или редко на столбике. Плод — орешек. Всё семейство с развитыми склеренхимными волокнами в стебле. В СССР 6 родов диких и 1 культурный.

Крапива (Urtica). В СССР — однодомные и двудомные, однолетние и многолетние травы с жгучими волосками. Мужские и женские цветки на одном соцветии, обычно же соцветия

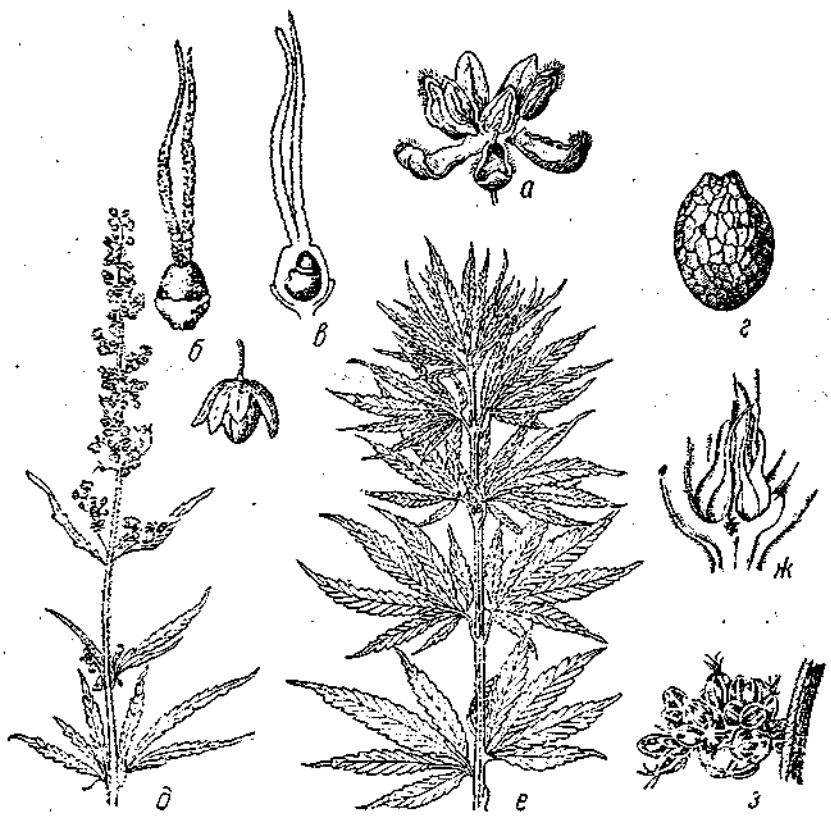


Рис. 416. Конопля (Cannabis sativa)

а — тычиночный цветок; *б* — пестичный цветок; *в* — он же, в разрезе; *г* — плод; *д* — соцветие мужское; *е* — часть женского растения; *ж* — кучка пестичных цветков; *з* — кучка тычиночных цветков.

с цветками одного пола. Орешек маленький. В СССР 10 видов, однолетние и многолетние. Поливитаминные растения (А, В, С, К). Хорошие пищевые растения. Высокий процент белков в листьях. Крапивы являются волокнистыми растениями. Волокно используется для грубоволокнистых тканей, верёвок, сетей и т. п., а также для выделки хорошей бумаги.

Наиболее распространённые виды: К. жгучая (U. urens) и К. двудомная (U. dioica). Растут по всему СССР, по лесным опушкам, сорным местам, огородам и т. п.

Рами (Boehmeria). Многолетние травянистые растения с отмерзающими у нас на зиму стеблями. Ценные текстильные растения субтропиков и тропиков юго-восточной Азии.

В советских влажных субтропиках культивируется один вид белое рами (B. nivea). Мужские цветки располагаются на соцветии в его нижней части, женские — в верхней. Самые длинные элементарные волокна в стебле. Даёт материал для парашютов и субстратостатов. Ткани из рами исключительно прочны.

СЕМ. ***ИЛЬМОВЫЕ (ULMACEAE).*** Деревья. Цветки обоеполые, реже однополые, завязь верхняя, одногнёздная. Плод — орешек, крылатка или костянка.

Ильм, вяз, берест, карагач (Ulmus). Крупные деревья, иногда кустарники. В СССР 12 видов.

Некоторые виды достигают огромных размеров, развивая на открытых местах, в парках, крупные шарообразные кроны, иногда очень густые; таков, например, карагач (U. densa), среднеазиатский вид. Один из видов, пробковый берест (U. suberosa), отличается образованием на ветвях пробковых наростов, пригодных для эксплоатации. Вяз обыкновенный (U. campestris). Рекомендован для полезащитных лесонасаждений.

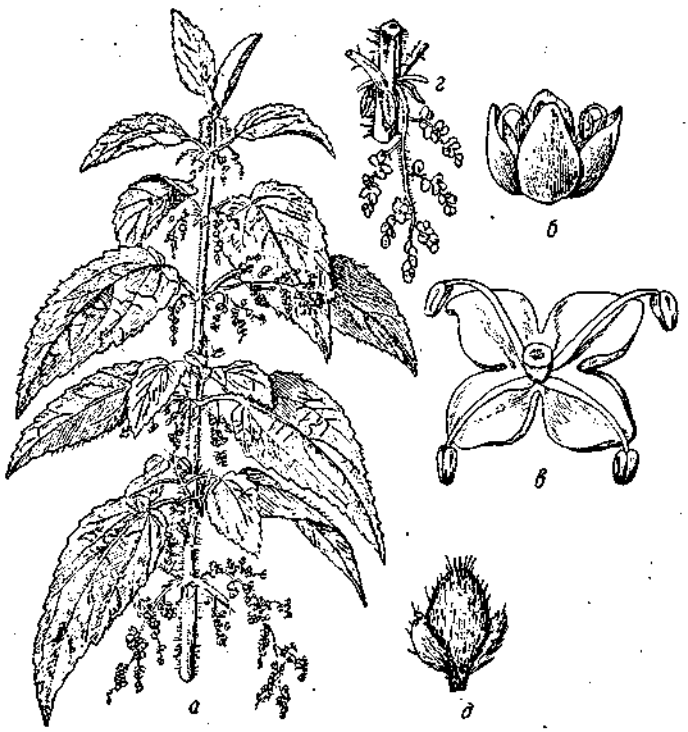


Рис. 417. Крапива двудомная (Urtica dioica)

а — ветвь мужского растения; *б* — тычиночный цветок до раскрывания; *в* — он же в раскрытом состоянии после выбрасывания пыльцы; *г* — веточка с женским соцветием; *д* — пестичный цветок.

Каркас (Celtis). Крупные деревья или кустарники. Плод — маломясистая костянка.

К. кавказский (C. caucasica). Крупное дерево с густой кроной, растущее в сухих местностях Кавказа и Средней Азии на открытых скальных склонах. Листья асимметричные.

СЕМ. ***ЭЙКОММИЕВЫЕ (EUCOMMIACEAE).*** Один вид на земном шаре: гуттаперчевое дерево (Eucommia ulmoides). Двудомные деревья. Листья опадающие, содержат гуттаперчу. Цветение до распускания листьев. Мужские цветки с неопределённым числом тычинок. Женские с одним пестиком из 2 плодолистиков, завязь одногнёздная, верхняя. Плод — крылатка. В диком состоянии — в Китае. Культивируется в Грузии.

Три семейства — Ulmaceae, Moraceae и Urticaceae — находятся, несомненно, в тесном родстве. Наряду с встречающимся у них спиральным расположением членов цветка наблюдается редукция околоцветника и иногда андроцея, уменьшение числа семяпочек. Имеются следы сосудов, подходивших к редуцированным плодолистикам.

Порядок **Гречишноцветные (Polygonales)**

Представлен преимущественно травянистыми растениями.

В этом порядке обнаружены признаки значительной редукции: уменьшение числа тычинок и плодолистиков, а также частей околоцветника. Единственная семяпочка заканчивает собой ось плаценты, а не цветоложа, как у высокоразвитых односемяпочковых типов завязи, поэтому можно думать, что это также остаток многосемяпочкового состояния.

СЕМ. ***ГРЕЧИШНЫЕ (POLYGONACEAE).*** Травы, кустарники и деревья. Листья очередные, редко супротивные, простые, с раструбами у основания от

сросшихся прилистников. Цветки правильные, околопестичные, реже подпестичные, обоеполые или раздельнополые, околоцветник простой или двойной, листочков 3—6, тычинок 6—9. Пестик из 2—4 плодолистиков, завязь одногнёздная, столбиков 2—4, свободных. Семяпочка одна (результат редукции). Плод — трёхгранная зерновка (или орешек, хотя околоплодник прирос к семени). Семя с крупным мучнистым эндоспермом.

Щавель (Rumex). Травы многолетние и однолетние, стебли по созревании часто палкообразные, листья цельные. Цветки обоеполые, реже однополые. Плод охвачен тремя разросшимися внутренними листочками околоцветника. В СССР 49 видов.

а) Щ. кислый. (R. acetosa). Травянистый двудомный многолетник. Стебель бороздчатый. Растение лугов. Портит сено, так как содержит много щавелевой кислоты. Листья используются в качестве съедобной кухонной зелени. Почти по всему СССР. — б) Щавелёк (R. acetosella). Корнеотпрысковое, многолетнее, травянистое, двудомное растение; ядовитое, трудно искоренимое. Плоды засоряют семена белого клевера. Почти по всему СССР, кроме Арктики. — в) Щ. конский (R. confertus). Многолетнее высокое растение. Стебель толстый. Сорное растение заливных лугов. — г) Щ. курчавый (R. crispus). Травянистый многолетник со стержневым веретенообразным корнем. Сорное растение лугов, полей, огородов. По всему СССР, начиная от лесной зоны и к югу.

Ревень (Rheum). Многолетние травянистые растения. Стебли прямые, часто трубчатые, до 2 *м* высоты; прикорневые листья очень крупные, разрезные. Соцветие длинное, метельчатое или колосовидное. Цветки обоеполые. Плод крылатый. В СССР 21 вид. Овощные, лекарственные и дубильные растения (последние — в горах Средней Азии).

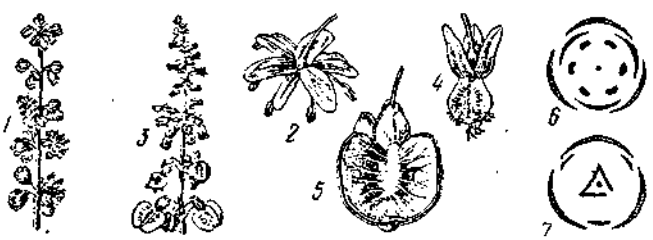


Рис. 418. Щавель кислый (Rumex acetosa)

1 — мужское соцветие; *2* — тычиночный цветок; *3* — женское соцветие; *4* — пестичный цветок; *5* — плод; *6* — диаграмма тычиночного цветка; *7* — диаграмма пестичного цветка.

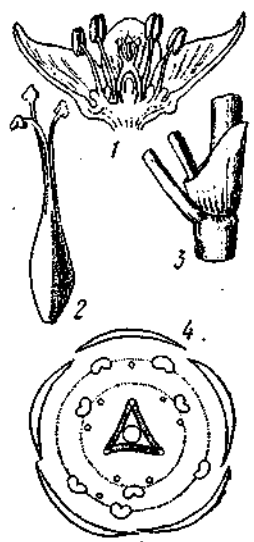


Рис. 419. Гречиха (Fagopyrum esculentum)

1 — цветок в разрезе; *2* — пестик; *3* — отрезок стебля с раструбом; *4* — диаграмма цветка.

Р. татарский (R. tataricum). Стебель тонкий, прикорневые листья округлые, крупные, до 40 *см* в диаметре. Растёт в пустынях Казахстана и Средней Азии. Хорошее кормовое для верблюдов. Корни содержат танниды.

Кандым, джузгун (Calligonum). Крупные ветвистые кустарники, листья неприметные, нитевидные. Цветки обоеполые. Плод — орешек, с крупным ажурным шарообразным придатком, создающим высокий коэфициент парусности. Плоды легко перекатываются и разносятся ветром. Растут на бугристых песках Средней Азии, реже на Кавказе, в Западной Сибири. Отличные пескоукрепители. Дают топливо в песчаных пустынях Средней Азии. В СССР 71 вид.

Горец (Polygonum). Многолетние и однолетние травы и полукустарники. Стебли прямые и маловетвистые, или раскидистые и сильно ветвящиеся, или же вьющиеся. Листья цельные. Соцветия пазушные или верхушечные. Цветки обоеполые. Околоцветник несколько разрастается.

а) Спорыш, птичья гречиха (P. aviculare). Однолетник. Обыкновенное придорожное растение, встречается также на выгонах, огородах. Часто имеет кормовое значение для птицы и скота. По всему СССР. — б) Горец перечный (P. hydropiper). Однолетник. Растёт по канавам, сырым поймам и на сырых полях лесной зоны. Околоцветник малиновый. Плодик и вегетативные части с перечным вкусом. Обладает кровеостанавливающими свойствами. По всему СССР. — в) Горец змеиный (P. bistorta). Корневище извилистое, с клубневидными утолщениями, в изломе красноватое, крахмалистое. На лугах, в лесотундре и лесной зоне, а также в горах Урала и Сибири. — г) Горец

(таран) дубильный (P. coriarium). Корни крупные, глубоко проникающие. Растёт в горах Средней Азии, является хорошим концентрированным дубителем (танниды в корнях). — д) Гречишка вьюнковая, повитель (P. convolvulus). Однолетник. Стебель вьющийся, до 2 *м* длины. Стебли опутывают солому хлебных злаков и вызывают полегание их, мешают уборке. — е) Горец кустарниковый (P. dumetorum). Отличается от предыдущего глянцевыми чёрными орешками с вогнутыми гранями. Засоряет хлеба в Грузии, растёт по всему СССР. — ж) Гречиха развесистая (P. lapathifolium). Однолетнее растение увлажнённых подзолистых почв. — з) Сахалинская гречиха (P. sachalinense). Многолетник, корневище ползучее, с длинными подземными побегами. Декоративное растение, зимостойкое, пригодное для озеленения. Кормовое (для силоса) и дубильное. Растёт на Сахалине. — и) Почечуйная трава (P. persicaria). Однолетник. Листья широколанцетные.

Гречиха (Fagopyrum). Однолетние и многолетние травы. Сходен с предыдущим родом, но околоцветник не разрастается.

а) Г. культурная (F. esculentum). Однолетник. Стебель невысокий, красный. Соцветия пазушные, цветки обоеполые, гетеростильные, душистые. Тычинок 8, пестик с тремя столбиками. Плод бурый, с острыми рёбрами. Семя крахмалистое. Возделывается в средней полосе европейской части СССР как важное хлебное растение, дающее превосходную гречневую крупу и гречневую муку. Один из лучших медоносов. — б) Г. татарская (F. tataricum). Плоды с «бугристыми» рёбрами, легко опадающие. Сорнополевое растение, особенно в Западной Сибири.

Порядок **Кактусоцветные (Cactales)**

Многолетние травянистые, иногда гигантские, растения с сочными стеблями и иглами вместо листьев. Цветки обоеполые, правильные, нередко очень крупные; околоцветник из большого числа листочков, тычинки многочисленные, пестик из большого числа плодолистиков; завязь нижняя, одногнёздная; семяпочек много; плод ягодообразный, покрытый иглами. Весь порядок — в Америке (около 1 500 видов). В СССР культивируется в декоративных и научных целях.

Порядок **Первоцветные (Primulales)**

Травянистые растения, реже кустарники и деревья. Листья очередные, без прилистников. Цветки спайнолепестные, правильные, обоеполые, 5-членные (4-членные вследствие редукции). Тычинок 5, редко 4, в одном внутреннем круге, наружный круг иногда представлен стаминодиями. Плодолистиков 4—5. Завязь верхняя, одногнёздная, семяносец центральный. Одногнёздность завязи есть следствие редукции перегородок.

СЕМ. *ПЕРВОЦВЕТНЫЕ (PRIMULACEAE).* Травянистые растения. Листья часто только прикорневые, обыкновенно цельные, редко перистые. Цветки правильные, обоеполые, чашечка 5-зубчатая (4—7), реже раздельная. Венчик 5-лопастный, реже 5-раздельный (4—7). Тычинки в равном числе с долями венчика, противостоят последним и обычно сращены с ними. Наружный круг тычинок у некоторых представителей данного семейства (Lysimachia, Samolus) превращён в стаминодии, которые противостоят долям чашечки. У многих родов их нет. Плодолистиков 5, вполне сросшихся; завязь верхняя, редко полунижняя. Столбик 1, рыльце маленькое, головчатое. Цветки часто гетеростильные. Плод — коробочка.

Первоцвет (Primula). Многолетние травы, все листья прикорневые. Цветонос безлистный, в виде стрелки. Цветки одиночные или собраны в зонтик, обоеполые, гетеростильные.

П. лекарственный (P. officinalis). Корневищное растение, широко распространённое в СССР. Листья содержат очень много витамина С. Хорошее салатное растение; необходимо ввести в культуру.

Анагаллис (Anagallis).

Очный цвет (A. arvensis). Однолетнее маленькое растение, на юге и на западе европейской части СССР.

СТВОЛ 7-й

Порядок **Диоспироцветные (Ebenales)**

Деревья и кустарники, (около 1 000 видов), тропические и субтропические, с простыми листьями без прилистников. Цветки правильные, обоеполые или однополые, одно- или двудомные. Лепестки спайные. Тычинок много, в двух и более кругах. Плодолистиков 5. Наиболее примитивное сем. стираксовых

кажется близким к чаецветным (Theales). Филогенетическое положение порядка неясное.

С Е М. *ЭБЕНОВЫЕ (EBENACEAE).* Субтропические и тропические деревья.

Хурма (Diospyros). Деревья и кустарники. Цветки двудомные, 4—5-членные. В СССР в диком состоянии один вид. Кроме того, один ценный вид культивируется в субтропиках СССР.

а) Персимон, японская хурма (D. kaki). Деревья с крупной кроной. Листья опадающие, перед опадением краснеющие, очень декоративные. Прилистников нет. Цветки двудомные или однодомные, или обоеполые. Чашечка и венчик 4-лопастные. Венчик желтовато-белый, колокольчатый. Мужские цветки меньше женских, в пучках. Тычинок 16—24, в два круга. Женские цветки одиночные, крупные, стаминодии в женских цветках иногда с нормальными пыльниками и пыльцой. Завязь 4-гнёздная, в гнезде 2 семяпочки. Столбиков 4, до основания раздельных. Опыление энтомофильное. Плод — крупная ягода яркооранжевого цвета или томатно-красного. Мякоть сочная, очень сладкая. В недозрелом виде очень терпкая, в зрелом терпкость исчезает. Семян в плоде 8—10. Плодоношение на дереве изобильное. Плоды питательные; лучшие сорта имеют десертный характер. Возделывается в Грузии, Азербайджане и на Южном берегу Крыма. — б) Кавказская хурма (D. lotus). Дерево. Цветки двудомные, мужские в пучках по 3—4, женские — одиночные. Плоды небольшие, округлые, жёлтые, съедобные в свежем и сушёном виде. Растёт в диком виде в лесах Кавказа на низменности.

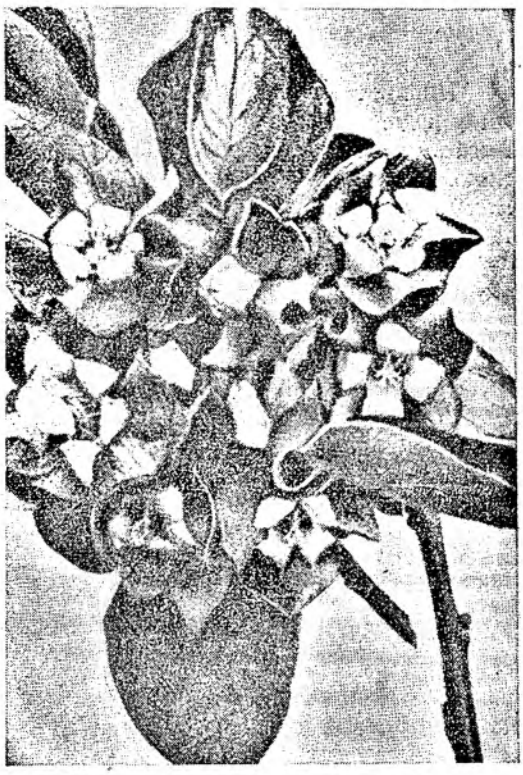


Рис. 420. Ветвь цветущей японской хурмы (Diospyros kaki).

Рис. 421. Плоды (ягоды) зрелой японской хурмы.

СТВОЛ 8-й

Порядок **Ивоцветные (Salicales)**

Ивоцветные до сих пор не имеют установленного места в системе. Нередко их объединяют с Juglandaceae, Betulaceae и Fagaceae в один порядок Amentiflorae (серёжкоцветные). Но строение соцветий и цветка у ивовых, наличие хохолка из волосков на семенах и другие признаки резко отличают их от упомянутых семейств. Некоторые авторы связывают ивоцветные с тамариксовыми и другими семействами (например Flacourtiaceae).

Редукция у ивоцветных пошла очень далеко. Цветки у них по анатомическим данным не являются по своей природе однополыми, голыми и двудомными. Простота цветка есть следствие редукции. Нектарник у тополя и ивы представляет собой сильно редуцированный околоцветник 3—6-членного цветка. У исходных видов было более двух плодолистиков.

Рис. 422. Ива (Salix caprea)

а — мужская серёжка; *б* — женская серёжка; *в* — серёжка с плодами; *г* — тычиночный цветок; *д* — пестичный цветок; *е* — семя с летучкой.

Рис. 423. Тополь белый (Populus alba)

а — ветвь с серёжками; *б* — тычиночный цветок; *в* — пестичный цветок; *г* — семя с летучкой.

СЕМ. *ИВОВЫЕ (SALICACEAE).* Деревья и кустарники, двудомные. Листья цельные с черешками. Соцветие — серёжка. Цветок с прицветным маленьким листом. Околоцветник сильно редуцирован или его нет. Тычинок 2, либо (чаще всего) 3—5 или больше (до 9). Завязь верхняя, одногнёздная, из двух плодолистиков, столбик короткий, рылец 2, семяпочки многочисленные, обратные. Плод — коробочка. Семена с летучками из белых волосков. Три рода.

Ива (Salix). Крупный, полиморфный, трудный для определения род; в СССР 167 видов. Листья с двумя прилистниками. Цветёт обыкновенно до распускания листьев или одновременно. Прицветные листья обыкновенно опушённые, иногда густоволосистые. В основании цветков нектарники. Опыляется насекомыми.

Ивы очень распространены в Советском Союзе. Растут в разнообразных экологических условиях, часто — по берегам рек, прудов, канав и т. п. Световое растение. Использование очень разностороннее. Ветви являются превосходным материалом для плетения, для подвязки винограда. Одно из лучших дубильных растений; из прутьев плетут упаковочные, дорожные, бельевые корзины, верши для ловли рыб, корзины для бутылей с кислотами, спиртом, скипидаром. Кроме того, из прутьев готовят мебель, затем так называемую «гутву» — подсобный материал для сплава леса по рекам. Корзиноплетение из ивы составляет важный промысел. Как сырьё для бумаги, ива является одним из лучших. Во многих районах иву специально культивируют на прут. Тонкие прутья некоторых видов заменяют проволоку для обматывания фуражных пачек сена. Некоторые виды служат для укрепления песков. Рекомендованы для полезащитных лесонасаждений.

Наиболее распространённые виды:

а) Ветла, ива белая (S. alba). Очень крупное дерево, до 30 *м* высоты и 1 *м* в диаметре. Растёт почти по всему СССР. — б) Ракита, верба, ива ломкая (S. fragilis). Дерево до 15—20 *м* высоты. В европейской части СССР. — в) Корзиночная ива (S. viminalis). Кустарник до 2—4 *м* высоты. В европейской части СССР, на Кавказе, в Сибири. — г) Козья ива (S. caprea). Даёт тонкий, прочный прут.

Тополь (Populus). Высокие деревья, растущие в северном полушарии. Отличаются быстрым ростом. Прилистники узкие, скоро опадающие. Околоцветник ложный, образованный сросшимся цветоложем. Прицветники зубчатые или надрезанные. Серёжки развиваются до распускания листьев. Тычинок 8 и более, свободные. Коробочка одногнёздная, многосемянная. Около 35 видов, из них в СССР 25 видов. Световые растения. Опыляются ветром. Древесина без ядра, мягкая, белая. Декоративные, влаголюбивые (в большинстве) растения. Из древесины готовят ящики, бочки, спички. У многих видов почки душистые, дают ценные эфирные масла. Рекомендован для полезащитных лесонасаждений.

а) Осина (P. tremula). Крупное дерево, до 30 *м* высоты. Листья на длинных черешках. Растёт в лесах по всему СССР. — б) Тополь серебристый, белый (P. alba). Высокое прямое дерево. Растёт в приречных местах, обыкновенно рощами. Широко возделывается по всему СССР. — в) Осокорь, чёрный тополь (P. nigra). Крупное, раскидистое дерево, до 40 *м* высоты. Растёт в поймах, плавнях, на берегах прудов, озёр, каналов. По всему СССР, кроме Дальнего Востока и севера. — г) Тополь пирамидальный (P. pyramidalis). Высокое пирамидальное дерево, даёт хорошую защиту от ветров, распространён в культуре.

КЛАСС *ОДНОДОЛЬНЫЕ (MONOCOTYLEDONEAE)*

По вопросу о происхождении однодольных, так же как и в отношении двудольных, имеются разнообразные мнения. Большинство современных ботаников признает, что однодольные произошли от двудольных на ранней стадии развития последних и в дальнейшем составили отдельный эволюционный ряд. Одни авторы производят их от травянистого типа раналиевых (Ranales), другие являются сторонниками независимого происхождения и параллельного развития двудольных и однодольных, основываясь, между прочим, на их одинаковом геологическом возрасте.

Советский ботаник Гроссгейм считает покрытосеменные единым классом, без разделения его на двудольные и однодольные. Против последнего имеется много доводов, но одним из наиболее убедительных служит то, что листовые пластинки однодольных являются псевдопластинками вследствие инвагинации тканей, принадлежащих черешку или влагалищу. Предполагают происхождение листа однодольных из филлодия двудольных, т. е. лист однодольного есть уплощенный черешок двудольного с последующим разрастанием, разделением пучков, инвагинацией и пр.

Такие факты, как непрививаемость и нескрещиваемость однодольных на двудольные, наличие атактостелы, положение клеток тетрады, тип эндосперма, наличие своей меристемы для чехлика корня и мн. др., позволяют считать однодольные отдельным классом.

По мнению некоторых, происхождение однодольных было дифилетичным. Кузнецов полагал, что одна ветвь однодольных произошла от монохламидных, а другая — от многоплодниковых. Козо-Полянский считал дифилетическое происхождение однодольных возможным, но не обязательным.

В отношении опыления однодольные очень резко разошлись по трём направлениям: а) насекомоопыление, заметное еще у лилейных, в дальнейшем, вследствие редукции элементов андроцея, превращения правильных цветков в неправильные, становится отчётливым (в семействе ирисовых) и находит своё высшее выражение в семействе орхидных; б) ветроопыление, возникшее вследствие проникновения однодольных в степи и повлекшее за собой редукцию околоцветника, нектарников, частей андроцея, что имеет свое высшее выражение в семействе злаков; в) самоопыление, развившееся у большинства водных однодольных. Распространён также апомиксис.

Древовидный тип у однодольных растений удерживает примитивный характер — незначительное ветвление у юкк, драцен, фуркроидных, и отсутствие ветвления у пальм, бананов и пр. Голосеменные цикадовые и древовидные папоротники имеют подобный древесный тип. Есть мнение о вторичном происхождении древесного типа однодольных.

Большинство однодольных в цветках имеет верхнюю завязь. Ось цветка у этих порядков конусовидная, несколько выпуклая или плоская. Гинецей лишь у единичных семейств апокарпный, преобладает же ценокарпный. Нижняя завязь — у высших насекомоопыляемых семейств.

Наиболее примитивными современными однодольными являются частухоцветные (Alismatales), водные растения, происшедшие от водных же двудольных, вероятнее всего — от семейства нимфейных (Nymphaeaceae). Некоторые нимфейные имеют однодольный зародыш. Цветок частухоцветных очень близок к цветку раналий (Ranales). Однодольные по филогенетическим признакам цветка дали три ступени развития: а) с двойным околоцветником; б) с простым венчиковидным околоцветником; в) с редуцированным, невзрачным околоцветником.

Что касается практического значения однодольных и общей характеристики их строения, — они приведены были выше, сопоставительно с двудольными.

СТВОЛ 9-й

Порядок **Частухоцветные (Alismatales)**

Этот порядок представлен наиболее примитивными семействами однодольных, приспособившимися к водным условиям существования. Цветок по своему строению близок к раналиям, отличаясь от него числом членов. Тычинок много или одна. Плодолистиков несколько или один, апокарпных; околоцветник двойной, из трёх листочков, или отсутствует.

Рис. 424. Частуха (Alisma plantago-aquatica).

СЕМ. *ЧАСТУХОВЫЕ (ALISMATACEAE).* Многолетние прибрежные болотные или водные растения. Околоцветник двурядный, из трёх наружных и трёх внутренних листочков. Цветки правильные, обоеполые или однополые. Тычинок и плодолистиков от шести и больше. Плод — многосемянка. Листья прикорневые, с жилкованием почти сетчатым.

Стрелолист (Sagittaria). Листья на поверхности воды крупные, стреловидные (копьевидные), на длинных черешках. Подводные листья лентовидные. Поздним летом образует отпрыски, и на них клубни, которые погружаются в ил и там зимуют. Цветки однополые. Тычинок и плодолистиков много, расположены по спирали.

С. обыкновенный (S. sagittifolia). Корневищевое. Растёт на берегах медленно текущих рек, в прудах, затонах, по всему СССР. Клубни съедобны в печёном виде.

Частуха (Alisma). Водные и болотные растения. Листья эллиптические или яйцевидные. Цветки обоеполые.

Частуха-подорожник (A. plantago-aquatica). Ядовитое растение. Растёт по всему СССР.

СЕМ. *СУСАКОВЫЕ (BUTOMACEAE).* Многолетние болотные и водные растения северного полушария. Листья линейные, стебель в виде стрелки. Околоцветник двойной. Тычинок много или 9. Плодолистиков 6, у основания сросшихся. Семяпочек много. У этого семейства Джори (индусский ботаник) обнаружил проваливание пыльцы в пыльцевход прямо на семяпочку (как у вымерших кейтониевых).

Сусак зонтичный (Butomus umbellatus). Корневищевое растение, растёт на болотах. Из корневищ — хорошая мука.

СЕМ. *ВОДОКРАСОВЫЕ (HYDROCHARITACEAE).* Цветки правильные, однополые (двудомные). Завязь нижняя. Растения, погружённые в воду. Сюда относятся элодея (Helodea), валлиснерия (Vallisneria), телорез (Stratiotes) и др.

СЕМ. *СИТНИКОВИДНЫЕ (JUNCAGINACEAE).* Болотные травянистые растения, однолетние и многолетние, с линейными листьями, в основании влагалищными. Цветки правильные, обоеполые. Околоцветник из трёх наружных и трёх внутренних листочков. Тычинок 6, плодолистиков 6 или 8, сросшихся или свободных, в каждом по одной семяпочке. Соцветие верхушечное, колосовидное или метельчатое.

Триостренник (Triglochin). Пыльники сидячие, плоды односемянные. Два вида, растут по всему СССР.

СЕМ. *РДЕСТОВЫЕ (POTAMOGETONACEAE).* Плавающие листья сильно отличаются от подводных. Особенность рдестовых — наличие прилистников.

Рдест (Potamogeton). Цветки двуполые, без околоцветника. В СССР известно 39 видов, все обитатели речных, озёрных и прудовых вод. Заросли рдестов служат местом метания икры рыб и развития мальков, так как личинки многих насекомых (например, комаров, которыми они питаются) гнездятся на рдестах. Вместе с тем они вредны, вызывая зарастание русел и т. п.

Порядок **Лилиецветные (Liliiflorae)**

Обширный порядок. Растения по преимуществу травянистые, часто луковичные или крупнокорневищевые, почти все многолетние, сухопутные, редко — водные. Цветки в соцветиях или одиночные, трёхчленного типа, обоеполые, редко однополые. Околоцветник чаще правильный, венчиковидный, иногда двурядный. Тычинок 6, иногда меньше. Пестик из трёх плодолистиков. Завязь верхняя, 3-гнёздная. Плод — коробочка или ягода. Семена с эндоспермом.

СЕМ. *ЛИЛЕЙНЫЕ (LILIACEAE).* Крупное семейство, имеющее своих представителей на всех континентах; насчитывает много эндемических видов и даже целых родов. Богато красивоцветущими растениями, полезными пищевыми и техническими. Многолетние (по преимуществу) травянистые и древовидные растения, очень часто с луковицами или с корневищами. Околоцветник венчиковидный, листочки расположены в два круга, свободные или сросшиеся. Тычинок 6. Завязь верхняя, 3-гнёздная, состоит из трёх плодолистиков. Плод — коробочка или ягода. В СССР 44 рода и 638 видов. У многих лилейных имеет место энтомофилия.

Луковичные лилейные в СССР распространены преимущественно в степных и полупустынных (а также в горных) зонах. Лилейные в СССР имеют только 6 подсемейств.

Подсем. *зимовниковые (Melantholdeae).* Пестик с 3 (4) свободными столбиками. Зрелая коробочка вскрывается по перегородкам, но не по створкам.

Чемерица (Veratrum). Многолетники, с толстыми корневищами. Листья широкоовальные, стеблеобъемлющие. Соцветие — длинная кисть. В СССР 7 видов.

а) Ч. черная (V. nigrum). — б) Ч. лобелиевая (V. lobelianum); растения, содержащие (особенно в корневищах) ядовитые алкалоиды (протовератрин и др.); растут в лесной и лесостепной зонах. V. lobelianum в горах растение субальпийской зоны (Кавказ).

Безвременник (Colchicum). Многолетние клубнелуковичные растения. Клубнелуковица покрыта влагалищем из старых листьев. Расцветают ранней весной или осенью; листья появляются после цветения или одновременно с цветками. Цветки одиночные, крупные, обоеполые, листочки околоцветника внизу спайные, на верхушке раздельные, окрашенные. Тычинок 6; 3 из них более длинные. Плод — коробочка. Ядовитые растения, засоряющие пастбища. Содержат алкалоид колхицин, применяемый для искусственного получения полиплоидов.

а) Б. осенний (C. autumnale). Трубка околоцветника длинная, погружённая в почву. Цветёт осенью. Растёт в Западной Украине. — б) Б. великолепный (C. speciosum). Околоцветник лилово-розовый. Цветёт в сентябре. На горных лугах Грузии. — в) C. umbrosum — в Абхазии, Аджарии. — г) Б. ленкоранский (C. lencoranicum). На лугах Талыша. — д) Б. Регеля (C. Regelii). На горных лугах Средней Азии.

Подсем. *асфоделевые (Asphodeloideae).* Травянистые и деревянистые многолетники. Коробочка в зрелом состоянии вскрывается по створкам.

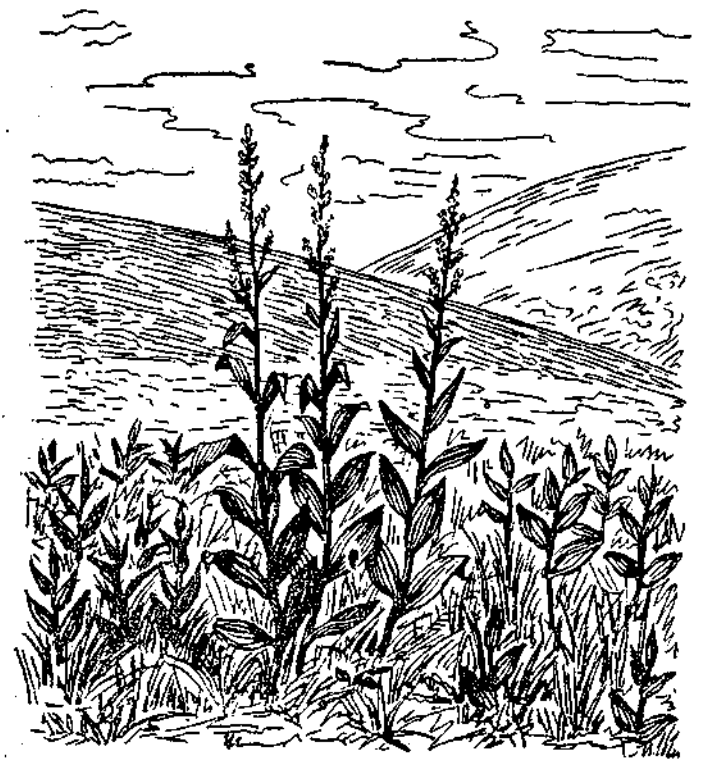


Рис. 425. Чемерица белая (Veratrum lobelianum).

Эремурус (Eremurus). Корневище лапчатое. Листья широколинейные, собранные в прикорневую розетку. Стрелки высокие (до 3 *м*). Соцветие—прямая кисть. Листочки околоцветника спайные только в основании. Плод — коробочка. Красивые декоративные растения. В СССР 23 вида, главным образом в горах Средней Азии.

Гемерокаллис, лилейник (Hemerocallis). Листья прикорневые, длинные. Околоцветник крупный, к середине шестираздельный.

Новозеландский лён (Phormium tenax). Листья мечевидные, прикорневые. Стрелка толстая, пурпурного цвета, 1,5—4,5 *м* высоты. Соцветие многоцветковое. Цветки красные, душистые; несмотря на обилие нектара, самоопыление преобладает. Плод — коробочка. Родина—Новая Зеландия. Возделывается в Батумском районе и Колхидской низменности Западной Грузии. Листья отличаются сильным развитием склеренхимы. Выход волокна достигает 22%. Дает отличный сноповязальный шпагат.

Подсем. *луковые (Allioideae).* Многолетние, травянистые, луковичные растения. Соцветие зонтиковидное, окружённое обвёрткой из двух кроющих перепончатых листьев.

Гусиный лук (Gagea). Маленькие луковичные растения. Околоцветник жёлтый. Повсеместно в СССР G. lutea.

Лук (Allium). Большой род. Листья сочные, мясистые, трубчатые или плоские, ремневидные. Соцветие — ложный зонтик, по существу цимозное, на стрелке до распускания заключённое в бесцветный чехол из сросшихся кроющих листьев. Околоцветник из шести свободных или частично сросшихся листочков. Тычинок 6. Завязь 1—3-гнёздная. Нектарники в стенке завязи между плодолистиками. Плод — коробочка. Нередко вместо цветка возникает луковичка, дающая тотчас же стрелку, на которой вновь образуются луковички (явление вивипарии).

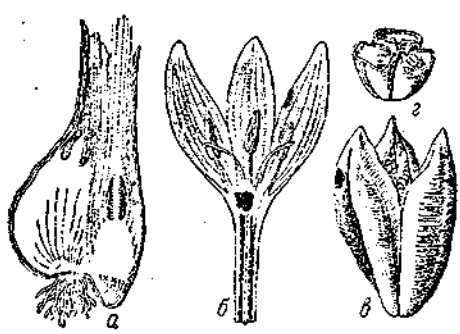


Рис. 426. Безвременник осенний (Colchicum autumnale)

а — луковица в разрезе; *б* — цветок в разрезе; *в* — вскрывающаяся коробочка; *г* — она же, в поперечном разрезе.

Лук — одно из важных овощных растений. Богат антибиотиками. Родина луков — восточная, средняя и передняя Азия. Помимо известных всем репчатого лука, лука-порея и чеснока, существует ещё ряд диких местных луков, широко используемых населением Тянь-Шаня, Алтая и других областей. В СССР установлено 228 видов лука из общего числа в 320 видов.

Некоторые виды:

а) Черемша (Allium victoriale). Соцветие перед распусканием поникло. Растёт на верхней Волге, Кавказе, в Сибири, на Дальнем Востоке. В квашеном виде широко используется. Противоцынготное. — б) Лук-резанец (A. schoenoprasum). По всему СССР. Листья используются в сыром виде, а всё растение — в квашеном. — в) Лук-татарка (A. fistulosum). Луковицы узкие, длинные. Возделывается в Сибири и на Дальнем Востоке. — г) Лук репчатый (A. cepa). Обыкновенный наш культурный овощной лук. — д) Чеснок (A. sativum). Луковица сборная, издает резкий чесночный запах. Наиболее богат антибиотиками. — е) Л. круглый (A. rotundum). Вредное сорное растение черноземной полосы и юга СССР. Луковица окружена луковичками. Сильно развивается на чёрных парах, в посевах ржи.

Подсем. ***Лилиевые (Lilioideae).*** Многолетние травянистые луковичные растения. Цветки собраны в кисть или одиночные, крупные. Околоцветник окрашенный. Плод — коробочка, открывается трещинами по створкам.

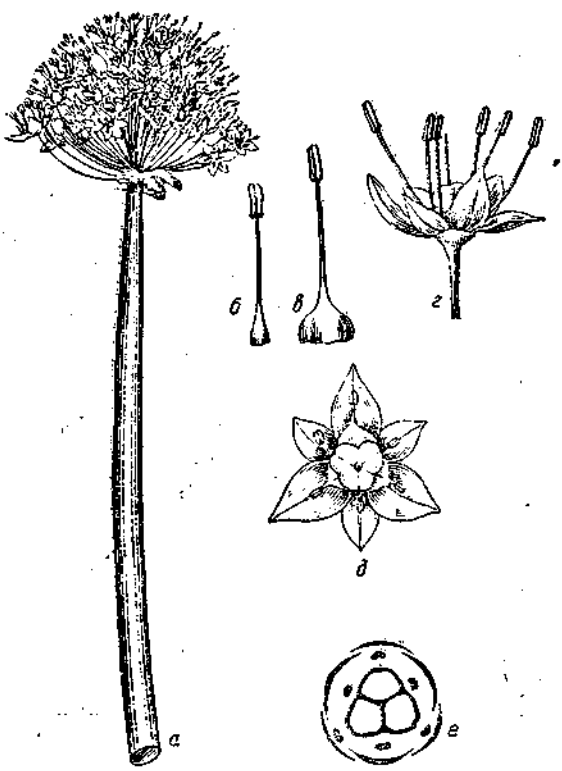


Рис. 427. Лук репчатый (Allium cepa)

а — стрелка с соцветием; *б*, *в* — внутренние и наружные тычинки; *г* — общий вид цветка; *д* — цветок сверху; *е* — диаграмма цветка.

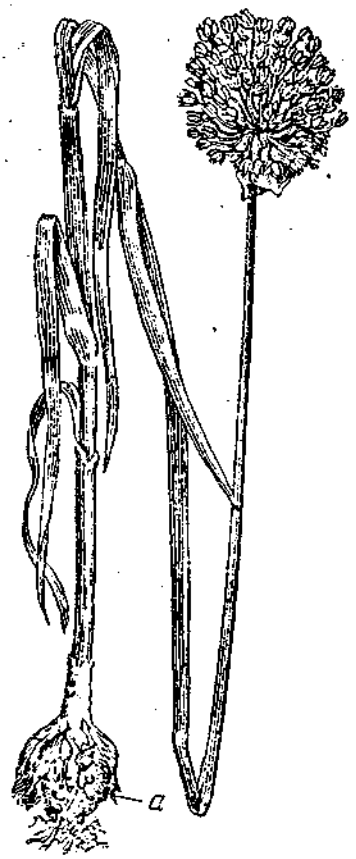


Рис. 428. Лук круглый (A. rotundum)

а — отделяющиеся луковички, окружающие луковицу и засоряющие почву.

Лилия (Lilium). Луковицы с черепичатыми чешуями. Соцветие — кисть или метёлка, или же цветки одиночные, крупные. Околоцветник окрашенный или белый. Тычинок 6. Рыльце мясистое, трёхраздельное. В СССР 15 видов.

а) Л. мартагон (L. Marthagon). Растёт в Европе, Сибири, на Дальнем Востоке и в западном Закавказье; луковицы употребляются в пищу в варёном виде. — б) Л. однобратственная (L. monadelphum). Цветки светложёлтые, душистые. Растёт на Кавказе. — в) Л. Шовица (L. Shovitsianum). Растёт в горах западного и южного Закавказья. В Грузии употребляется в пищу в варёном и заправленном виде и используется в горных районах.

Тюльпан (Tulipa). Стебли облиственные. Листья обычно широкоовальные. Цветки одиночные или по 2—3. Листочки околоцветника свободные, окрашенные, расположенные в 2 круга (по 3). Рыльце сидячее, 3-лопастное; завязь со многими семяпочками. Плод — коробочка. В СССР 63 вида, распространённые в европейской части СССР, но особенно в Средней Азии, на Кавказе, в Крыму.

а) Т. Бибершт е йна (T. Biebersteiniana). Цветок жёлтый. Тычиночные нити очень длинные. В степи и лесостепи европейской части СССР. — б) Т. Ш р е н к а (T. Schrenkii). Растение высокое, цветок крупный, чаще красный. В степях европейской части СССР.

Пролеска (Scilla). Маленькие растения с несколькими прикорневыми листьями. Стрелки короткие. Цветки собраны в кисть или, реже, одиночные, окрашенные. В СССР 17 видов (S. sibirica, S. bucharica, S. bifolia, S. autumnalis и др.). Ранневесенние ландшафтные или осенние растения.

Птицемлечник (Ornithogallum). Соцветие — кисть, цветки на длинных цветоножках. Пыльники прикреплены серединой спинки.

Гадючий лук (Muscari). Околоцветник маленький, бочёнковидный, сростнолистный, лиловый или голубой. В СССР 18 видов, большая часть которых растёт на Кавказе.

Подсем. ***драконниковые (Dracaenoideae).*** Деревянистые растения, все с корневищами. В СССР возделываются преимущественно во влажных субтропиках. Волокнистые и декоративные растения.

Рис. 429. Спаржа (Asparagus officinalis).

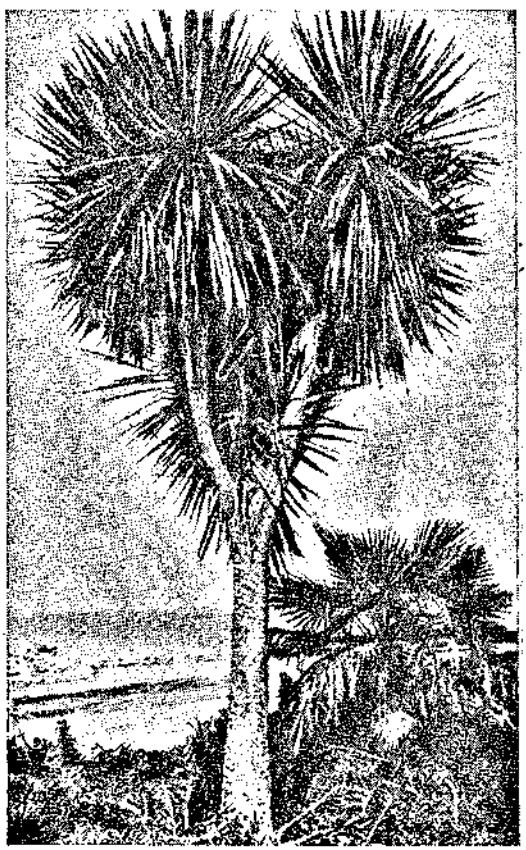


Рис. 430. Драцена в Батуми (Cordyline australis).

Драцена южная (Cordyline australis). Дерево; в зрелом возрасте ветвится, давая не более 2—3 разветвлений. Листья располагаются пучком на верхушках ветвей, наружные — поникающие, внутренние — торчащие вверх. Кисть крупная, многоцветковая. Плод — 3-гнёздная коробочка. Механические ткани листьев используются в качестве грубого волокна и фибры для приготовления щёток, идущих для чистки машин, мойки чанов, очистки сит и пр. Возделывается от Сочи до Батуми. Родина — Новая Зеландия.

Юкка (Yucca). Древовидные растения с укороченным стволом. Листья пучками на верхушках ветвей. Кисти очень крупные, цветки висячие. Опыляются на родине молью Pronuba; один из наиболее поразительных примеров взаимозависимости между растением и насекомым. Листья используются в текстильной промышленности и для изготовления щёток. Виды: Y. gloriosa, Y. filamentosa и другие дают хорошее волокно. Возделываются в Грузии, Азербайджане и Крыму как декоративные растения.

Подсем. ***спаржевые (Asparagoideae).*** Многолетние травянистые растения с хорошо развитыми корневищами. Соцветие — кисть, или же цветки одиночные, пазушные или верхушечные, небольшие. Околоцветник сростнолистный. Плод — ягода.

Спаржа (Asparagus). Многолетники. Листья чешуевидные, мелкие. В пазухах их образуются пучки зелёных игловидных ассимилирующих кладодиев. Цветки по 2 или больше в пазухах чешуевидных листьев, двудомные или однодомные. Околоцветник из шести свободных мелких листочков. Плод — 3-гнёздная ягода.

С. обыкновенная (A. officinalis). Двудомное многолетнее растение. Ягода красная. В диком виде в средней и южной полосах европейской части СССР, в Западной Сибири, на Кавказе. В культуре — особая разновидность, var. altilis, ценное овощное растение.

Иглица (Ruscus). Двудомные вечнозелёные полукустарники с резко выраженными филлокладиями, обычно колючими. Дико на южном берегу Крыма.

Купена (Polygonatum). В лесной, лесостепной и степной зонах.

Ландыш (Convallaria).

а) Л. майский (C. majalis). Многолетник. Корневище ползучее. Листья широкоовальные. Кисть однобочная, короткая. Околоцветник бочонковидный. Плод — ягода. Растёт в тенистых лиственных лесах в европейской части СССР. Введен в культуру. В Закавказье, на Дальнем Востоке — по одному виду. б) Л. закавказский (C. transcaucasica).

Вороний глаз (Paris). Невысокие многолетники.

Наиболее известен вид P. quadrifolia, с одной мутовкой листьев (4 листа) и одиночным конечным обоеполым цветком. Околоцветник из восьми листочков в два круга: 4 наружных зеленоватых и 4 внутренних желтоватых. Тычинок 8, в два круга. Столбиков 4—5. Плод — ягода. По всему СССР, кроме Средней Азии. В лесах. Ядовит.

Подсем. *смилаксовые (Smilacoideae).* Кустарники с корневищами и лазающими стеблями. Листья черешковые, сетчатонервные. Цветки обычно двудомные. Околоцветник из шести свободных листочков. Плод—ягода. В СССР 1 род и 2 вида.

Сассапариль. Экали высокая (Smilax excelsa). Стебли густо усажены острыми шипами. Широко распространён в лесах Грузии (особенно западной), где обвивает деревья, вплетается в кроны и создает порой непролазные заросли.

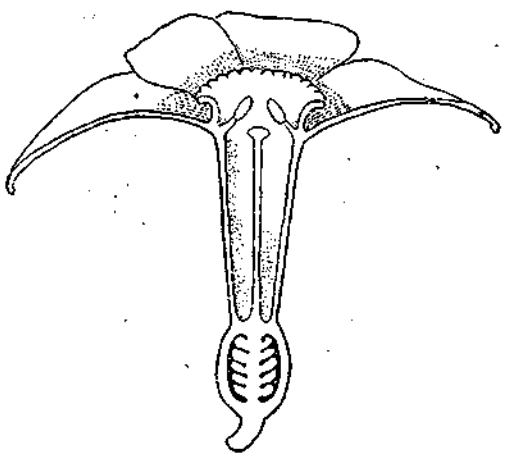


Рис. 431. Цветок нарцисса в разрезе.

СЕМ. *АМАРИЛЛИСОВЫЕ (AMARYLLIDACEAE).* Травянистые, часто луковичные, растения. Цветок с шестью тычинками. Завязь нижняя, образована частью цветоложа, облекающей околоцветник и андроцей. В СССР 7 родов и 23 вида. В культуре представители этого семейства находят распространение в цветоводстве, грунтовом и комнатном, и как текстильные растения.

Подснежник (Galanthus). Маленькие луковичные растения с двумя листьями; стрелка короткая; цветки одиночные, поникающие. Ранние весенние растения, растущие в лесах и высоко в горах.

Нарцисс (Narcissus). Травянистые луковичные растения. Листья прикорневые, линейные. Стрелки с одиночными цветками. Околоцветник в нижней части спайнолистный, с длинной трубкой и крупным звездчатым отгибом из шести овальных листочков. В центре околоцветника возвышается коронка (чашеобразный привенчик).

Агава (Agave). Мощные суккулентные многолетние растения, листья мясистые, 80—170 *см* длины и 10—15 *см* ширины, по краям с редкими шипами, на верхушке суженные и заканчивающиеся деревянистым бурым шипом. Цветёт один раз, выбрасывая огромную стрелку в несколько метров высоты (до 8 *м*) с очень крупной многоцветковой метёлкой. После отцветания в пазухах цветоножек образуются «луковички», опадающие на почву и укореняющиеся. Растения относительно монокарпические, так как после цветения все надземные части отмирают и от корневищ выходят через некоторое время новые побеги. Обширный род со многими видами. Произрастает в Мексике. В СССР агавы (кроме сизала и хенекена) культивируются во влажных субтропиках как декоративные растения.

СЕМ. *ДИОСКОРЕЙНЫЕ (DIOSCOREACEAE).* Многолетние лианы, нередко образующие корневые или корневищевые крахмалистые клубни. Стебли вьющиеся. Пучки открытые. Листья мутовчатые или очередные с сетчатым жилкованием. Околоцветник 6-листный, раздельный. Завязь нижняя, 3-гнёздная. Плод — коробочка или ягода. В СССР 2 рода и 3 вида.

Диоскорея, ямс (Dioscorea). Обширный род, многие виды которого используются в культуре — в тропиках и субтропиках (D. sativa и др.). В СССР один дикорастущий вид на Дальнем Востоке (D. polystachya), другой — в Грузии (D. caucasica).

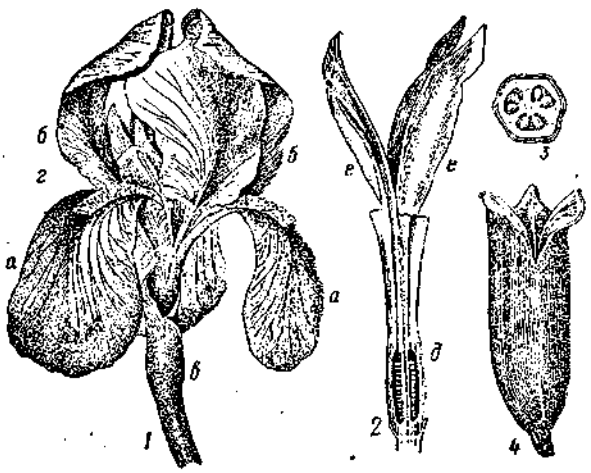


Рис. 432. Ирис (Iris)

1 — общий вид цветка (*а* — внешние, *б* — внутренние листки околоцветника; *в* — завязь; *г* — рыльце); *2* — пестик в разрезе (*д* — нижняя завязь с семяпочками; *е* — лопасти рыльца); *3* — поперечный разрез завязи; *4* — зрелая коробочка.

СЕМ. ***КАСАТИКОВЫЕ (IRIDACEAE).*** Многолетние, сухопутные или болотные, травянистые растения с ползучим корневищем или клубнелуковицей. Листья мечевидные, торчащие вверх, реже — дугообразно склоняющиеся. Цветки верхушечные, одиночные, или соцветие из нескольких цветков. Цветки обоеполые, правильные или неправильные, часто очень крупные. Околоцветник актиноморфный, реже зигоморфный, венчиковидный, 6-раздельный, суженный в трубку; наружные листочки часто отличаются от внутренних. Тычинок 3. Завязь 3-гнёздная, нижняя. Столбик наверху 3-раздельный, часто с лепестковидными лопастями или с ветвящимся рыльцем. Плод — коробочка. В СССР 125 видов.

Большинство видов семейства относится к красивоцветущим растениям. Некоторые виды — технические растения.

Шафран (Crocus). Растения с клубнелуковицей. Зелёные листья выходят пучком из бесцветных или желтоватых влагалищ. Одиночные или парные крупные цветки выходят тоже из плёнчатых бесцветных влагалищ. Цветки обоеполые, околоцветник воронковидный, постепенно переходящий в трубку, с шестью одинаковыми долями, жёлтый или сине-голубой. В СССР 19 видов.

а) Ш. культурный (C. sativus). Цветок синеватый, закрывающийся на ночь, рыльце красное. Возделывается из-за рылец, содержащих ценную краску (кроцин). Субтропическое растение, в культуре на Апшеронском полуострове. В пищевкусовой промышленности играет важную роль. — б) Ш. красивый (C. speciosus). Околоцветник ярколиловый, в зеве бледный. Цветёт осенью. Кавказ.

Ирис, касатик (Iris). Крупный род. Цветки крупные, окрашенные. Околоцветник правильный (с трубкой); три наружные доли отогнуты горизонтально или вниз, несколько отличаются от трёх внутренних, прямостоячих, отогнутых внутрь. Рыльца длинные, мясистые, лепестковидные (3), лежащие на наружных долях околоцветника. Завязь 3-гнёздная. Тычинки прикреплены у основания наружных долей околоцветника. Плод — 3-гранная коробочка. Виды ириса растут в субтропических и умеренных широтах северного полушария. В СССР 67 видов — на Кавказе, в Средней Азии, Сибири, на Дальнем Востоке и в европейской части СССР.

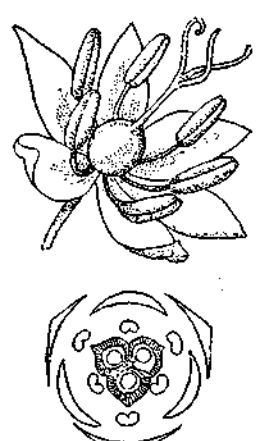


Рис. 433. Цветок и диаграмма цветка ожики (Luzula).

Шпажник, гладиолус (Gladiolus). Клубнелуковичные растения. Околоцветник зигоморфный, с изогнутой трубкой и с неодинаковыми долями, яркоокрашенный. В СССР 9 видов. Красиво цветущие растения. В СССР дикие виды: G. segetus (восточное Закавказье) и др. Листья весьма богаты витамином С.

СЕМ. ***СИТНИКОВЫЕ (JUNCACEAE).*** Многолетние и однолетние травянистые растения, произрастающие по всему земному шару. Листья плоские,

линейные или шиловидные. Соцветие метельчатое или кистевидное. Цветок правильный, околоцветник чашечковидный, из шести плёнчатых лепестков, в два круга. Тычинок 6, пестик из трёх плодолистиков. Завязь верхняя, 3—1-гнёздная. Плод — коробочка. В СССР 2 рода и 90 видов. Роды: ситник (Juncus) — однолетники и многолетники, и ожика (Luzula) — только многолетники.

С. сплюснутый (J. compressus). Многолетник. Растёт на поёмных лугах. Весной годится на корм — С. нитевидный (J. filiformis). Многолетник. На низинных заболачиваемых лугах. — С. шиловидный (J. subulatus). В Туркменской ССР, считается кормовым.

Ожика мелкоцветная (L. parviflora) и другие виды.

Порядок Орхидноцветные (Orchidales)

Этот порядок однодольных состоит из одного семейства орхидных (Orchidaceae), которое является по количеству видов столь же многочисленным (и даже превышающим), как и семейство сложноцветных среди двудольных растений. Порядок распространён на всех континентах земного шара, но особенно в тропическом поясе; он состоит из травянистых многолетников, очень часто эпифитных, живущих на ветвях тропических деревьев, где в трещинах корки скопляются пыль и органические вещества. Цветки являются в высшей степени приспособленными для опыления насекомыми. Цветки неправильные, обоеполые. Околоцветник венчиковидный. Андроцей значительно редуцирован — имеются два стаминодия и одна нормальная тычинка, сросшаяся со столбиком в колонку, либо 1 стаминодий и 2 тычинки. Плодолистиков 3. Завязь одногнёздная, нижняя. Плод — коробочка. Семена очень мелкие, весьма многочисленные.

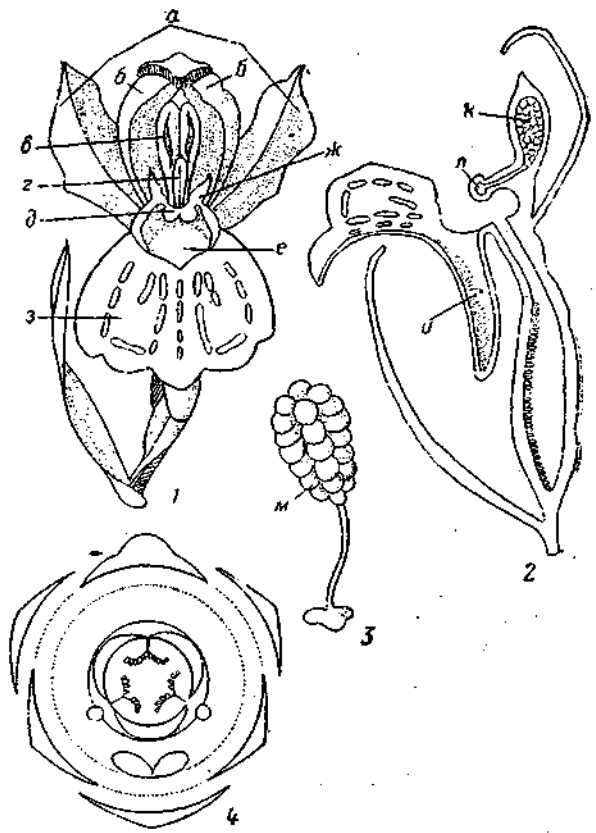


Рис. 434. Строение цветка ятрышника (сем. орхидейных) (схема)

1 — общий вид цветка спереди (*а* — наружные листки околоцветника; *б* — внутренние листки; *в* — пыльники; *г* — клювик; *д* — мешочек; *е* — вход в нектарный шпорец; *жс* — рыльце; *з* — губа); 2 — продольный разрез цветка (*и* — шпорец; *к* — поллиний; *л* — клювик); 3 — поллиний в увеличенном виде (*м* — пыльца); 4 — диаграмма цветка. Насекомое садится на губу околоцветника, вводит хоботок в шпорец, толкая клювик; поллиний при этом прикленвается к головке насекомого и переносится последним на другой цветок.

СЕМ. *ОРХИДНЫЕ (ORCHIDACEAE).* Многолетние травянистые растения с корневищами; в тропиках — часто эпифитные. Особенность орхидных в том, что один из листочков околоцветника (задний) превращён в губу, заключающую нектарник. При этом на губе ещё нередко образуется шпорец, иногда очень длинный, и тогда нектар выделяется на дне шпорца, а не в самой губе. Нередуцированная тычинка, срастаясь со столбиком, образует гиностемий или колонку. Пыльник двухгнёздный, в каждом гнезде вся пыльца

слипается в комочек, называемый п о л л и н и е м. Рыльце завязи находится под пыльником. Плод — коробочка, с весьма многочисленными мелкими семенами. Эндосперма нет. Зародыш семени недифференцирован.

Самое крупное семейство в растительном мире, имеющее свыше 20 000 видов. В СССР 42 рода и 121 вид, все с корневищами; эпифитов нет. Орхидные — исключительно ценный материал для оранжерейной культуры. Наиболее известные у нас роды: б а ш м а ч о к (Cypripedium), я т р ы ш н и к (Orchis) и др.

Порядок **Осокоцветные (Cyperales)**

Многолетние, редко однолетние, травянистые растения. Стебли без узлов, обыкновенно трёхгранные, иногда цилиндрические. Листья узкие, отходят на три стороны; линейные влагалища обыкновенно замкнутые, превращённые в трубку; пластинки жёсткие, с остроpежущими краями. Соцветия разнохарактерные — колосовидное, головчатое, метельчатое и др. Колосок образуется в пазухе сухой чешуи. Цветки обоеполые или однополые, редко двудомные. Околоцветник отсутствует или заменён волосками и щетинками. У некоторых родов пестик окружается кроющей чешуйкой, образующей мешочек. Тычинок 3 или 2. Пестик с верхней одногнёздной завязью, одной семяпочкой (чем отличается от предыдущих), столбиком и 2—3 нитевидными рыльцами. Плод — 3-гранная или круглая семянка (или орешек). Зародыш в семени окружён эндоспермом.

Рис. 435. Сыть круглая (Cyperus rotundus)
а — соцветие; *б* — цветок.

С Е М. ***ОСОКОВЫЕ (CYPERACEAE).*** Обширное семейство, насчитывающее около 3 500 видов. В СССР 23 рода и около 400 видов, обитающих на болотах, влажных лугах, реже — на сухих местах.

Это семейство резко отличается от злаков морфологически и экологически. Использование в народном хозяйстве незначительное; несмотря на полиморфизм, оно почти совершенно не дало человечеству материала для введения в культуру — пожалуй, одну только чуфу (земляной миндаль). В древней истории большую роль играл папирус, из которого делали бумагу. Осоки имеют некоторое кормовое значение; в этом отношении некоторые виды на севере и в пустынях Туркмении являются ценными.

Сыть (Cyperus). Однолетники и многолетники. Соцветие конечное. Колосков много, многоцветковых. Цветки обоеполые. В СССР 14 видов.

а) С. к р у г л а я (C. rotundus). Многолетник. Клубни, лежащие неглубоко, служат для вегетативного размножения, глубинные же являются питающими. Сорное растение орошаемых культур в Средней Азии и Закавказье. — б) С. с ъ е д о б н а я, з е м л я н о й

миндаль, чуфа (C. esculentus). Многолетник. На боковых подземных побегах образует клубеньки. Сухой клубень сладковатого вкуса, содержит в среднем 19—22% жира, 2,9% белков, 30% крахмала и сахара. Используется для получения хорошего, легко застывающего масла.

Пушица (Eriophorum). Многолетние корневищевые травы, растущие на торфяных болотах и образующие дерновинные подушки (кочки). Соцветие — верхушечный колос, иногда одиночный, снабжён волосками из видоизменённого околоцветника, благодаря которым во время созревания заросли пушицы покрыты белым пухом. В СССР 12 видов. Отдельные виды имеют существенное значение в процессе образования торфа. Волоски пушицы, а также переработанный пушицевый торф используются в промышленности. Кормовая ценность молодых растений пушицы посредственная; однако на севере, особенно в тундре, пушица поедается животными.

Камыш (Scirpus). Многолетники и однолетники. Листья плоские. Соцветие ветвистое. Колоски многоцветковые. В СССР 19 видов, растут в сырых лесах, на влажных лугах, болотах и у берегов водоемов.

а) К. морской (S. maritimus), корневищевый многолетник, с клубнями. Растёт по берегам рек и на поемных лугах почти по всему СССР. — б) К. лесной (S. silvaticus). Многолетник, по берегам рек и на заболоченных местах северной части СССР. Хорошее кормовое для северного оленя.

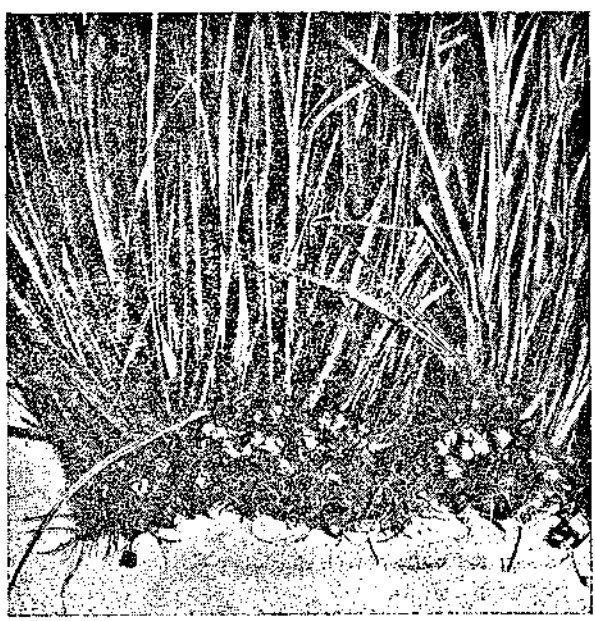


Рис. 436. Чуфа, земляной миндаль (C. esculentus) с клубеньками на подземных побегах.

Рис. 437. Осока (Carex)

1 — отрезок стебля с листом; *2* — поперечный разрез стебля; *3* — тычиночный цветок; *4* — пестичный цветок (завязь в мешочке из прицветной чешуи); *5* — плод. (схема).

Осока (Carex). Многолетники. Колоски многоцветковые. Цветки однополые, иногда двудомные. Завязь окружена мешочком, образованным прицветной чешуей. Очень полиморфный род, заключающий более 1 000 видов, из них в СССР установлено 250 видов. Большинство видов не имеет никакого применения. Некоторые виды, скошенные до цветения, имеют кормовое значение для рогатого скота, особенно в силосованном виде.

а) О. водяная (C. aquatilis). Корневище длинное, стебли до 1 *м* высоты, листья очень длинные, мягкие. В тундре и в лесной зоне. Хорошее кормовое, будучи во время убранным. Пастбищное для оленей. — б) О. стройная (C. gracilis). Стебель и листья грубые. Растёт повсеместно в СССР в местах, избыточно увлажнённых. Если во-время убрано, даёт неплохое сено. — в) О. пустынная, кара-баш (C. stenophylla). Растение низкое, с длинным корневищем, распространённое в полупустынях Средней Азии, где растёт в сообществе с живородящим мятликом (Poa bulbosa v. vivipara). Основное кормовое растение в Туркменской ССР и других среднеазиатских республиках. — г) О. песчаная,

и л а к (C. physodes). Растение низкое, корневищевое. Околоцветник при плодах пузыревидно разрастается. Песчаное растение. Отличное кормовое в Туркменской ССР, лучшая трава для каракулевого овцеводства. — д) О. а л ь п и й с к а я (C. alpina). Растёт в нечерно-

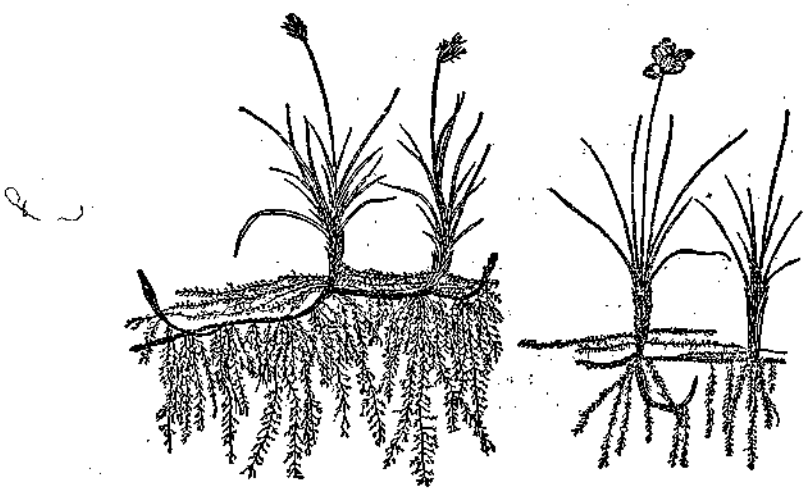


Рис. 438. Осока пустынная (Carex pachystilis) и осока песчаная, илак-илак (C. physodes).

зёмной полосе и в тундре. Олений корм. — е) О. п р я м а я (C. stans). Кормовое растение севера. — ж) О. р а н н я я (C. praecox). Широко распространённое кормовое растение пойм и разнотравной степи. — з) О. т ё м н а я (C. nigra) (C. melanantha). Альпийское ценное пастбищное растение. — и) О. л о с н я щ а я с я (C. nitida) — на юге СССР. Кормовое.

Порядок **Мучнистые (Farinosae)**

Тропические и субтропические травянистые многолетники. Цветки зигоморфные, завязь нижняя.

СЕМ. *БРОМЕЛИЕВЫЕ (BROMELIACEAE).* Многолетние тропические растения, травянистые или лианы, чаще эпифитные. Плод — ягода или коробочка. Более 1 000 видов.

Ананас посевной (Ananas comosus). Травянистый многолетник. Стебель сильно укороченный, листья спирально тесно расположенные. Цветоносный стебель появляется на 2—4-й год, невысокий; соцветие колосовидное, на верхушке его развивается розетка мелких (до отцветания колоса), а потом разрастающихся листьев. Из соцветия образуется крупное, мясистое, широкоовальное соплодие, покрытое чешуйками. Родина — Бразилия.

Порядок **Банансцветные (Scitaminales)**

Тропические и субтропические травянистые многолетники, некоторые с ложным гигантским «стеблем». Цветки зигоморфные, часто обоеполые, завязь нижняя.

СЕМ. *БАНАНОВЫЕ (MUSACEAE).* Высокие долголетние растения, стебель тонкий, но покрыт листовыми влагалищами, которые в совокупности образуют ложный ствол, ежегодно отрастающий от корня. Листья расположены пучком на верхушке. Цветки неправильные; 5 тычинок и 1 стаминодий. Завязь нижняя, 3-гнёздная. Плод — ягода. Семя с перисперм и эндоспермом. Растут в тропиках и в субтропиках.

Банан (Musa). Вечнозелёное древовидное растение. Три вида имеют огромное пищевое значение, один — текстильное. Размножаются вегетативно.

Б. я п о н с к и й (M. Bajoo). Карликовый банан. Отлично растёт под Батуми и даёт плоды, но несъедобные. К этому порядку относятся также семейства имбирные Zingiberaceae) и канновые (Cannaceae). В первом семействе известны пряные растения (имбирь и кардамон), во втором — цветочные канны и съедобная канна, у которой используются на муку крахмалистые корневищевые клубни.

Рис. 439. Бананы в Батуми.

Порядок Злакоцветные (Graminales)

Представители этого порядка резко отличаются от осокоцветных наличием стеблевых узлов, вставочным ростом, листорасположением ($^1/_2$), наличием язычка, прицветных пленок; плод — зерновка; зародыш примыкает к эндосперму сбоку. Злаки встречаются повсюду и занимают иногда огромные территории. Ветроопыляемые и самоопыляемые растения. Содержит одно семейство — злаковых (где и даётся полная характеристика).

По вопросу о происхождении злаковых высказаны различные предположения — их производят то от бромелиевых (Bromeliaceae), то от сем. лилейных, то от ситниковых, то от пальм (через Bambusoideae), то от сем. Restionaceae, и, наконец, от сем. Commelinaceae.

СЕМ. *ЗЛАКИ (GRAMINEAE).* Весьма обширное семейство среди однодольных. Многолетние, двух- и однолетние растения, в огромном большинстве своём — травы, но существуют и древовидные, высокорослые виды, до нескольких десятков метров высоты. Корни придаточные. Корневища сильно развиваются у многих видов, часто являются ползучими. Помимо того, многолетние виды образуют дерновины вследствие развития многих побегов из нижних укороченных междоузлий стебля.

Стебли простые или ветвящиеся, цилиндрические, разделённые на междоузлия; стебель называется соломиной. Листья очередные. Лист разделён на листовое влагалище и листовую пластинку. Влагалище прикреплено к стеблевому узлу, затем поднимается по междоузлию, охватывая его трубкой; оно переходит в длинную линейную пластинку; на месте отгиба нередко имеется маленький поперечный плёнчатый язычок. Края влагалища в месте отгиба часто образуют двусторонние линейные ушки. Соцветие верхушечное, реже пазушное, в виде метёлки, сложного колоса, початка и др., состоит из колосков. Каждый колосок есть укороченное соцветие, простое, состоящее из кроющих чешуй и нескольких (или 2—1) цветков. У основания каждого колоска имеются чешуи, которые называются кло-

сковыми чешуями или кроющими. Их чаще всего две; иногда их три или четыре, или одна. В сложном колосе колоски сидят в выемках колосового стержня (оси сложного колоса). Колоски 1—10- и более цветковые, цветки располагаются двурядно, черепичато. Каждый цветок защищён двумя цветковыми чешуями и прикрыт ими. Чешуй две: нижняя цветковая чешуя, более крупная, и верхняя цветковая чешуя. Ими прикрывается цветок. Цветки зигоморфного типа, обоеполые, однодомные или двудомные. Пестик, сидячий или на короткой ножке, состоит из 2—3 сросшихся плодолистиков. Рыльце чаще 2-лопастное, но бывает 1- или 3-лопастное, перистое. Завязь верхняя, одногнёздная, с одной семяпочкой. Тычинок чаще 3, реже 2, 1, 6, очень редко — до 40. Околоцветник настолько редуцирован, что превратился в верхнюю цветковую чешую и в так называемые околоцветные плёнки, «лодикули» (lodiculae), бесцветные, очень маленькие, обладающие характерным свойством набухать во время цветения и этим обусловливать раскрывание цветка.

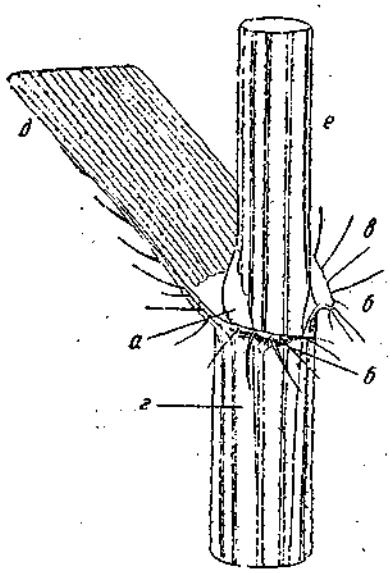


Рис. 440. Отрезок побега злака (схема)

а — язычок; *б* — ушки (если имеются); *в* — реснички; *г* — листовое влагалище; *д* — листовая пластинка; *е* — соломина (стебель).

Нижнюю цветковую чешую можно рассматривать как прицветник, верхнюю цветковую чешую — как два сросшихся листочка наружного круга околоцветника. При такой точке зрения на цветок злаков нетрудно вывести его происхождение от 3-членного цветка лилейных. В настоящее время еще сохранился род многолетнего злака Streptochaeta, произрастающий в лесах Южной Америки, цветок которого близок по своей организации к лилейным. Так, он имеет две верхние цветковые чешуи и три околоцветные плёнки, т. е. полный внутренний круг листочков околоцветника, а в наружном круге нехватает одного листочка. Андроцей состоит из шести тычинок, расположенных в 2 круга, а гинецей из трех сросшихся плодолистиков. От этого типа злаков могли произойти, с одной стороны, многотычинковые цветки бамбуковых, с другой — редуцированные цветки многочисленных злаков. Однако бамбуковые имеют, несомненно, другое происхождение и могли бы быть выделены в самостоятельное семейство. Ковыли имеют еще три околоцветные плёнки, но редуцированный андроцей (3 тычинки); рис имеет нередуцированный андроцей (6 тычинок), но две околоцветные плёнки; у лисохвоста (Alopecurus) цветок с редуцированным наружным кругом околоцветника, т. е. верхняя цветковая чешуя и lodiculae отсутствуют; душистый колосок имеет только две тычинки. Таким образом, у злаков можно наблюдать различные этапы и формы редукции цветка. Наиболее распространены злаки с тремя тычинками и завязью из двух сросшихся плодолистиков.

Нижняя цветковая чешуя часто снабжена короткой или длинной остью. Колосковая чешуя также бывает остистая, чаще — с зубцом или без него. Плод — зерновка. Эндосперм развит сильно.

В зародыше семени различают почку, зародышевый корень, щиток и эпибласт. Эпибласт некоторые ботаники считают редуцированной второй семядолей, доказывающей происхождение однодольных от двудольных. Зерновка при созревании у многих злаков тесно срастается с цветочными чешуями, так что обмолот таких колосков очень затруднителен или невозможен. Это наблюдается

не только у диких злаков, но и у культурных (плёнчатые ячмени, овсы, просо, рис и пр.).

Многолетние злаки имеют три типа развития побегов:

а) Корневищевые злаки характеризуются тем, что побеги из узла кущения отходят под поверхностью почвы в направлении, перпендикулярном к главному надземному побегу. Развитие корневища обычно симподиальное. Примеры: костер безостый, тростник, пырей ползучий.

б) Рыхлокустовые злаки имеют узлы кущения также под поверхностью почвы, но побег из узла кущения отходит под острым углом к надземному вертикальному побегу, причем этот побег из узла кущения имеет только одно подземное междоузлие, после чего он развивается уже над почвой. Примеры: тимофеевка, овсяница луговая.

в) Плотнокустовые злаки развивают узлы кущения не в почве, а над самой поверхностью почвы. Примеры: ковыль, типчак, щучка, белоус.

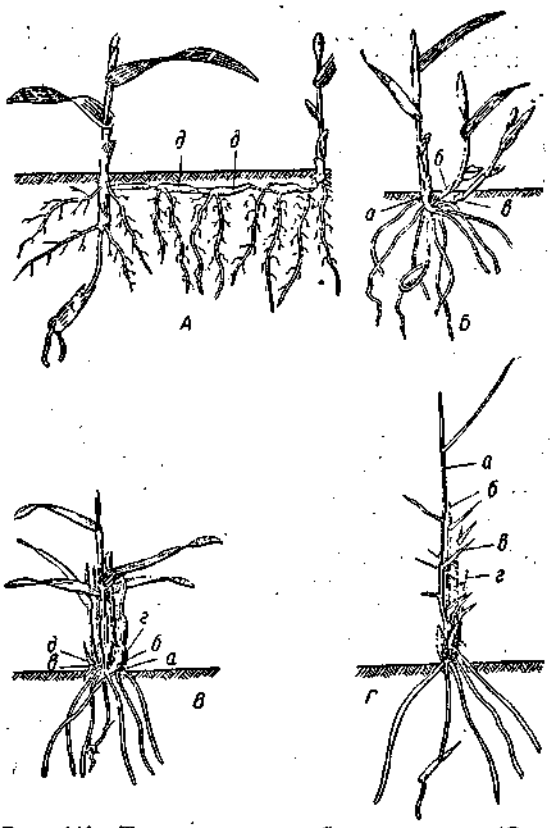


Рис. 441. Типы развития побегов у злаков (Gramineae)

А — схема распределения корневищ и корней корневищевого злака: *д* — корневище с придаточными корнями и надземным побегом; *Б* — схема кущения рыхлокустового злака (*а* — узел первого, *б* — второго, *в* — третьего порядков, со своими придаточными корнями); *В* — схема кущения плотнокустового злака с вневлагалищными побегами (*а, б, в, г, д* — последовательные узлы кущения); *Г* — схема кущения плотнокустового злака с внутривлагалищными побегами (*а, б, в, г* — побеги последовательных порядков).

В семействе злаков установлено около 500 родов и выше 6 000 видов, обитающих на всех континентах и заходящих далеко за Полярный круг. В СССР имеется около 1 000 видов. Огромные территории суши нередко сплошь покрыты злаковым травостоем, — это степи, поёмные, сухие, субальпийские и альпийские луга, саван-

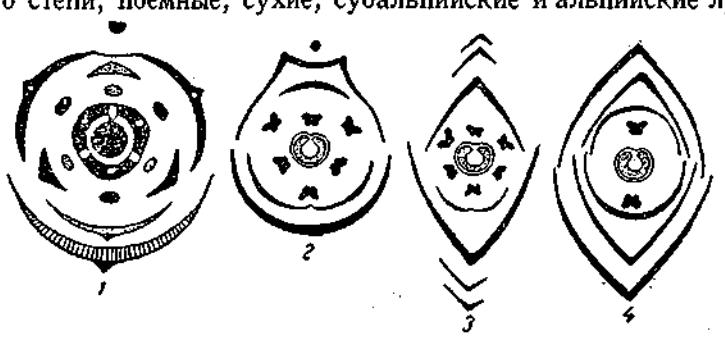


Рис. 442. Диаграммы цветков представителей сем. Злаковых (Gramineae) (эволюционные типы)

1 — Streptochaeta с шестью тычинками и тремя околоцветными плёнками; *2* — бамбука (Bambusa) с шестью тычинками и тремя плёнками; *3* — риса (Oryza) с шестью тычинками; *4* — душистого колоска (Anthoxanthum) с двумя тычинками и чешуями сильно редуцированных цветков.

ны, прерии и т. п. Хлебные и кормовые злаки — основа питания человека и травоядных животных. Злаки — растения открытых мест, однако даже в тропическом лесном поясе большую роль играют древовидные бамбуки.

Главный пищевой фонд человечества — пшеница, рис, рожь, кукуруза — принадлежит к злакам. Видовой фонд кормовых злаков является значительным. Злаки входят существенным элементом в травопольную систему земледелия. Важное сахароносное растение — сахарный тростник — относится к злакам. Злаки используются в бумажном производстве, оборонной промышленности, текстильном производстве, строительном деле, химической промышленности, эфиромасличной (ароматические злаки), щеточной и др. Они используются как покров аэродромов, стадионов, как газонные ковры, закрепители песков, оврагов, осыпей и пр. Вместе с тем многие злаки — овсюг, пырей, свинорой, гумай и некоторые другие — являются вреднейшими и трудно искоренимыми сорными травами.

Рис. 443. Бамбук (Phyllostachys edulis).

Сем. злаков Рожевиц в последнее время делит на три подсемейства [1]:

а) бамбуковидные (Bambusoideae);

б) мятликовидные (Pooideae);

в) просовидные (Panicoideae).

Подсем. *бамбуковидные (Bambusoideae).*

Многолетние, редко однолетние растения, достигающие 40 *м* высоты, с диаметром стебля в основании до 20 *см*. Листья годичные или живут несколько лет. Колоски двухцветковые и многоцветковые, иногда одноцветковые, чаще безостые. Цветки обоеполые. Тычинок 6, иногда 3 (и до 20). Столбиков 3—2. Плод — зерновка. Около 500 видов, свойственных тропическим и субтропическим, редко умеренным широтам. В СССР в диком виде существуют только карляковые бамбуки (Sasa), свойственные Сахалину и Курильским островам; крупные виды культивируются во влажных субтропиках, особенно в Батумском районе. Бамбуки имеют широчайшее применение в народном хозяйстве ряда стран, особенно в Японии, Китае, Индо-Китае, на острове Ява, в Индии. Из стволов бамбука готовят хорошие водопроводные трубы; разрезанные вдоль одной стенки стволы бамбука под горячим паром прессуются в превосходные доски; из бамбуков строят легкие дома, готовят мебель, шторы, зонты, посуду, различнейшие плетения, в том числе корзинки, оплетающие фарфор; готовят теле-

[1] Монография Рожевица вышла недавно, и мы уже не имели возможности расположить злаки по его трибам.

графные столбы, мосты, ручки для инструментов, шесты, лестницы, клетки для птиц, заборы, сушилки, альпийские трости, легкие удилища, широкополые рабочие шляпы; из бамбука готовят превосходные сорта бумаги; молодые ростки бамбука обладают вкусом спаржи. Не существует другого такого растения, как бамбук, который имел бы столько видов применения, — таково общепризнанное мнение.

Саза (Sasa). Кустарниковидные растения до 3 *м* высоты. Корневище ползучее. Стебли до 1 *см* толщины. Тычинок 6. В СССР 3 дикорастущих вида. Все на Дальнем Востоке. Пригодны для укрепления оврагов, откосов. Отличный материал для плетения корзин, цыновок.

С. курильская (S. kurilensis). Стебель до 2 *м* высоты, деревянеющий. Листья с круглым основанием. Растёт на острове Сахалине по горным склонам и на Курильских островах.

Арундинария (Arundinaria). Растения до 6—8 *м* высоты. Культивируются в Западной Грузии.

Филлостахис (Phyllostachys). Высокие растения до 20—30 *м* высоты. Цветение происходит очень редко, раз в несколько десятков лет. После отцветания надземные части многих видов бамбука отмирают, и тогда из корневищ появляются новые побеги. Таким образом, эти растения в значительной степени монокарпические.

Размножение совершается корневищами, растущими горизонтально, неглубоко в почве. Побеги из узлов корневища появляются весной и начинают расти с исключительной быстротой, с ежедневным приростом до 1 *м* и более. В течение 5—6 недель побег достигает 20 *м* высоты, и только тогда начинается ветвление стебля, а рост его в высоту приостанавливается. Возделываются филлостахисы на Черноморском побережье Грузии, особенно в Батумском районе, где имеются плантации и фабрика для производства изделий из бамбука.

Подсем. ***просовидные (Panicoideae) и мятликовидные (Pooideae).***

Кукуруза, маис (Zea Mays). Однолетнее растение. Главный стебель до 2 *м* высоты. Колоски с мужскими цветками собраны на верхушке стебля в раскидистую метёлку, пестичные цветки собраны в цилиндрический початок. Початки возникают в пазухах нижних листьев, с листовыми обвёртками. Опыление перекрёстное, ветровое. Кукуруза в диком виде неизвестна. Возделывается в южных и умеренно теплых широтах на всех континентах. Родина — Средняя или Южная Америка. Кукуруза — одна из мировых хлебных культур. Помимо многообразного пищевого применения, она используется как ценнейшее техническое растение. В общей сложности использование кукурузы дает до 150 видов разнообразных продуктов: крахмал, сахар, спирт, масло, резину, фибру, бумагу, фурфурол и др. Зародыши имеют высокий процент масла.

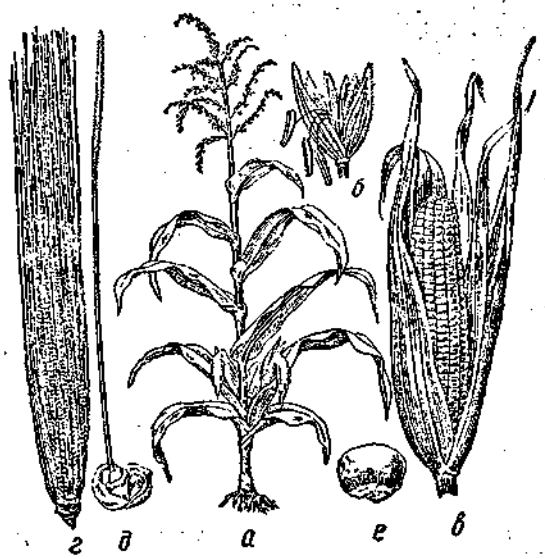


Рис. 444. Кукуруза (Zea Mays)

а — цветущее растение; *б* — тычиночный цветок из мужской метёлки; *в* — початок; *г* — он же, без обёртки; *д* — пестичный цветок; *е* — зерновка.

Культура ее развита на Украине, в Молдавии, на Кавказе, в Средней Азии, Западной Сибири, Поволжье, Крыму.

Сорго (Sorghum). Высокие растения, однолетние или многолетние, с сочными стеблями. Соцветие — верхушечная метёлка. Родина — Африка.

а) Сорго обыкновенное (S. vulgare). Однолетнее культурное, кормовое растение, очень засухоустойчивое, прозванное поэтому «растительным верблюдом». Зерно перерабатывают на сахар, крахмал, спирт, патоку. Сок стеблей — на патоку. — б) Джугара (S. durra). Однолетнее растение. Стебель под соцветием дугообразно изогнут. Возделывается в Туркменской и Узбекской ССР. — в) Гаолян (S. japonicum). Однолетнее растение, возделывается на Дальнем Востоке как хлебное растение. — г) Гумай, джонсонова трава (S. halepense). Многолетнее растение, с толстыми ползучими корневищами. Стебли многочисленные, с длинными листьями. Зерновки легко осыпаются. Вредное, трудно искоренимое растение в орошаемых районах Средней Азии и Закавказья. — д) Суданская трава, суданка (S. sudanense, S. exiguum). Однолетнее растение. Корневая система проникает на большую глубину, чем и объясняется

засухоустойчивость суданки. Возделывается в южных районах СССР как ценное кормовое растение.

Сахарный тростник (Saccharum). Многолетнее тропическое, отчасти субтропическое растение. Корневища ползучие. Стебли сильно сахаристые.

Культурные виды: благородный сахарный тростник (S. officinarum); ныне в культуре распространены гибриды его с другими видами; в СССР культура существует в Таджикистане, специально для приготовления рома; главную массу сахара на земном шаре даёт культура сахарного тростника. В СССР растёт один дикий вид: сахарный тростник дикий (S. spontaneum). Многолетнее растение, с ползучим корневищем. Стебли до 2 *м* высоты. Растёт большими полосами вдоль крупных рек Средней Азии: Аму-Дарьи, Сыр-Дарьи и др. Выдерживает морозы до —25° Ц и более. Обнаружены формы с 9% сахара в стебле.

Бородач (Andropogon ischaemum). Многолетник, с ползучим корневищем. Растёт на юге европейской части СССР, по всему Кавказу (до высоты 1 000—1 200 *м*), в Средней Азии и отчасти в Западной Сибири, в сухих степях, особенно на выбитых скотом местах. Молодые растения дают пастбищную траву. Корни используются в щёлкоткачестве.

Pollinia imberbis — вредное сорное растение чайных плантаций Западной Грузии.

Эриантус багряный (Erianthus purpurascens). Крупное многолетнее растение. Растёт в Туркменской, Узбекской ССР и на Кавказе. Пригоден для получения грубого волокна.

Козлец кистевидный (Tragus racemosus). Однолетнее или двухлетнее растение. Растёт на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Средней Азии.

Сухумка, гречка пальчатая (Paspalum digitaria). Многолетнее корневищевое растение. Соцветие пальчатое. Размножается надземными и подземными побегами. Вредное сорное растение цитрусовых питомников и молодых садов.

Росичка кровяная (Digitaria sanguinalis). Стебли до 70 *см* высоты, ветвистые. Листья редкие, узколанцетные. Веточек соцветия 3—6. Растёт на песчаных местах европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии. Вредное сорное растение чайных и цитрусовых насаждений в Грузии и Азербайджане.

Ежовик (Echinochloa). Однолетнее. Соцветие метельчатое. Колоски сидят пучками на одной стороне веточек по 2—6, одноцветковые. В СССР — 7 видов.

Куриное просо (E. crus galli). Засоряет посевы риса.

Культурное просо (Panicum miliaceum). Однолетнее растение. Метёлка прямая или пониклая. Главная ось метёлки скрученная. Колоски 2-цветковые. Цветков в колоске 2, один бесплодный (мужской). Зерновка обычно тесно облекается цветочными чешуями. Важное хлебное растение. Даёт пшено. Возделывается в южных и юго-восточных районах СССР, а также во всей центральной черноземной полосе.

Щетинник (Setaria). Соцветие в виде колосообразной метёлки, цилиндрическое, у культурных форм — лопастное вследствие разветвления. Колосковых чешуй 3. В СССР — 5 видов.

а) Чумиза, гоми, итальянское просо (S. italica). Однолетнее культурное растение. Соцветие — метёлка, прямостоячая или пониклая, колосовидная. Хлебное растение, возделывается, главным образом, в Западной Грузии и на Дальнем Востоке. В Западной Грузии — одна из древнейших культур. Родина — Восточная Азия. Употребляется населением в пищу в виде каши. — Могар. Отличается короткой, узкой, цилиндрической метёлкой, низким ростом и большой кустистостью. Хорошее кормовое растение, возделывается на юге европейской части СССР. — б) Мышей, брица (S. viridis). Однолетнее, сильно распространённое растение полей, садов, особенно на Северном Кавказе. По всему СССР. — в) Мышей сизый (S. glauca). Листья с антоцианом. Щетинки метёлки рыжеватые или коричневые. По всему СССР. Сильнейший засоритель культуры проса. — г) Щетинник цепкий (S. verticillata). Щетинки зазубренные, отчего метёлки очень цепкие. По всему СССР.

Рис (Oryza). Однолетние и многолетние растения, соцветие — крупная раскидистая или одногривая метёлка. Колоски плоские, одноцветковые. Цветки обоеполые. Тычинок 6. Культурные и дикие растения. Известно 20 видов. Из них большинство в Африке. В культуре — два вида, у нас — один.

Рис посевной (O. sativa). Однолетнее растение. Корни с аэренхимной тканью у водных форм. Стебли склонны к надземному ветвлению (помимо кущения). Цветки по преимуществу самоопыляются. Зерновка тесно облекается цветочными чешуями. Второе по значению хлебное растение населения земного шара. В Индии, Индонезии, Китае, Японии имеет первенствующее значение. В СССР — на Дальнем Востоке, в Средней Азии, в Азербайджане, на Северном Кавказе. В диком виде встречается в тропической Азии, Африке и отчасти в тропиках Австралии.

Канареечник (Phalaris). Однолетники и многолетники. Соцветие колосовидное. Колосковых чешуй 4.

а) К. канарский (Ph. canariensis). Однолетник. Плоды называются «канареечным семенем» и идут в корм птицам. — б) К. клубненосный (Ph. bulbosa). Многолетник. Нижние междоузлия стеблей клубневидно утолщены. Растёт на Кавказе (Дагестан,

Ленкоранский район Азербайджана). Хорошее кормовое растение в первую половину вегетационного периода.

Душистый колосок (Anthoxanthum odoratum). Многолетник, образует дернинки. Метёлка почти колосовидная. Тычинок 2. Луговое растение. Растёт в европейской части СССР, в том числе в Арктике, на Кавказе, а также в Сибири, Средней Азии. Содержит глюкозид кумарин, придающий сену специфический запах, вследствие чего рогатый скот не поедает молодую траву, но ест метёлки.

Зубровка-колосок (Hierochloë odorata). Подземные побеги ползучие. Метёлка раскидистая. На влажных лугах европейской части СССР, Кавказа, а также Сибири и Дальнего Востока, Средней Азии. Содержит кумарин, скотом не поедается. Засоритель лугов и молодых распашек. Используется для водочных настоек («зубровка»).

Аристида (Aristida). Однолетники и многолетники. Соцветие узкометельчатое. Колоски одноцветковые. В СССР 5 видов.

а) Селин (A. Karelini). Многолетник. Стебли до 1,5 *м* высоты. Растёт на рыхлых сыпучих песках пустынь Средней Азии, особенно в Кара-Кумах и Кзыл-Кумах, образуя заросли. Листья селина богаты механическими тканями. Волокно грубое, не размокающее в воде, пригодно для крепления рыболовных сетей, для изготовления матов. — б) Аристида перистая (A. pennata). Дерновинный многолетник. Растёт на развеваемых песках Нижней Волги, Кавказа, Средней Азии, Западной Сибири. Хорошее кормовое растение до появления метёлок. Закрепитель песков.

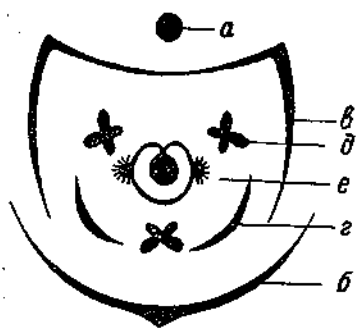


Рис. 445. Диаграмма цветка злаков

а — ось; *б* — нижняя цветковая чешуя; *в* — верхняя цветковая чешуя; *г* — околоцветные плёночки; *д* — тычинка; *е* — пестик с двумя рыльцами.

Рис. 446. Рис посевной (Oryza sativa)

а — общий вид растения; *б* — цветок с шестью тычинками, без чешуй; *в* — цветок в чешуях; *г* — метёлка безостной формы риса; *д* — метёлка остистой формы риса.

Чий яркий (Lasiagrostis splendens). Крупный дерновинный многолетник, с пучком многочисленных прямых стеблей, до 3 *м* высоты. Растёт в открытых степях Заволжья, в Сибири, в Средней Азии. Молодые стебли поедаются скотом. Зимой сухие стебли поедаются верблюдами. Хорошее бумажное растение. Стебли идут на выделку матов.

Ковыль (Stipa). Преимущественно многолетние степные растения, образующие настоящие плотные дерновины. Стебли тонкие, до 1 *м* высоты. Листья узколинейные, обыкновенно с сильно завёрнутыми краями. Соцветие — однобокая метёлка. Колоски одноцветковые. Нижняя цветочная чешуя наверху заканчивается очень длинной остью, часто коленчато согнутой, однажды или дважды в нижней части спирально завитой, переходящей в гибкую и обыкновенно перистую часть. Зрелая зерновка, охваченная цветочными чешуями, благодаря перистой ости легко разносится ветрами и падает на землю всегда отвесно, зарываясь в почву. В СССР 57 видов; из них лишь один является однолетним (S. torilis); последний вид вреден своими ядовитыми глюкозидами. Обитают ковыли в степях Советского Союза. В горах Кавказа и Средней Азии ковыли также характеризуют собой горную степь. Ковыльные степи — пастбища лошадей и мелкого скота.

а) Ковыль Лессинга (S. Lessingiana). Дерновина плотная. Растёт в степях чернозёмной зоны СССР, а также в Средней Азии. Лучший кормовой вид. — б) К. киргизский (S. kirghizorum). В степях Западной Сибири, пустынных степях Средней Азии и в горных степях Памиро-Алая и Тянь-Шаня. — в) К. Иоанна (S. Ioannis). Дернина рыхлая. Черноземная полоса СССР и Средняя Азия. Хорошо растёт на песках. Весной даёт хороший корм. — г) К. волосатый (S. capillata). Образует дернинные густые травостои. Наряду с ковылем Лессинга является отличным кормом для лошадей. Мелкий рогатый скот его избегает. Съедобен до вымётывания соцветий.

Тимофеевка (Phleum). Однолетние и многолетние растения. Соцветие цилиндрическое, очень густое, колосовидное (так называемый «султан»). Колоски одноцветковые. Цветочные чешуи безостые. Луговые и степные растения. В СССР 11 видов.

а) Т. луговая (Ph. pratense). Пыльники фиолетовые. Опыление при помощи ветра. Растёт на суходольных лугах по всему СССР. Отличное кормовое растение. — б) Т. горная (Ph. montanum). Растёт на сухих субальпийских и альпийских лугах Кавказа. Хорошее кормовое растение. — в) Т. альпийская (Ph. alpinum). Невысокое, хорошее пастбищное растение арктических территорий, высокогорных областей Кавказа и Средней Азии, Алтая и Дальнего Востока.

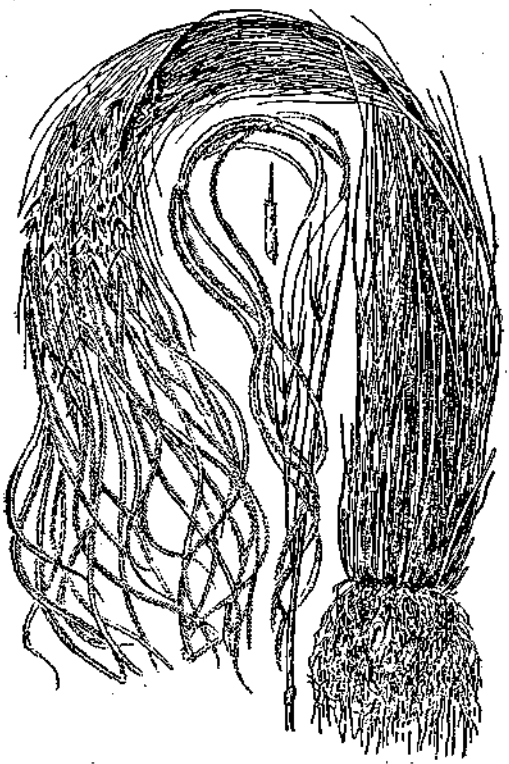


Рис. 447. Дернина ковыля (Stipa Lessingiana).

Рис. 448. Султан тимофеевки (Phleum pratense).

Лисохвост луговой (Alopecurus pratensis). Многолетник. Отличается от тимофеевки сросшимися почти до середины колосковыми чешуями, сравнительно длинными остями на цветковой чешуе, поэтому ложный колос лисохвоста пушистый от щетинковидных остей, а ложный колос тимофеевки не опушён щетинками. На лугах лесной зоны СССР, на Кавказе и в горах Средней Азии. Ценное кормовое растение. Кроме него, в СССР еще 28 видов.

Полевица (Agrostis). Многолетние (по преимуществу) растения. Соцветие — метёлка. В СССР 29 видов. Растения влажных лугов, в горах — часто субальпийских и альпийских лугов. Многие виды дают хороший корм.

а) П. белая (A. alba). Растёт в лесной и лесостепной зонах, на поймах. Хорошее кормовое растение. — б) П. обыкновенная (A. vulgaris). Растёт в лесной зоне и на Кавказе, на лугах. Кормовое растение.

Вейник Лангсдорфа (Calamagrostis Lamsdorfii). Многолетнее, высокое, хорошо облиственное луговое растение, широко распространённое в Восточной Сибири. Кормовое. Виды C. lanceolata, C. epigeios, особенно же C. Langsdorfii, пригодны на корм (с укосом до вымётывания метёлки). Вид C. neglecta в Арктике является летним кормом для северных оленей. Всего в СССР 58 видов, все многолетние.

Метлица (Apera). Однолетние растения, сорные, особенно вид A. spica venti.

Луговик дернистый, шучка (Deschampsia caespitosa). Образует густые дерновины и кочки и способствует заболачиванию. Метёлка раскидистая. Растёт на влажных лугах. До вымётывания метёлки имеет некоторое кормовое значение, но вообще малопригодное растение. Ухудшает состояние луга. По всему СССР.

Трищетинник луговой (Trisetum pratense). Многолетник. На лугах, лесных полянах. В европейской части кое-где в нечернозёмной полосе, по всему Кавказу, в горах Туркмении. Хорошее кормовое растение; сено высокого качества.

Овёс (Avena). Очень полиморфный род. Заключает две секции — Avenastrum и Euavena. Культурные формы входят во вторую секцию, полностью состоящую из однолетников. Представители секции Avenastrum — многолетники и не культивируются.

Однолетние овсы неветвящиеся; листья плоские (у Avenastrum — свёрнутые). Метёлка раскидистая. Колоски 2—3-цветковые. Колосковых чешуй 2. Цветки обоеполые. Нижняя цветковая чешуя наверху двузубчатая или двуостная, у диких овсов вытянута в особый вырост, ложный «каллус», различной формы и длины. На конце «каллуса» имеется подковообразное сочленение, благодаря которому зрелые колоски (плоды) отваливаются. У культурных овсов подковки нет. Кроме зубцов, нижняя цветковая чешуя обычно несёт на спинке крепкую коленчатую ость, в нижней части спирально завитую. У культурных овсов ость нередко прямая и незавитая. Среди культурных форм существуют и безостые формы. Зерновка обычно плёнчатая, т. е. плотно охвачена цветковыми чешуями, реже голая, легко вымолачиваемая из плёнок. Виды секции Euavena следующие (все однолетние):

а) О. щетинистый (A. strigosa). Растёт на северо-западе СССР. Предпочитает песчаную почву. — б) О. северный (A. septentrionalis). Узлы соломины всегда опушённые. Все цветки с сочленениями. Сорное растение полей северной части СССР и высоких зон Средней Азии. — в) Овсюг (A. fatua). Узлы соломины всегда голые; все цветки в колоске с сочленениями и по созревании рассыпаются в отдельности. Наиболее распространённый сорный вид. По всей европейской части СССР (особенно умеренных широт), в Западной Сибири, на Дальнем Востоке, по всему Кавказу, в Средней Азии. — г) Овёс посевной (A. sativa). Культурный вид. Все цветки без сочленений, по созревании не опадают, а обламываются в ножках во время обмолота. Возделывается в более или менее влажных районах СССР. — д) О. Людовика (A. Ludoviciana). Отличается от овсюга (A. fatua) тем, что только нижний цветок имеет сочленение, так что в зрелом состоянии осыпаются оба плода (или три), скреплённых вместе. Сорное растение южных районов: южная Украина, Молдавская ССР, Северный Кавказ, Крым, Нижняя Волга, восточное Закавказье, Средняя Азия.

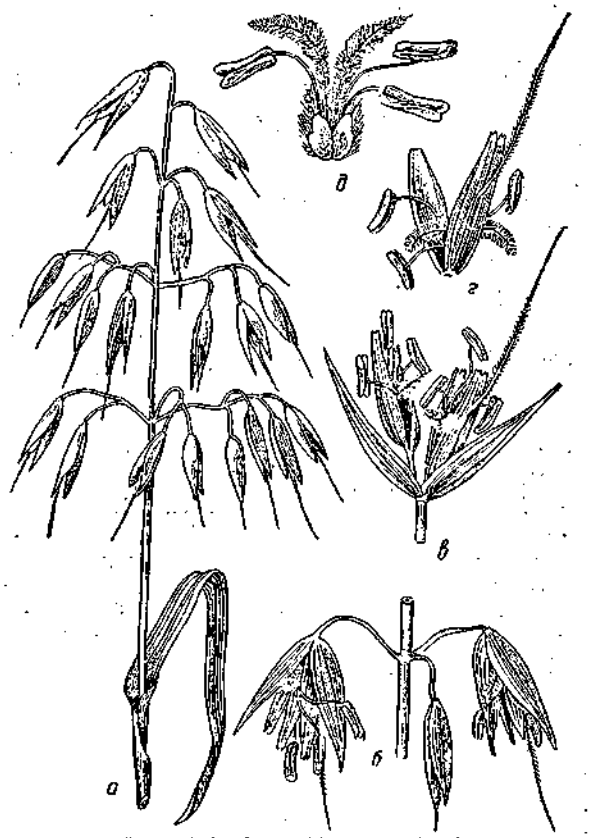


Рис. 449. Овёс (Avena sativa)

а — метёлка; *б* — отдельные колоски; *в* — колосок с цветками; *г* — цветок с цветковыми чешуями и ость на одной из них; *д* — отдельный цветок.

Секция Avenastrum — многолетние дерновинные злаки.

Овсец опушённый (A. pubescens). Листья обычно свёрнутые. Корневище ползучее, стебли многочисленные. Почти по всему Советскому Союзу.

Французский райграс (Arrhenatherum elatius). Европейская часть СССР, Кавказ, Средняя Азия. Отличное кормовое растение в смеси с другими травами.

Собачий зуб, свинорой (Cynodon dactylon). Многолетник, корневище ползучее, с многочисленными подземными побегами. Соцветие пальчато-раздельное от основания (на 3—7 веточек), колоски одноцветковые, сидят на одной стороне веточек. Одно из

распространённых растений южных районов — Крыма, Кавказа, Средней Азии. Помимо пашен, растёт в садах, у дорог и т. п. Сильно засоряет также посевы хлопчатника в новых хлопковых районах. Наряду с этим является неплохой пастбищной травой, известной под названием «бермудской травы».

Бекманния гусеницевидная (Beckmannia eruciformis). Многолетник, с ползучими побегами. Растёт на влажных лугах, по всей европейской части СССР; кроме того — на Кавказе, в Западной Сибири, Средней Азии. Очень ценное кормовое растение.

Тростник обыкновенный (Phragmites communis). Многолетник. Корневище с длинными подземными побегами. Стебли до 4 *м* высоты. Соцветие крупнометельчатое. Растёт на болотах, у берегов водоёмов, в плавнях, на орошаемых полях. Растёт по всему СССР. Срезанные и высушенные стебли идут для изготовления матов, цыновок, крыш, амбаров, заборов и пр., а также на разные поделки. Молодые стебли скашивают на корм.

Полевичка (Eragrostis). Однолетники и многолетники. Соцветие — метёлка. Колоски многоцветковые. Цветки обоеполые. В СССР 9 видов.

а) П. малая (E. minor). Однолетник. На песчаных почвах юга СССР. Кормовое. — б) П. волосистая (E. pilosa). Однолетник. Растёт по всему СССР на песчаных местах. Хорошая кормовая трава.

Тонконог (Koeleria). Дерновинные степные многолетники. В СССР 29 видов. Некоторые из них ценны как пастбищные травы. Наиболее ценными в кормовом отношении являются виды K. gracilis, K. glauca, K. caucasica.

Ежа сборная (Dactylis glomerata). Многолетник многостебельный. Метёлка короткая, колоски в густых пучках, 3—7-цветковые. Растёт почти по всему СССР. Один из лучших кормовых злаков.

Мятлик (Poa). Очень полиморфный род; в СССР более 100 видов и множество экотипов, все многолетние (за исключением одного вида), распространены по всему Советскому Союзу, от тундры до субтропиков. Почти все виды мятлика являются хорошими кормовыми травами, особенно ценными на луговых пастбищах. Соцветие — метёлка. Колоски 2—10-цветковые. Апомикты.

Важнейшие виды:

а) М. луковичный, конурбас (Poa bulbosa var. vivipara). Маленькое растение с плотными дерновинками. Стебли в основании луковицеобразные. Колоски, часто превращающиеся в выводковые почки луковичек, которыми вид легко размножается. Растёт в степях, на сухих лугах, в пустынях; отличное кормовое. — б) М. однолетний (P. annua). Одно- и двухлетнее растение. Пригоден для газонов. По всему СССР. — в) М. сибирский (P. sibirica). По всему СССР, кроме Кавказа. — г) М. луговой (P. pratensis). Растёт на лугах, лесных полянах по всему Советскому Союзу. Относится к группе лучших кормовых пастбищных злаков. — д) М. болотный (P. palustris). Растет на сырых лугах, по всему СССР. — е) М. обыкновенный (P. trivialis). Корневищевое. Растёт в лесной и лесостепной зонах. — ж) М. альпийский (P. alpina). Густодерновинный злак, образующий ковры. Растёт в тундре и в альпийской луговой зоне Кавказа, Сибири и Средней Азии.

Овсяница (Festuca). Обширный род, в СССР 51 вид; из них только один однолетний, все остальные многолетние. Соцветие — метёлка с извилистой остью. Колоски 3—10-цветковые.

а) Типчак (F. sulcata). Дерновинный злак, листья шершавые, сероватые, пластинки листа вдоль сложенные. Распространённое степное растение черноземной полосы СССР и Закавказья. Пастбищная трава, дающая весенний и осенне-зимний корм. Основное пастбищное растение Северного и Центрального Казахстана. — б) О. красная (F. rubra). Корневище ползучее. Колоски красноватые или лиловатые. На влажных лугах всего Советского Союза. Хорошая кормовая трава, особенно для пастбищ. — в) О. луговая (F. pratensis). Растёт на лугах по всему СССР. Одна из лучших кормовых трав. — г) О. овечья (F. ovina). Влаголюбивое растение лесной и степной зоны. Хорошая кормовая трава.

Плевел (Lolium). Однолетние злаки. Колоски одиночные, прилегают к главной оси узкой стороной, 4-цветковые или многоцветковые.

а) П. опьяняющий (L. temulentum). Однолетник. Колоски остистые. Весьма распространённое сорное растение яровых хлебов, главным образом лесной полосы СССР. Зерновка несёт в себе гифы гриба, чем и объясняется ядовитое действие размола семян плевела. — б) П. безостый (L. muticum). Отличается от предыдущего безостыми колосками. Специфический засоритель мягких пшениц в Закавказье (явление мимикрии). — в) П. персидский (L. persicum). Засоряет ячмени и твердые пшеницы в Закавказье (мимикрия). — г) П. льняной (L. remotum). Засоритель посевов льна. Зерновки его по форме и величине близки к семенам льна (мимикрия). — д) П. жесткий (L. rigidum). Многостебельный вид. Растёт в восточной части Кавказа. Хороший корм в условиях полупустынь. — е) Райграс многоукосный (L. multiflorum). Растёт в бассейнах Днепра, Волги и Дона; встречается редко; в Западной Грузии встречаются формы многолетние. Отличная кормовая трава для западной части Кавказа.

Костёр (Bromus). Многолетние и однолетние растения, в большинстве приуроченные к сухим местообитаниям. Влагалища замкнутые на большом протяжении. Метёлки крупные. В СССР 21 вид.

а) К. безостый (B. inermis). Многолетник, образующий рыхлые дернины. Корневище ползучее. Распространён по всему Советскому Союзу, разнообразными экотипами. Большинство их — степные формы. Очень ценное кормовое растение для степной зоны. — б) К. пёстрый (B. variegatus). Альпийский многолетний вид на Кавказе и в Крыму. Отличная пастбищная трава. — в) К. кровельный (B. tectorum). Однолетник. На сухих местах и в посевах европейской части СССР, Кавказа и Средней Азии. В засушливых районах может служить весенней кормовой травой. — г) К. ржаной (B. secalinus). Озимый и яровой сорняк в посевах ржи и овса.

Белоус торчащий (Nardus stricta). Дерновинный многолетник. Колос односторонний. Ось колоса 3-гранная. Растёт в лесной и арктической зонах европейской части СССР и в высокогорном Закавказье (альпийские луга).

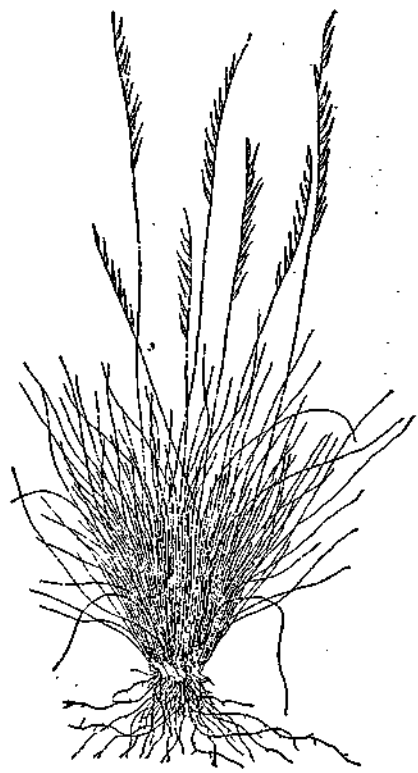


Рис. 450. Белоус (Nardus stricta).

Пырей (Agropyrum). Полиморфный род, состоящий из видов, почти нацело многолетних. Колоски одиночные, сидят в выемках оси колоса, 2-цветковые и многоцветковые. В СССР 53 вида.

а) П. ползучий (A. repens). Корневища с ползучими побегами. По всему СССР, на лугах и как сорное. Как кормовое растение, принадлежит к грубым, но питательным злакам. Предпочтительно конский корм. Пырейные сенокосы хорошо развиваются на поёмных местах и на орошаемых площадях. — б) Житняк гребенчатый (A. cristatum). Дерновинный злак. Колос плоскопирамидальный, гребенчатый. Растёт по всему СССР, но преимущественно в степных районах, особенно на каштановых почвах сухих степей. Обильно произрастает в Среднем Заволжье. Отличное кормовое растение для засушливых степных районов. — в) П. сибирский (A. sibiricum). Колос узкий, безостый. Растёт в песчаных пустынях, на песках Заволжья и Средней Азии. Хорошее кормовое растение.

Рожь (Secale). Одно-, двух- и многолетние виды. Соцветие — сложный колос. Стержень колоса у диких видов в зрелом состоянии ломкий, распадающийся на членики (по выемкам). Членики при этом остаются при колосках. Колоски 2-цветковые, у культурных форм иногда 3-цветковые, одиночные. Колосковые чешуи линейно-шиловидные. Нижняя цветковая чешуя вытянута в настоящую ость, редко в остевидное окончание, усаженное гребенчато расположенными щетинками. Тычинок 3, рыльце перистое; 8 видов, из них 7 в северном полушарии, 1 в южном.

а) Рожь посевная (S. cereale). Двухлетник и однолетник (озимые и яровые формы). Всё растение покрыто восковым налётом, придающим сизый оттенок. Колосковые чешуи очень узкие. Колосковый стержень неломкий, по созревании не распадается на членики. Культурное и сорнополевое растение, возделываемое в странах северного полушария. Большинство культурных форм — озимые. Рожь — анемофильный перекрестноопылитель. Самоопыляющиеся формы весьма редки. В южных районах рожь легко засоряет посевы пшеницы, иногда даже ячменя, обнаруживая огромный полиморфизм. В СССР рожь возделывается на севере, в лесной зоне, в Поволжье, Сибири. На Кавказе рожь высевается в высокогорных районах. — б) Р. Куприянова (S. Kuprianovii). Многолетник; яркозелёное, хорошо облиственное растение. Стебли многочисленные, раскидистые. Колосья узкие, поникшие, по созревании ломкие. Хорошее кормовое растение. Растёт в диком виде на Северном Кавказе (район Баталпашинска) и в горной субальпийской зоне.

Эгилопс (Aegilops). Однолетние растения. В СССР 9 видов. Ближайший родич пшеницы.

а) Э. цилиндрический (Ae. cylindrica). Растёт на юге СССР. — б) Э. оттопыренный (Ae. squarrosa). Растёт на Кавказе и в Средней Азии. — в) Э. толстый (Ae. crassa). Растёт в Средней Азии. — г) Э. трехдюймовый (Ae. triuncialis). Растёт в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. На сухих склонах.— д) Э. трёх-

остый (Ae. triaristata). Растёт в Причерноморье, Крыму, на Кавказе. — е) Э. овальный (Ae. ovata). Растёт в Крыму, занесён из Средиземья.

Пшеница (Triticum). Однолетние и двухлетние (озимые) растения. Соцветие — сложный колос. Колоски одиночные, сидящие в выемках колосового стержня, 3—7-цветковые; плодоносят не все цветки. Стержень колоса с уступами (выемками), в зрелом состоянии неломкий, прочный (у культурных видов) или, наоборот, ломкий, распадающийся вместе с колосками, которые сидят на члениках стержня. Колосковых чешуй 2. Нижняя цветковая чешуя с длинной остью или зубцом. Верхняя цветковая чешуя плёнчатая. Тычинок 3, рыльце двулопастное, перистое. Зерновка свободная. Растения самоопыляющиеся, реже — перекрёстноопыляющиеся (ветром). Очень полиморфный род. Пшеница возделывается на всех континентах земного шара и доставляет основной хлеб большей части (или половине) населения земного шара. Из 19 видов пшеницы на земном шаре 13 видов встречается в Советском Закавказье. Оно и является родиной пшениц (особенно Грузия).

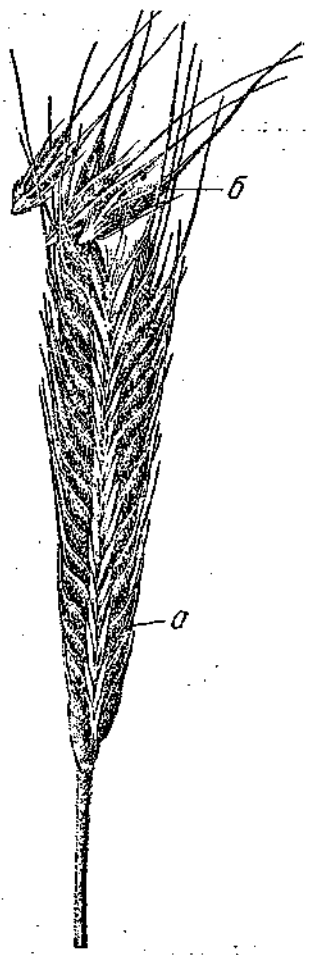


Рис. 451. Рожь родоначальная (Secale ancestrale)
а — колос; *б* — колосок.

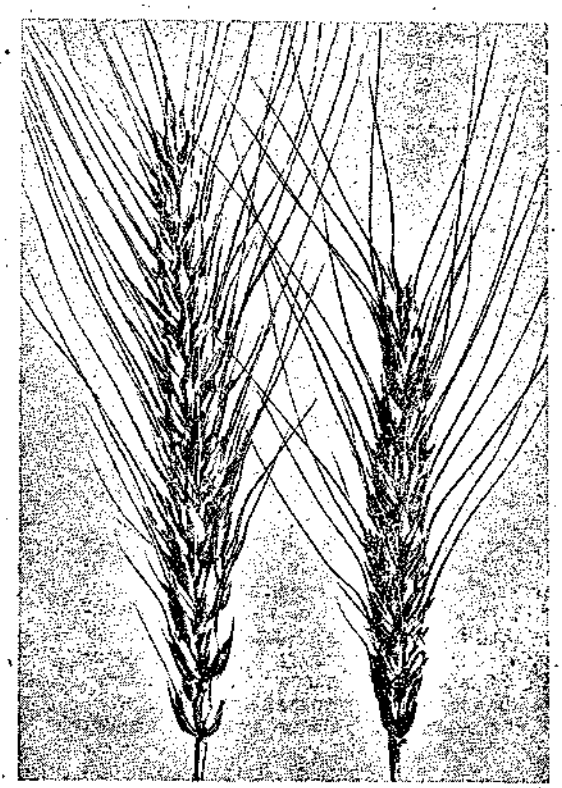


Рис. 452. Колосья мягкой пшеницы (Triticum vulgare).

а) П. эгилопсовая (T. aegilopoides). Озимые и яровые растения. Колосья в зрелом состоянии легко распадающиеся на отдельные колоски. Зерновка сплюснутая. В колоске образуется одно зерно, редко — два. Зерно с трудом вымолачивается. Растёт дико на Южном берегу Крыма и в Армении. Кроме того, халдская дикая пшеница (T. chaldicum, в Азербайджане и Армении. — б) П. однозернянка (T. monococcum). Возделывается кое-где на Кавказе. — в) Культурная двузернянка, эммер (T. dicoccum). Яровые растения. Колосья по созревании ломкие, обмолот трудный. Возделывается в Татарской республике и Закавказье. Зерна идут на кашу и лепёшки. — г) П. тимофеевская (T. Timopheevi). Листовые влагалища и пластинки сильно опушены длинными щетинистыми волосками. Возделывается только в Западной Грузии. — д) П. твёрдая (T. durum). Один из двух главных культурных видов пшеницы, по качеству муки — наилучший. Колосья крупные, с прочным стержнем (неломким). Колоски 3—7-цветковые;

зёрен в колоске развивается 3—5 (6), верхние зёрна мелкие. Зерновка легко вымолачивается. Возделывается в южных районах, особенно в Поволжье, на Северном Кавказе, в низменном Азербайджане и Восточной Грузии. Даёт лучшие по качеству хлеб и макароны. Советский Союз — наиболее крупный производитель твёрдых пшениц. — е) П. а н г л и й с к а я (T. turgidum). Колосья 4-гранные, в разрезе квадратные, с параллельными остями или безостые. У некото-

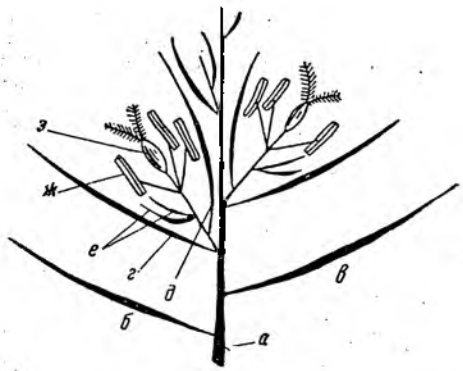


Рис. 453. Схема колоска пшеницы

а — ось колоска; *б* — нижняя (наружная) колосковая чешуя; *в* — верхняя (внутренняя) колосковая чешуя; *г* — нижняя (наружная) цветковая чешуя; *д* — верхняя (внутренняя) цветковая чешуя; *е* — околоцветные плёнки (lodiculae); *ж* — тычинки; *з* — пестик.

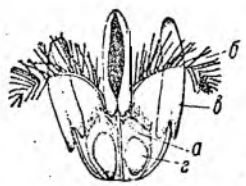


Рис. 454. Цветок пшеницы

а — завязь; *б* — рыльце; *в* — пыльник; *г* — околоцветная плёночка (lodicula).

рых разновидностей колоски ветвящиеся. Возделывается в восточном и южном Закавказье. К этому виду относится ветвистая пшеница. — ж) П. п е р с и д с к а я (T. persicum). Растения бархатисто опушённые. Возделывается широко в высокогорной Грузии (местное название «дика»), отчасти в Армении, очень редко в Дагестане. — з) П. м я г к а я (T. vulgare). Самый распространённый в культуре вид. Колос различной формы, цилиндрический, булавовидный и др., в разрезе округлый, прямоугольный. Стержень колоса неломкий. Колоски 3—5-цветковые. Зерновка короткая, толстая. Самый полиморфный вид пшеницы; идет дальше всех других видов на север. Наибольшая площадь в СССР занята сортами мягкой пшеницы. — и) П. к а р л и к о в а я (T. compactum). Отличается от мягкой пшеницы короткими колосьями с плотным расположением колосков. В культуре встречается сравнительно мало, обычно в горных странах (в Армянской ССР). — к) П. м а х а (T. macha). Возделывается только в Западной Грузии [1].

Рис. 455. Ветвистая пшеница (Triticum turgidum subsp. compositum) (на главной оси колоса образуются боковые оси со своими колосками).

Волоснец (Elymus). Многолетние крупные растения. Колоски 3—6-цветковые, сидящие в выемке колосового стержня, по нескольку рядом. В СССР 4 вида.

В. п е с ч а н ы й (E. arenarius). Корневище ползучее. Всё растение сизо-голубое от сплошного воскового налёта. Колосья многоколосковые. Растёт на приморских песках в Арктике и в северных областях.

Ячмень (Hordeum). Многолетние и однолетние растения. Колосья двурядные. Колосовой стержень по созревании ломкий или прочный, нераспадающийся. Колоски одноцветковые, очень редко 2—3-цветковые. Колоски сидят в выемке колосового стержня по 3 рядом, при этом

[1] Полный перечень видов пшеницы приводится в курсах растениеводства.

средний — сидячий, а боковые — часто на ножках. Обыкновенно средний — плодущий, боковые часто бесплодные, тогда колосья получаются плоские; если же все плодущие, то колосья цилиндрические, в разрезе 6- или 4-гранные. Колосковые чешуи шиловидные, короткие. Нижняя цветковая чешуя обыкновенно с остью, очень редко безостая. Зерновка часто срастается с цветковыми чешуями (плёнчатые формы) или же лежит свободно, и тогда легко вымолачивается (голозёрные формы).

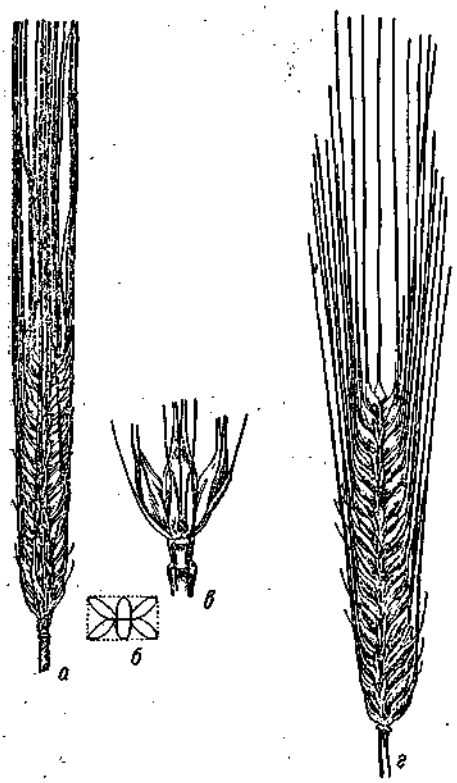


Рис. 456. Ячмень посевной (Hordeum sativum)

а — многорядный (H. vulgare); *б* — схема поперечного разреза колоса многорядного ячменя; *в* — три колоска на уступе (узле) колосового стержня (оси); *г* — колос двурядного ячменя (H. distichum).

Полиморфный род, виды которого распространены на всем земном шаре. Из 18 видов только 2 вида культурных. В СССР растёт 10 диких, 2 культурных вида.

а) Я. луковичный (H. bulbosum). Многолетник. Стебель в основании луковицеобразно утолщенный. Растёт в Крыму, на Кавказе, в Западной Сибири и в Средней Азии.—б) Я. многорядный (H. vulgare). Однолетнее растение. Листья широкие, с сильно развитыми ушками. Колос 6- или 4-гранный. В каждой выемке стержня сидит по 3 колоска, все плодущие, поэтому получается по три зерна. В диком состоянии этот вид неизвестен. Многорядный ячмень широко возделывается на земном шаре. Зерна его имеют большое кормовое значение; кроме того, из него готовят перловую крупу, иногда хлеб (лепешки) и, наконец, на культуре ячменя основано пивоварение. В горных районах этот вид поднимается выше двурядного и переходит в Тибете за 4 000 *м* высоты над уровнем моря. Очень холодоустойчивый, но не зимостойкий вид, поэтому озимые формы редки. Голозёрные разновидности распространены в Средней Азии, Гималаях. — в) Я. двурядный (H. distichum). Отличается от предыдущего тем, что колосья плоские, так как на уступе колосового стержня из трёх колосков плодущим является только средний, два других бесплодные; поэтому вдоль сложного колоса развиваются два вертикальных ряда цветков. Этот вид дал также много разновидностей и сортов, одна часть которых имеет кормовое значение, другая — пивоваренное. И для этого вида существует деление на плёнчатые и голозёрные формы.

СТВОЛ 10-Й

Порядок **Пальмоцветные (Palmales)**

СЕМ. *ПАЛЬМЫ (PALMAE).* Деревья с прямым неветвящимся стволом. Некоторые пальмы ствола не образуют и растут в виде кустовидно расположенных на укороченном стебле листьев. Листья крупные, перистые или веерообразные, пучком увенчивающие ствол. Кроме пластинки и черешка, пальмовый лист имеет основание в виде влагалища, охватывающего ствол. Соцветия крупные, в виде разветвлённого початка или метёлки, обыкновенно пазушные. Цветки многочисленные, однополые, редко обоеполые; иногда двудомные. Двудомность пальм относительная, так как мужские цветки содержат рудиментарный бесплодный пестик, а женские — тычинки, не производящие пыльцы. Околоцветник двойной, правильный, из шести маленьких листочков, расположенных в два круга. Тычинок 6, иногда 9 или 3. Завязь верхняя, из трёх плодолистиков, 1—3-гнёздная. В гнезде по одной семяпочке. Плод — костянка или орех, или ягода. Семена с эндоспермом.

Пальмы — растения тропиков и субтропиков. Помимо своей исключительной декоративности, они имеют крупное хозяйственное значение, и некоторые из них относятся к культурам мирового значения. Таковы, например, кокосовая пальма (Cocos nucifera) и масляная пальма (Elaeis guineensis), важнейшие масличные растения колониальных народов; такова финиковая пальма (Phoenix dactylifera), важнейшее плодовое растение населения Сахары, Аравии, южной Месопотамии и южного Ирана. В СССР пальмы в диком виде не встречаются, а только культивируются, как парковые растения, в субтропиках СССР. Однако некоторые пальмы, вследствие самосева, легко дичают у нас. Финиковая пальма входит у нас в культуру.

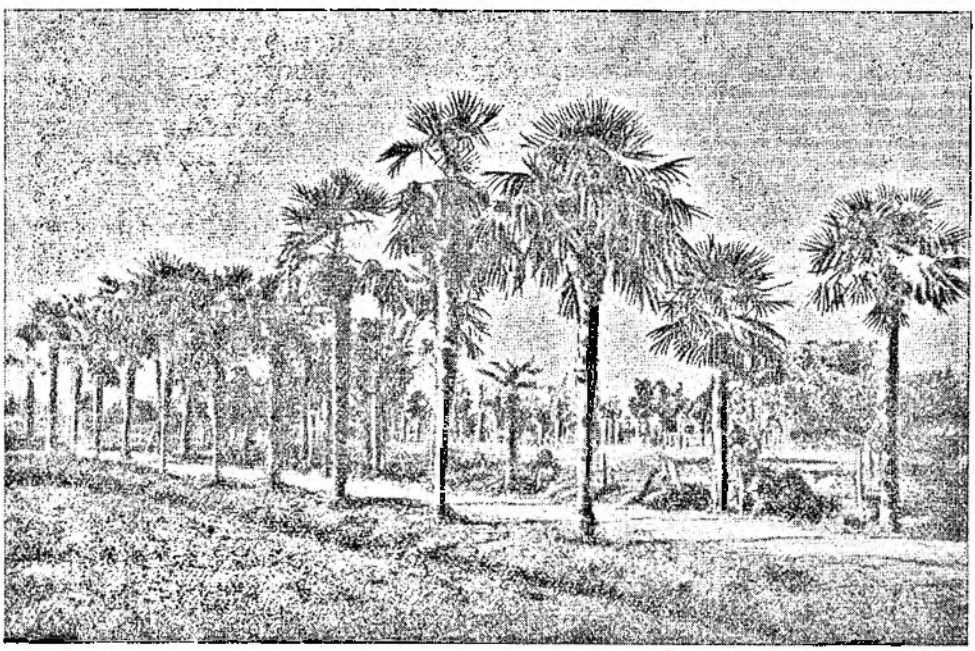


Рис. 457. Аллея веерных пальм в Сухуми.

Финиковая пальма (Ph. dactylifera). Корни дают поросль (характерный признак). Мужской початок на длинном стержне. Цветки многочисленные, мелкие, сидячие. Пыльца мелкая, сухая. Женское соцветие крупнее мужского, зонтиковидное. Цветки более мелкие. Плод — ягода, овальная. Финиковая пальма — красивое дерево с вкусными ягодами, содержащими в вяленом виде до 70% сахара, 2,5% жира и 2% белков. В СССР, в долине р. Атрека, Туркменской ССР, финиковая пальма уже плодоносит.

Веерная пальма (Trachycarpus excelsus). Двудомное растение, с высоким прямым стволом и пучком листьев на верхушке. В СССР пальма достигает 10 *м* высоты. Ствол покрыт основаниями отмерших черешков. Пластинки веерообразно рассечённые. Отлично растёт на Южном берегу Крыма (у моря), на Черноморском побережье Кавказа (от Сочи к югу) и даже в Тбилисском ботаническом саду (при условии окутывания листьев зимой рогожей). В Западной Грузии дичает вследствие самосева. Родина — Япония и Китай.

Хамеропс низкий (Chamaerops humilis). Единственный вид пальмы, произрастающий в диком виде на Средиземноморском побережье и в Западной Европе (Испания, Италия). Пальма карликовая. В СССР отлично растёт на Южном берегу Крыма, Черноморском побережье Кавказа (от Сочи), в Тбилисском ботаническом саду.

Помимо этих пальм, во влажных субтропиках культивируются многолетние вашингтонии, юбеи, сабалы, ливистонии, бутии и пр. Из комнатных пальм наиболее красивы кентии.

Порядок **Початкоцветные (Spathiflorae)**

Многолетние и однолетние травянистые растения, растущие на суше или в воде. Соцветие — початок, обрамлённый покрывалом (влагалищным ли-

стом). Покрывало иногда окрашено и производит впечатление крупного околоцветника. Цветки мелкие, невзрачные, правильные, однополые или обоеполые, околоцветник отсутствует или редуцирован до чешуек. Завязь верхняя, из трёх плодолистиков.

СЕМ. *АРОИДНЫЕ (ARACEAE).* Многолетние травянистые растения, часто с мясистыми крупными листьями и клубнями. Листья прикорневые, черешки длинные, нередко желобчатые; пластинки цельные или надрезанные, сердцевидные или стреловидные, сетчатонервные, с толстыми, выпуклыми на нижней стороне, жилками. Цветки сидячие по окружности мясистого стержня (початка), мелкие, густо расположенные, однополые или обоеполые. Тычинок 6 и более (или 1), иногда сросшихся. Пестик из трёх плодолистиков, завязь 1—3-гнёздная, семяпочки многочисленные. Плод — ягода.

Большинство ароидных — растения тропических лесов. Среди них есть полезные пищевые и технические виды. В СССР 7 родов и 13 видов. Некоторые роды и виды:

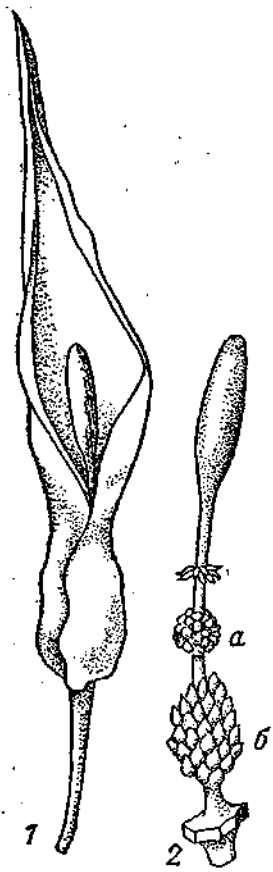


Рис. 458. Аронник (Arum)

1 — початок с покрывалом; *2* — початок без покрывала: *а* — мужские цветки; *б* — женские цветки (схема).

Аир (Acorus). Корневище ползучее. Листья линейные или мечевидные, длинные, покрывало линейное, длинное. Цветки обоеполые, околоцветник из шести раздельных мелких лепестков. Тычинок 6. Плод — сухая ягода.

Ирный корень (A. calamus). Початок зелёный, удлиненно-конический, слегка сдвинутый вбок. Растёт по берегам водоёмов, по всему СССР. Корневище содержит эфирное масло, используемое в промышленности. Листья также эфироносные.

Аронник (Arum). Многолетник, корневище клубневидное. Листья прикорневые на длинных черешках, пластинки крупные. Цветки однополые, без околоцветника, кольцеобразно сидящие на оси нижней части початка. Мужские цветки занимают верхнюю часть, женские — нижнюю. Над зонами мужских и женских цветков расположены зоны бесплодных цветков. Початок окружён окрашенным покрывалом. Плод — ягода.

А. восточный (A. orientale). Многолетник. Покрывало тёмнокрасное. В тенистых лесах Кавказа и Крыма.

Филодендрон роскошный (Monstera deliciosa). Тропическое растение с млечным соком и воздушными корнями. В комнатной культуре.

СЕМ. *РЯСКОВЫЕ (LEMNACEAE).* Безлистные, морфологически крайне упрощённые водные растеньица, имеющие вид округлых пластиночек, плавающих на поверхности стоячих пресных водоёмов или погружённых в воду. Эти пластинки являются изменёнными стебельками. Цветёт очень редко. Цветки однополые, образуются в возникающей пазушке кроющего листа. Мужской цветок единичный, редко их два, состоит из одной тычинки; женский цветок единичный, редко их два, состоит из одного пестика. Семена с эндоспермом. Размножаются ряски вегетативно, «почкованием». Весной в короткий срок заполняют поверхность стоячих водоёмов. Осенью растеньице погружается на дно вследствие заполнения межклеточников водой. Весной снова всплывает.

Ряска (Lemna). Пестик с одной семяпочкой. Каждый стебелёк с одним корнем.

а) Р. трёхдольная (L. trisulca). Многолетник. Пластинка погружена в воду. В стоячих водоёмах, почти по всему СССР. При цветении всплывает на поверхность. — б) Р. маленькая (L. minor). Многолетник. Растеньице плавает на поверхности воды. В стоячих водоёмах по всему СССР. К середине лета неочищаемые пруды сплошь покрываются ряской. Кормовое растение для дикой водоплавающей птицы, а также для домашних уток, гусей и даже свиней. в) Р. горбатая (L. gibba), на юге СССР.

Порядок **Панданоцветные (Pandanales)**

Семейства этого порядка характеризуются длинными, цельными, линейными жёсткими листьями; цветки однополые, однодомные, собраны в початки. Тропические древовидные пандануса (сем. Pandanaceae) у нас не возделываются. Здесь приводится лишь одно семейство рогозовых.

СЕМ. ***РОГОЗОВЫЕ (TYPHACEAE).*** Болотные или водные многолетние растения. Корневища ползучие. Стебли неразветвляющиеся. Листья длинные.

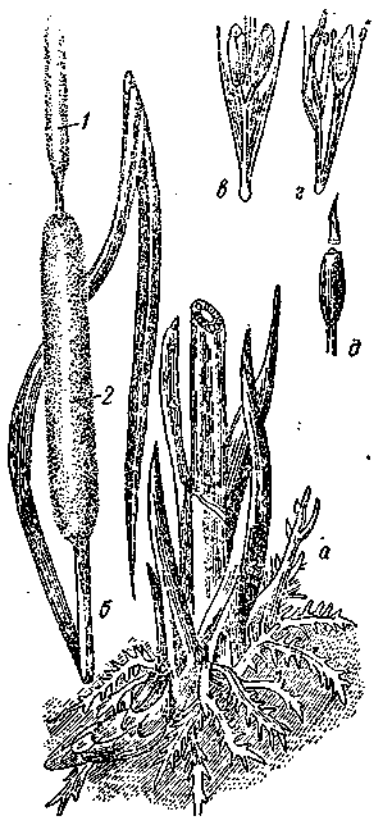


Рис. 459. Рогоз (Typha latifolia)

а — корни и корневища с надземными побегами; *б* — соцветие (*1* — мужские цветки; *2* — женские цветки); *в* — мужской цветок; *г* — женский цветок; *д* — плод.

Цветки однополые, собраны в густые колосовидные соцветия, верхняя часть которого состоит из мужских цветков, а нижняя из женских. Околоцветник отсутствует. Плод — орешек. Растут во всем северном полушарии.

а) Рогоз широколистный (Typha latifolia). Соцветие цилиндрическое, впоследствии тёмнобурое, увенчивает стебли. В изобилии растёт по берегам рек, прудов, в плавнях, канавах, по всему СССР. Обильные заросли в дельте р. Волги. Ценное техническое растение; дает хорошую бумагу; волоски дают набивочный и упаковочный материал. Высушенные листья используются также для прокладки щелей в бочках, для плетения и пр. — б) Р. узколистный (T. angustifolia). Растёт в тех же условиях, также по всему СССР. Употребление такое же. Листья идут на плетение женских шляп.

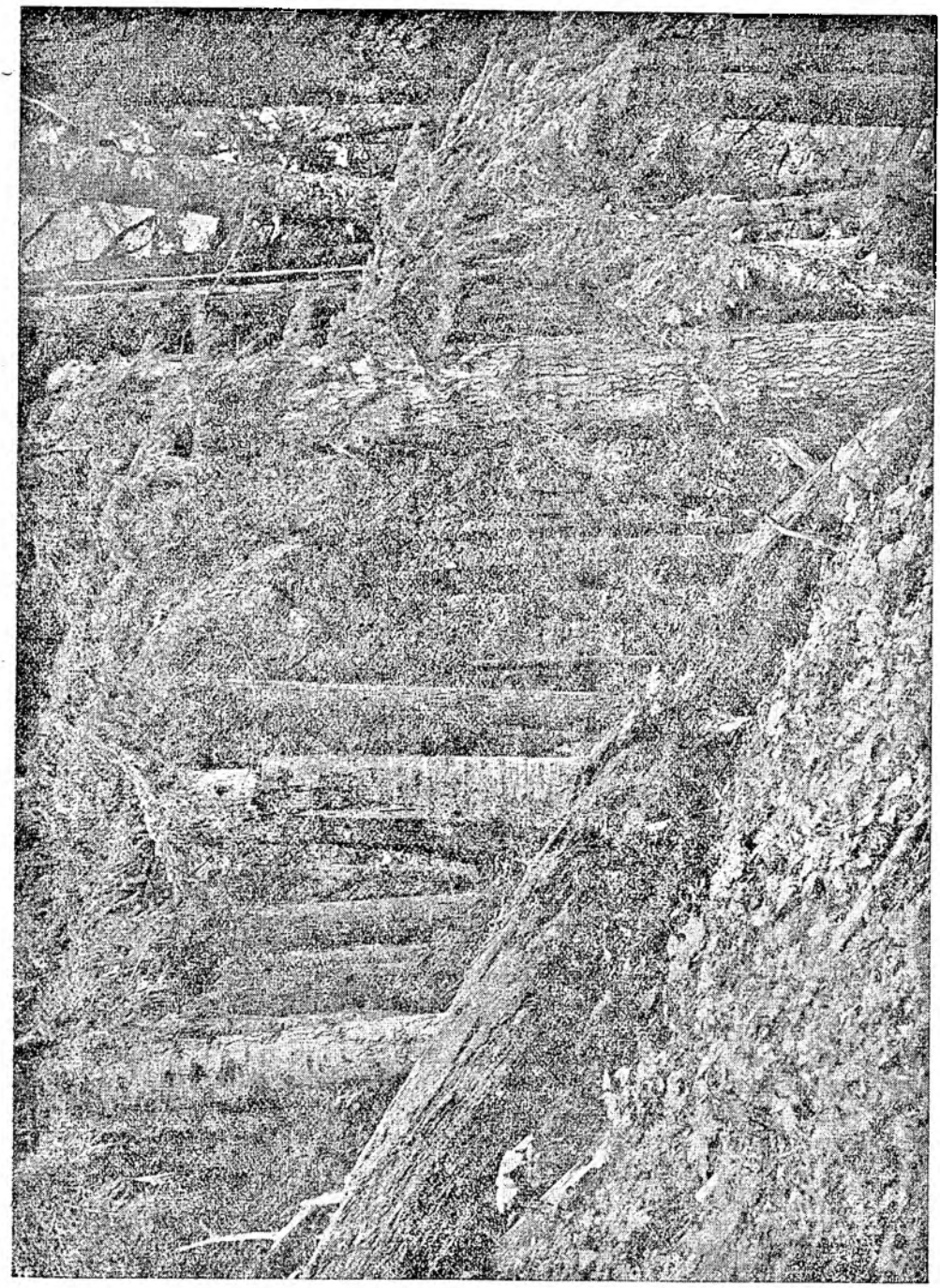


Рис. 460. Пихтовый лес (Abies Nordmanniana).

Глава седьмая

ЭЛЕМЕНТЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ

Ботаническая география изучает растительный покров земного шара, его флористический состав, распределение его по территориям, типы покрова, взаимоотношения между растением и средой, а также растительным покровом и средой в историческом аспекте и в настоящее время. В условиях СССР ботаническая география становится целеустремлённой наукой, в связи с задачами преобразования растительного покрова. Она разделяется на следующие отделы:

а) экология растений, которая изучает зависимость между растением и средой, в которой оно обитает;

б) учение о растительных сообществах, которое изучает совокупность растений на данном участке, их взаимное влияние, видовой состав, отношение к окружающей среде и генезис данного состава;

в) флористическая география растений, которая изучает закономерности распространения и распределения отдельных систематических групп и растительного покрова по территориям земного шара; выясняет причины и границы распределения различных растений;

г) историческая география растений, которая изучает распространение растений и растительного покрова в связи с изменениями земной коры и климатов, выясняя исторические причины их распространения и распределения.

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Единство организма и среды. Каждое растение совершает свой жизненный цикл в зависимости от своей генетической природы и от условий окружающей среды.

Нельзя представить существование зелёного растения вне кислорода, прорастание семян без воды и т. п. Смена времён года существенно отражается на растениях и на растительном покрове; посев растений и уход за ними производятся в определённое время года; растениеводы ищут и находят благоприятные условия для возделываемых растений. Сочетания видов на земном шаре сложились исторически, в процессе естественного и искусственного отборов, на основе наследственной изменчивости, отчасти и гибридизации растений. В естественной обстановке виды развиваются и успешно размножаются там, где они хорошо приспособлены к среде, в которой обитают и одновременно хорошо защищены от ее вредных влияний. Искусственный отбор направляется человеком в соответствии со средой; на этом основано районирование сортов растений и пород домашних животных. Плантации хлопчатника размещают на юге, а не на севере; верблюда разводят в степях, полупустынях и пустынях, а не в лесной зоне.

Как правило, если организмы удерживаются на земле и успешно развиваются, то лишь благодаря приспособительным (к среде) признакам. Растения пустыни в своём облике и цикле развития определены самой пустыней, как

средой. Только долговечная, историческая взаимозависимость их привела к такой организации растения.

Однако не только среда влияет, видоизменяет и отбирает растения, но и последние влияют на среду и изменяют её. На горьком опыте человечество убедилось в огромном влиянии леса на климат, в ухудшении климата от уничтожения лесов. Закрепление движущихся песков при помощи растений благотворно отражается на климате — воздух становится прозрачным, менее нагретым. Эвкалиптовые насаждения осушают сырые почвы. Известно огромное влияние растений на почвообразовательные процессы, структуру почвы, на её химизм, микрофлору, на наземную и подземную фауну, на режим грунтовых вод.

Среда представляет собой сложный комплекс. Сочетание света, воды, температуры, ветров, почвы и многих других условий создаёт среду для растений. Вариации этих сочетаний очень разнообразны. Организация растения, его цикл развития сложились под совокупным влиянием элементов среды. Однако не только комплекс факторов, но и отдельные факторы среды оказывают влияние на формы и функции растения, и нередко из многих факторов один оказывается решающим; так, например, большинство тропических растений погибает при снижении температуры до 0° Ц, а многие — даже при +10° Ц.

Рассмотрим влияние отдельных экологических факторов.

Вода. Из общей ботаники известно, что вода — важная составная часть растительной клетки. Вода обусловливает коллоидное состояние органоидов клетки, растворение многих веществ почвы и продуктов метаболизма клетки, состояние тургора, действие ферментов и пр. Вода воздействует на растения извне в различных формах — в виде дождя, снега, росы, тумана, искусственного полива, грунтовых вод и т. д. Вода растворяет минеральные вещества почвы и поступает с ними в растения, участвуя в процессе фотосинтеза. Транспирация есть также важный физиологический процесс. Многие растения, низшие и высшие, проводят свой жизненный цикл в водной среде. На каждом шагу и в любом природном районе мы убеждаемся в действии воды на растения, в реакции растений на режим влаги.

Главная роль в режиме влажности принадлежит дождям, дождевым водам. Общее годовое количество атмосферных осадков имеет существенное значение. Отдельные тропические районы земного шара, например, юго-восточной Азии, имеют до 10 000 *мм* осадков ежегодно, что приводит, в сочетании с теплом и отсутствием зимы, к необыкновенно пышному развитию растительности. С другой стороны, существуют районы, где годовое количество осадков равно 100—120 *мм*; в некоторых районах наблюдается почти полное отсутствие дождей; так, например, в южноафриканской пустыне Намиб, в районе Вальфишбай, выпадает в среднем 8 *мм* осадков в год. Даже в таких районах существует растительность. Здесь бывают туманы, которые как-то используются растениями. В некоторых местах Канарских островов микроклимат таков, что осадков почти нет, а туманы часты; в этих условиях жители умудряются разводить в ямах, на вулканической почве, виноград.

Но решающее значение имеет не общее годовое количество осадков, а распределение их по временам года, ход выпадения осадков. В тропическом поясе есть районы, где осадки обильно выпадают круглый год. Здесь растения не сбрасывают листву и развиваются наиболее пышно, камбий не приостанавливает своей деятельности. В других районах тропиков существует дождливый и продолжительный бездождный периоды; с наступлением бездождного периода растения сбрасывают листья, в древесине образуются годичные кольца. В пустынях осадки выпадают зимой и ранней весной; именно в этот период пустыня имеет зелёный покров.

Дефицит влаги в известное время года кладёт глубокий отпечаток на растительность. Сухой субтропический климат Средиземья, бездождный в течение всего длительного лета, вызвал распространение растений с вечнозелёными

жёсткими кожистыми листьями, усиленно вегетирующих в дождливую осень и часть весны. Тот же дефицит влаги обусловил распространение так называемых суккулентов — растений с сочными стеблями или листьями, насыщенными запасной водой в особой ткани; у стеблевых суккулентов нередко листья превращены в иглы; таковы, например, кактусы мексиканских плоскогорий.

Луковичные растения являются отображением режима влаги. Они выносят на поверхность земли листья и цветоносы только в сезоны с осадками, большую же часть года укрываются в почве в состоянии покоя; при этом некоторые луковичные пустынь южного полушария, очень крупные, запасают в луковицах воду. В пустыне Калахари огромные заросли дикого арбуза обеспечивают семена влагой для прорастания.

Влияние осадков на характер растительности проявляется очень резко на небольшом расстоянии, когда легко убедиться в решающем значении фактора влаги. Так, например, в Грузии, в Боржомско-Бакурианском районе, распространены буковые, сосновые и елевые леса, роскошные высокотравные субальпийские луга при влажном климате; горный хребет Цхра-Цхаро является резкой границей этого района — по ту сторону его расстилается необозримое безлесное плоскогорье с малым количеством осадков, с засушливым летом. Столь же разительную картину даёт Месхийский хребет, резко разделяющий Закавказье на западное увлажнённое и восточное засушливое. Хребты в подобных случаях являются преградами, задерживающими атмосферную влагу, конденсирующуюся на одной стороне хребта.

Часто можно наблюдать в безлесных местностях галереи приречных тугайных лесов, тянущихся шпалерами вдоль течения рек.

В европейской части СССР имеет место постепенное убывание осадков от западных границ до Средней и, особенно, Нижней Волги, что кладёт глубокий отпечаток на природу этих районов. На западе мы имеем крупные полесские болота; на юго-востоке засуха является периодическим бедствием растениеводства. Точно так же, по направлению от Ленинграда и Карелии на юг, к северному побережью Черного моря, осадки убывают, лес сменяется степью.

Вода влияет на растения и чисто механически; так, например, ливни в горах систематически смывают со склонов растительный покров, и часто лес, сведённый однажды, естественно более не возобновляется (на юге), вследствие сноса почв в низины. Точно так же реки сносят семена и корневища из района верхнего течения в область нижнего течения, где растения от этих семян нередко и распространяются. Избыток влаги часто действует плохо на многие растения. Наблюдается вымокание корней, распространение эпифитотий и т. п. Влага также используется растением при подтаивании снега снизу. Многие луковичные и корневищевые растения вегетируют благодаря первой талой воде снежного покрова — различные подснежники (Scilla sibirica, Soldanella и др.).

Вода влияет на растение прежде всего через почву, поэтому режим влажности в почве имеет огромное значение. Степень насыщенности или дефицит парообразной воды в атмосфере, окружающей растения, имеет также большое значение. Во влажном воздухе рост растений усиливается, так как растение меньше испаряет. В сухом воздухе испарение идет интенсивно и рост ограничивается.

Растения, в зависимости от режима влаги в местах их обычного произрастания, разделяются на следующие категории:

а) г и д р о ф и т ы — водные (цветковые) растения;

б) г и г р о ф и т ы — растения избыточно увлажнённых мест;

в) м е з о ф и т ы — растения достаточно увлажнённых мест;

г) к с е р о ф и т ы — растения сухих местообитаний или же хотя и обеспеченных водой, но таких, где вода является трудно усвояемой вследствие своей низкой температуры (например, на торфяных болотах) или вследствие содержания в ней большого количества солей (солончаки).

Гидрофиты представляют яркий пример влияния среды.

В процессе эволюции некоторые семейства покрытосеменных растений приспособились к существованию в водной среде, претерпев при этом значительные изменения. Части растения, погружённые в воду и в ней проводящие весь свой жизненный цикл, резко отличаются от частей, выставленных на поверхность воды. Некоторые представители семейства частуховых (Alismataceae) имеют три разнохарактерных типа листьев: подводные, простирающиеся по поверхности воды и выступающие над нею. Стрелолист (Sagittaria sagittifolia) тоже имеет троякой формы листья: подводные, плавающие на поверхности воды и выступающие над ней; они резко различны между собой; подводные листья лентовидные на всем протяжении, они лишены черешков; надводные листья с черешками и крупными копьевидными пластинками. Механические ткани в толще воды почти не развиваются, так как плотность и упругость воды сама по себе гарантирует органы растения от опасных толчков, разрывов и т. п. Органы растения часто отличаются сильным развитием аэренхимы, так как растворённого в воде кислорода сравнительно немного. Кислород воздуха через надводные листья в больших количествах накапливается в аэренхиме и поступает во все подводные ткани. Листья, выставленные на поверхность воды, имеют устьица только на верхней стороне листа, нижняя же, соприкасающаяся с поверхностью воды, лишена устьиц, как и подводные органы. Кутикула в воде почти не развивается, и вода может всасываться поверхностью органов. Такое поглощение воды и минеральных солей повлекло за собой слабое развитие проводящей ткани, корневых волосков; слабо развита всасывающая способность корня, который выполняет, главным образом, задачу укрепления растения в подводном субстрате (ил, расселины скал и т. п.). Мезофилл листа не дифференцирован на палисадную и губчатую ткани, а представлен почти одной губчатой, сильно воздухоносной тканью, так как солнечный свет в воде не интенсивный, рассеянный. Упрощение строения хорошо выражено у элодеи, у которой листья состоят всего из двух слоев клеток (кроме самой средней части листа); жилка только одна. Земноводная гречиха (Polygonum amphibium) обладает свойством вегетировать и в воде и на берегу; соответственно местообитанию, она развивает различные по строению листья.

Гигрофиты, мезофиты и ксерофиты являются обитателями суши и различаются по степени обеспеченности влагой. Все они используют почвенную и подпочвенную воду. Происхождение почвенной влаги различное (это подробно излагается в курсе почвоведения). Использование почвенной влаги зависит от величины осмотического давления (сосущей силы корней). Это давление очень высоко у ксерофитов и низко у гидрофитов.

Гигрофиты растут в условиях избыточного увлажнения: в поймах рек, на влажных лугах и под покровом леса во влажных районах. Осмотическое давление у них невысокое и равно в среднем 8—12 атмосферам. Будучи обеспечены влагой, они не имеют приспособлений для защиты от испарения. Наоборот, устьица у них не закрываются, расположены на обеих сторонах листа; листья крупные, голые, кутикула тонкая. Центральный цилиндр развит слабо, сосудов мало, корневая система поверхностная и малоразветвлённая. К таким растениям относятся многие вересковые (Ericaceae), ароидные (Araceae), некоторые бегонии и др. Из культурных растений к гигрофитам можно отнести рис.

Мезофиты растут в условиях достаточного увлажнения, причём выпадение осадков имеет место во все месяцы вегетационного периода. Осмотическое давление у них более высокое, чем у гигрофитов, но меньше, нежели у ксерофитов, и колеблется в пределах 11—15 атмосфер. Мезофиты легко подвержены завяданию. К мезофитам относится большинство луговых злаков и бобовых, как пырей ползучий, тимофеевка луговая, лисохвост луговой, клевер луговой, люцерна синяя и пр. Из полевых культур к мезофитам относятся твёрдые и

большинство мягких пшениц, кукуруза, овёс, горох, соя, сахарная свекловица, конопля и др.; почти все плодовые культуры, за исключением миндаля, винограда, фисташки; многие овощные культуры, как морковь, репа, томат, капуста.

К с е р о ф и т ы растут в условиях постоянного или сезонного дефицита влаги; они обладают свойством приспособления к почвенной и атмосферной засухе благодаря способности коллоидов клетки желатинироваться и переживать при этом неблагоприятный период (Генкель). Физиологическая природа ксерофитов стала ясной после работ Максимова. Настоящие ксерофиты отличаются замедленной транспирацией (особенно в часы зноя), высокой жароустойчивостью, способностью к длительному состоянию завядания. Для выживания и размножения в засушливых условиях ксерофиты обладают различными приспособлениями; осмотическое давление в клетках корня очень высокое и достигает нескольких десятков атмосфер (иногда свыше 100); это позволяет всасывать почвенный раствор при его высокой концентрации и при малых количествах влаги. Временная потеря воды ксерофитами простирается от 8 до 50%. Снижение транспирации до минимума достигается не только желатинированием плазмы, но и попеременным закрыванием и раскрыванием устьиц, защитой устьиц от прямого действия солнечных лучей и от иссушающего влияния горячего ветра; эту защиту осуществляют такие приспособления, как завёртывание листовых пластинок, как густые, ветвистые, белые волоски, наполненные воздухом, отражающие солнечные лучи; под сенью этих волосков устьица защищены словно под пологом леса; сами устьица имеют особое строение: они часто глубоко погружены в ткань листа, засыпаны зёрнышками воска; наружные клеточные оболочки утолщены, кутикула толстая; сосуды с узкими просветами.

Типы ксерофитов разнообразны. Среди них много злаков, солянок, сложноцветных. Настоящими ксерофитами являются некоторые виды полыни (Artemisia glauca, A. campestris), коровяк (Verbascum thapsus), вероника (Veronica incana), виды ковыля (Stipa Lessingiana, S. Ioannis и др.), изень (Kochia prostrata) и др.

П о л у к с е р о ф и т а м и (по Генкелю) являются растения сухих местообитаний, имеющие весьма длинную корневую систему, доходящую в глубину до грунтовых вод, и отличающиеся поэтому интенсивной транспирацией, помогающей им избегать перегрева тканей (жароустойчивость их значительно меньше, чем у настоящих ксерофитов); имея ксероморфную структуру органов, они, однако, не выносят длительного завядания, плазма их неспособна к желатинированию и поэтому засушливый период переносят в состоянии значительного обводнения. Все это обусловлено возможностью использовать грунтовые воды. Осмотическое давление в клетках этих растений высокое. К подобным растениям относятся верблюжья колючка (Alhagi pseudoalhagi, A. kirghizorum), жёлтая люцерна (Medicago falcata), шалфей (Salvia dumetorum), виды эвкалипта и пр. Выделяется ещё особая группа так называемых п о й к и л о к с е р о ф и т о в, не регулирующих свой водный баланс и способных переносить сильнейшее высыхание благодаря лёгкому желатинированию плазмы; к ним относятся некоторые низшие растения — лишайники и сине-зелёные водоросли полупустынь, живущие на почве. Наиболее приспособленными к засушливым районам являются летние растения степей, полупустынь и пустынь.

Луковичные растения составляют особую группу, носящую название э ф е м е р о и д о в. Они не имеют ксероморфной структуры, хотя приурочены к сухим местообитаниям. Только ранней весной или осенью луковицы трогаются в рост. Весной цветут многочисленные виды тюльпана в полупустынях Средней Азии, гусиный лук (Gagea), безвременники (Colchicum) и пр. Летом никаких следов луковичных не видно, листья полностью отмерли. Некоторые виды луковичных цветут осенью, как шафран (Crocus speciosus), пролеска

крымская (Scilla autumnalis). Самый неблагоприятный по влаге летний период эти растения проводят в стадии покоящейся луковицы, поэтому эфемероиды не могут считаться ксерофитами.

Точно так же и растения, называемые эфемерами, не являются ксерофитами. К эфемерам относятся однолетние растения, успевающие пройти свой цикл развития в короткий период ранней весны, когда есть достаточно влаги и света.

Суккулентные растения (кактусы и др.) относятся к особой категории ксерофитов. Они обладают тканями, запасающими влагу, которую по мере надобности расходуют; состав клеточного сока таков, что трудно отдаёт воду, стебли же содержат в тканях крупные водозапасающие клетки и представляются словно «цистернами». Испарение у кактусов протекает более интенсивно ночью, а не днём. Корневая система поверхностная, горизонтальная. Плазма клеток неспособна желатинироваться и засуху переносит в состоянии обводнения. Сосущая сила незначительна.

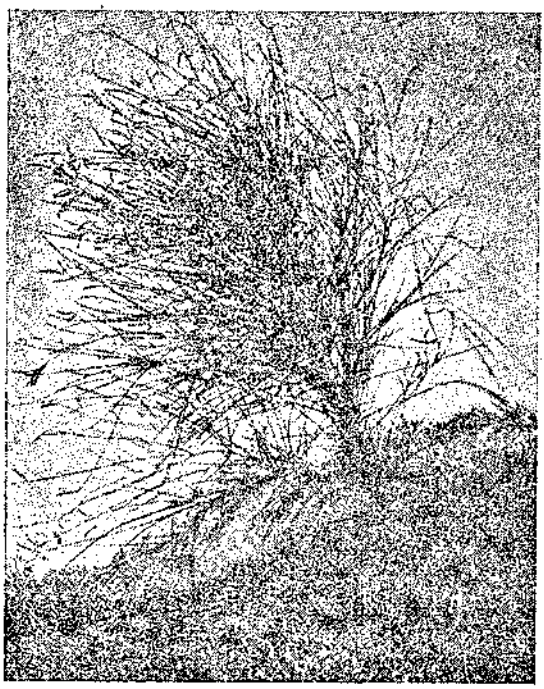


Рис. 460а. Безлистный дрок (Spartium junceum).

Уменьшение листовой поверхности, сведение её к чешуйкам, шипам и т. п. составляет существенный приспособительный признак у многих растений сухих местообитаний. В среднеазиатских пустынях многие растения отличаются своими прутьевидными, почти безлистными ветвями, как, например, миндали из секции Spartioides и Lycioides; ещё резче безлистность выражена у многочисленных видов джузгуна (Calligonum), у видов саксаула (Haloxylon), а из средиземноморских растений — у испанского дрока (Spartium junceum). Средиземноморская группа вечнозелёных ксерофитов, как маслина (Olea europaea), олеандр (Nerium oleander) и др., имеет кожистые, сильно кутинизированные листья; у маслины при этом с завороченными краями.

Обширную ксероморфную группу составляют многие злаки — обитатели степей, сухих лугов, полупустынь, пустынь, — многолетники, образующие плотные дернины с тонкоразветвлёнными корнями, охватывающими пласты почвы, дернины плотно- и многостебельные, с остатками старых стеблей и сухих листовых влагалищ. Зелёные листья таких ксероморфных злаков узкие, мелкоклеточные, свёрнутые в трубку для уменьшения испаряющей поверхности.

К числу ксерофитов могут быть отнесены и растения сильно насыщенных, но чрезмерно засоленных почв, где образуется чрезмерно сильная концентрация солей и гумусовых кислот; осмотическое давление почвенного раствора может даже превышать давление клеточного сока произрастающих на них растений и вызывать плазмолиз и гибель растений, недостаточно приспособленных.

Из культурных растений к природным ксерофитам относятся некоторые сорта пшеницы, ячменя, песчаного овса, сорго, суданки, сафлора, жёлтой

люцерны, житняка. Из плодовых культур ксерофитами являются миндаль, некоторые дикие виды груши и сливы, маслина и др.

Температура. Рост и развитие растений совершаются в определённых температурных условиях воздуха и почвы. Прорастание семян невозможно при температурах ниже 0° Ц, так как необходима жидкая вода для набухания семян и деятельности ферментов. Каждый вид растения имеет температурные оптимумы и максимумы для прорастания своих семян. Подобные амплитуды уровней температуры необходимы не только для прорастания семян, но и для прохождения любой из стадий развития растения.

Лысенко, установив стадийность в развитии растений, показал реакцию каждой последовательной стадии развития на температурные условия; этим объясняется, почему озимые злаки не выколашиваются при весеннем посеве или

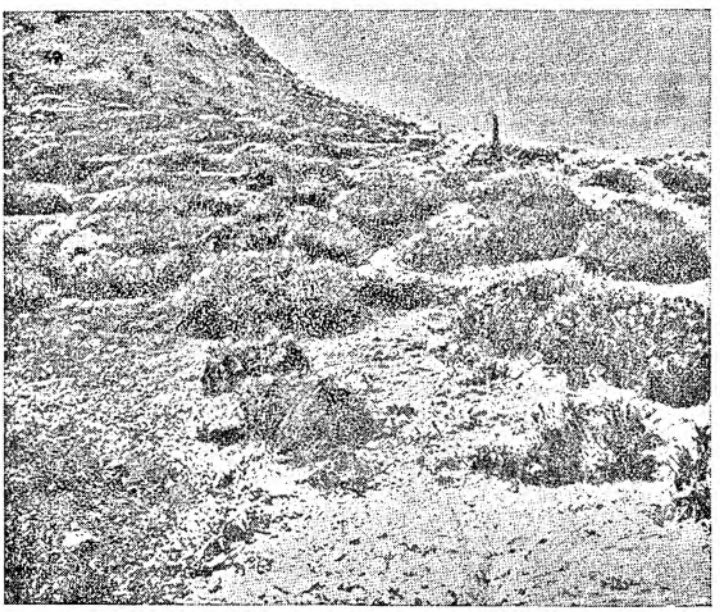


Рис. 461. Подушечная форма растений в горах (Acantholimon).

почему типично двухлетние растения нередко превращаются в однолетние («цветуха»); резко проявляется влияние температуры на южных посадках картофеля.

Рост, фотосинтез, цветение, оплодотворение и другие проявления жизни растения могут проходить лишь в определённых температурных условиях. Тюльпаны в оранжерейной культуре при одних температурах дают красные цветки, а при других — почти белые. Древесные растения тундры, а также высокогорные древесные растения имеют вид приземистых стелющихся кустарников, зимой засыпаемых снежным покровом, защищающим их от очень низких температур. В субальпийской зоне и в тундре Азии такая растительность носит особое название «стланца». На этом основана, между прочим, система стелющегося плодового сада. В горных районах с большими суточными температурными амплитудами растения нередко имеют своеобразную форму распластанных подушек; подушкообразное строение, при плотном расположении многочисленных стеблей, позволяет сохранять внутри подушек влагу и равномерную температуру, так что последняя в утренние часы, после холодной ночи, на несколько градусов выше, чем на открытом воздухе; наоборот, в дневные знойные часы уровни температуры внутри подушки и на воздухе

имеют обратное соотношение. К подобным растениям относятся некоторые виды Acantholimon, Astragalus, Gypsophyla и др.

В тропическом поясе земного шара, где обилие тепла соединяется с обилием влаги, рост растений происходит с наибольшей интенсивностью. При сухости воздуха и почвы высокие температуры приводят к ускоренному прохождению стадий развития. Всем известно, что в знойный и засушливый период цветение наступает очень быстро, притом растения остаются карликовыми. Известны случаи, когда очень жаркая и сухая погода вызывала наступление цветения у однолетних сеянцев кокосовой пальмы.

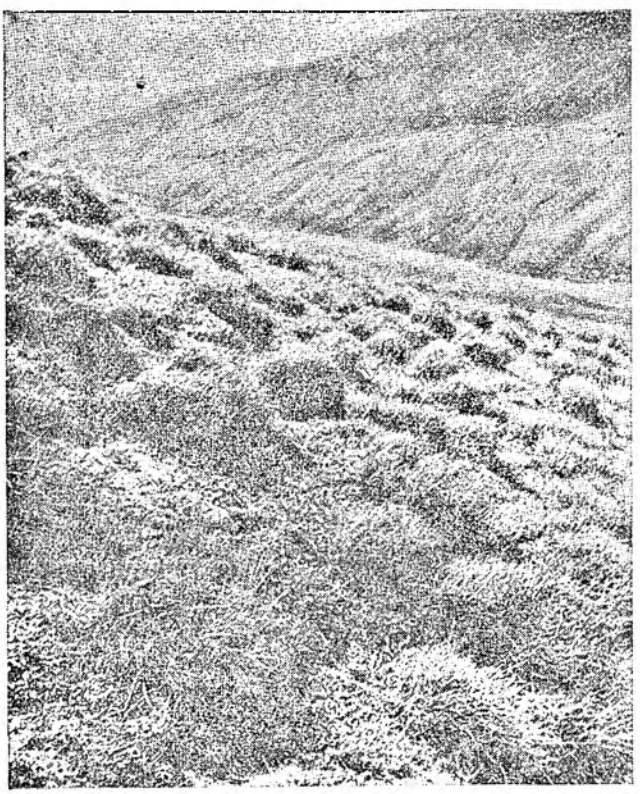


Рис. 462. Тау-сагыз на хребте Кара-тау.

Температура почвы отражается прежде всего на всасывающей деятельности корня. Осенью, когда в умеренных и северных широтах температура воздуха, а затем и почвы, значительно понижается, начинается сбрасывание листьев. Низкими температурами воздуха и почвы объясняется то, что тундра, с ее небольшим годовым количеством осадков (200—300 *мм*), характеризуется летом избыточным увлажнением, так как испарение воды почвой и растениями незначительное; в результате вода застаивается.

Несмотря на низкие температуры в Арктике, растения там всё же вегетируют. Даже на полюсе холода, в якутском Верхоянске, имеется несколько сот видов семенных растений. На огромном материке Гренландии, почти сплошь покрытом колоссальным ледовым куполом, на побережье установлено около 400 видов семенных растений.

Границы и центры распространения многих видов растений нередко совпадают с так называемыми изотермами, линиями, соединяющими местности с одинаковыми годовыми или сезонными температурами. Многие растения обнаруживают исключительную устойчивость к низким температурам. Наши северные вечнозелёные кустарнички, как клюква, брусника и др., наши таёжные деревья, в суровые и длительные зимы промерзают насквозь, без вреда для себя. Арктический хрен бывает застигнут в состоянии полного цветения сильными морозами, и его цветущие побеги не погибают. В высокогорных районах водные растения замерзают по ночам вместе с водой, а днём оттаивают без повреждений. Многие растения тундры обнаруживают явления медленного роста зимой, под снежным покровом (Eriophorum и др.). Широко известны различные подснежники, которые растут при низких температурах. Устойчивость к низким температурам сильно повышается при обезвожи-

вании тканей и ослаблении дыхания. Этим объясняется устойчивость семян к сильнейшим морозам. Следует отметить также, что семена и споры многих растений приобретают всхожесть лишь после промораживания.

Для защиты от гибельного воздействия низких температур растения имеют различные приспособительные свойства и признаки. Одним из них является способность многих растений при наступлении осени и зимы накапливать растворимые углеводы (моно-дисахариды), причём количество их, характер и динамика в течение всего зимнего периода чрезвычайно различны у разных видов и форм растений. Но главная причина холодостойкости связана с типом коллоидов живой клетки. Для многих травянистых растений характерно существование втягивающих корней, благодаря которым зимующие почки корня и корне-

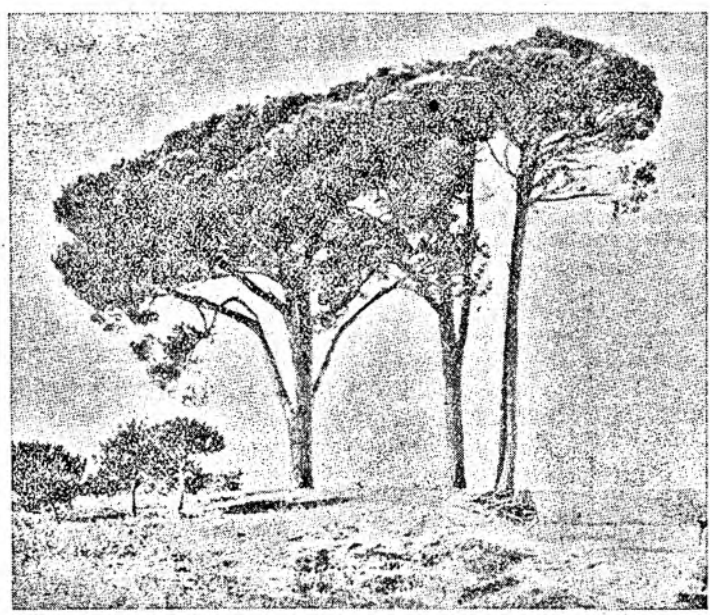


Рис. 463. Световые кроны деревьев: пиния (Pinus pinea).

вищ попадают в более тёплые слои почвы. Наружные ткани — корка и пробка — являются надёжной защитой для многих растений. Устойчивость к низким температурам, так называемая зимостойкость, изучена очень мало. Стремление объяснить гибель растений от морозов одной какой-либо причиной, часто механической (разрыв клеток образовавшимся в межклеточниках льдом), не является исчерпывающим. Для каждого растения и для каждой фазы его развития существуют свои минимальные, максимальные и оптимальные температурные условия. Продолжительность действия температур, температурные амплитуды отражаются на растениях. Тропические растения не выдерживают иногда понижения температуры даже до + 10 ° Ц. Деревья какао при этой температуре сильно страдают. Обширная группа термофильных бактерий начинает свою жизнедеятельность при температуре 45—55° Ц; некоторые водоросли, а особенно бактерии, нормально существуют в горячих источниках (температура до 70° Ц).

Свет. Значение света само по себе ясно уже потому, что зелёные растения развиваются на свету. Без света растения этиолированы, процесс ассимиляции отсутствует. Свет — фактор первостепенного физиологического значения. Многие географы склонны были умалять значение света в ботанической географии, но исследования по фотопериодизму показали, что свет имеет существен-

нейшее значение и в ботанической географии, особенно в флористической географии. В самом деле, непрерывное солнечное освещение в течение нескольких месяцев в северных широтах оказывает огромное влияние на стадии развития у растений. Льны-долгунцы превосходно развиваются на севере именно из-за непрерывного света, обеспечивающего непрерывность ассимиляции. Картофель на севере лучше, чем где-либо в других широтах, образует фертильную пыльцу и даёт плоды. В районе Игарки получены урожаи капусты кочанной, превышающие 100 *т* с гектара. Ряд южных форм однолетников, перенесённый за Полярный круг, успешно там вызревает. Другие растения, напротив, не зацветают при постоянном непрерывном освещении (растения короткого дня).

Количество и интенсивность солнечной энергии, падающей на растения, неодинаковы в разных широтах, на разных высотах, в различные времена года и в разные часы суток. Помимо этого, качество света меняется в зависимости от облачности, насыщенности атмосферы водяными парами, засорённости её пылью в степных и пустынных районах («мгла») и т. д. Количество света, падающего на склон той или иной крутизны или на горизонтальную поверхность, далеко не одинаково, и это резко отражается на растении. Так, например, в горах легко встретить сосну на южном склоне и редко можно наблюдать её на северном. Многие растения не в состоянии жить под пологом леса, так как в густом лиственном лесу сила света нередко в 300—400 раз слабее, чем на открытом месте. Уменьшение силы освещения отзывается на синтезе органических веществ; это влечёт за собой расстройство питания, изменение формы и размеров отдельных органов и всего растения. Колокольчик Campanula rotundifolia при затенении развивает только округлые сердцевидные листья, а на прямом солнечном освещении — удлинённые ланцетные или даже линейные. Вообще форма и расположение листьев и стеблей, даже целых крон у древесных растений, в сильнейшей мере зависят от света. Лианы также являются световыми растениями. Их длинные лазящие или вьющиеся стебли вытягиваются под пологом леса, пока не достигнут крыши его; только здесь развиваются масса листьев и цветки. Большинство зелёных растений характеризуется наличием листовой мозаики. Форма кроны у одного и того же вида в лесу и на открытом месте совершенно различна; сосна в лесу имеет прямой, стройный, высокий ствол, очищенный от сучьев и ветвей, и небольшую облиственную верхушку; тот же вид сосны, выросшей на открытом месте, имеет короткий и толстый ствол, искривлённые толстые ветви и крупную раскидистую крону. Правда, есть данные, которые позволяют считать, что причина отмирания средней и нижней частей кроны в лесах кроется не в пониженной ассимиляции, а в недостатке солей и влаги.

Рис. 464. Световые кроны деревьев: акация (Acacia spirocarpa) в африканской саванне.

Для одних растений важен прямой солнечный свет, даже если он чрезвычайно яркий. Зонтообразные кроны пиний, араукарий, совершенно плоские

распластанные кроны африканских акаций (Acacia spirocarpa и др.) ярко обнаруживают значение такого света. Другие растения, в особенности травянистые лесные, требуют диффузного света, как, например, ландыш, копытень, незабудка, ель и др. Отсюда, между прочим, возникло представление о с в е т о в ы х («свётолюбивых») и т е н е в ы х («тенелюбивых» и теневыносливых) растениях. Весенние лесные травянистые растения в летнезелёных лесах интенсивно развиваются ранней весной, когда лес ещё не имеет густой листвы и солнечные лучи легко проникают под полог леса. За этот период эта весенняя травянистая флора успевает отложить необходимые запасы углеводов на летний период и на перезимовку. К таким растениям относятся п р о л е с к а (Scilla sibirica), ветреница (Anemone ranunculoides), виды хохлатки (Corydalis) и др. Такое растение, как лесная фиалка (Viola mirabilis), образует хазмогамные цветки ранней весной, когда дубовый лес ещё оголён, и клейстогамные цветки, когда он одет листвой и под полог его проникает мало света. К световым растениям относятся сосна, лиственница, ясень, дуб, ива; к теневым — ель, пихта, бук, граб, липа, клён и др. К теневым же относятся многие папоротники и мхи. По данным Залесского, у световых растений листья характеризуются сильным развитием проводящих пучков [1].

Воздух и ветер. Значение воздуха, как экологического фактора, изучено мало. Содержание кислорода и углекислоты в воздухе более или менее близко к норме в разных зонах земного шара. Недостаток кислорода в болотных почвах привёл у многих растений к возникновению в корнях аэренхимы и к образованию специальных дыхательных корней, выступающих из почвы кверху. В лиственных лесах, где почва, богатая растительными остатками, содержит огромное количество бактерий, количество углекислоты в приземных слоях воздуха повышено вследствие дыхания почвенных бактерий (а также грибов и водорослей), и это должно отражаться на жизнедеятельности травянистых растений под пологом леса; возможно, что травянистый подлесок, как экологический тип, в значительной мере специализирован благодаря выделению углекислоты лесными почвами. Различные вредные примеси, содержащиеся в воздухе вблизи промышленных районов, гибельно отражаются на многих растениях. Особенно вредное влияние оказывает сернистый газ, выделяющийся при сжигании в заводских топках сернистого каменного угля. Такие растения, как лишайники, обычно отсутствуют в городах. Древесные растения, как пихта, бук, ель и др., погибают, если воздух постоянно загрязнён сернистым газом.

Установлен следующий ряд газоустойчивых пород (в порядке убывания): х в о й н ы е — сосна, пихта, лиственница и ель — очень страдают; л и с т в е н н ы е — дуб, остролистный клён, чёрный тополь, граб, липа, чёрная ольха, берёза, ясень. В лабораториях быстро погибают культивируемые для опытов водоросли, если имеется проводка светильного газа.

Большое влияние на растения имеет движущийся воздух. Ветер вынуждает растения усиливать транспирацию. Растение на ветру испаряет значительно больше, чем во время штиля. Если при этом ветер горячий и сухой, известный под разными научными и местными названиями (фён, суховей, гармсиль, сирокко), ткани быстро обезвоживаются, баланс влаги в растении нарушается; последствия этого проявляются в виде отмирания почек, завядания молодых листьев, опадения бутонов, щуплости семян и т. п. Во многих местах земного шара ветры носят сезонный характер. Если они тёплые и несут с собой влагу, проходимые этими ветрами области покрываются роскошной растительностью. Такова, например, растительность западной Индии, Индо-Китая, находящихся в течение нескольких месяцев под действием юго-западного

[1] В задачу настоящего учебника не входит изложение фотопериодизма, его значения и объяснение этого явления, так как это составляет предмет физиологии растений.

муссона. Наоборот, если ветер сухой и горячий, он иссушает всё на своем пути, как это мы наблюдаем в пустынях Средней Азии и Африки.

Постоянные ветры одного определённого румба иссушают почки на наветренной стороне деревьев, поэтому ветви развиваются только на подветренной стороне ствола, и крона дерева имеет флагообразный характер. Верхушка кроны часто изгибается в направлении ветра и продолжает рост уже в этом направлении. Так как скорость ветра увеличивается кверху от поверхности почвы, деревья имеют приземистый вид.

Почва. Растение и почва находятся в тесном взаимодействии. В почве растение укреплено своими корнями; из почвы оно добывает воду и минеральные вещества для синтеза органических соединений. Для жизни растения имеют существенное значение многочисленные почвенные факторы, а именно: структура почвы, содержание воды в почве, физические и химические свойства её, температура, аэрация, содержание водородных ионов (реакция среды) и др.

Структура почвы имеет значение для развития корневой системы, для аэрации, для осмотических процессов. В свою очередь, почвообразующие процессы, структура почвы зависят от растений. Растительные остатки, разрушаясь в почве, играют роль почвообразователей. Это разрушение совершается благодаря деятельности бесхлорофилльных организмов — бактерий и грибов. Почвы, лишённые растительного покрова, являются бесструктурными; таковы, например, развеваемые грядовые пески пустынь, частицы которых не связаны между собой, не представляют среды для необходимых физико-химических процессов, характерных для настоящих почв. Превращение таких песков в почву начинается после того, как на них поселяются первые растения (так называемые п и о н е р ы). Они подготовляют арену для появления и расселения других видов растений, что приводит в конце концов к формированию почвы и растительных сообществ.

Разложение остатков растений в виде корней, опавших листьев и т. п. создаёт в почве запасы так называемого гумуса (перегноя), состоящего из перегнивающих остатков растений и животных. Наличие и баланс гумуса и различных его компонентов (гуминовых кислот и пр.) имеют существенное значение для отдельных растений и растительного покрова. Гумусовые кислоты, обладая сродством к аммиаку, освобождающемуся при распаде мёртвых белков, приводят его в связанное состояние, сохраняя азот в почве. Баланс азота в почве также имеет огромное значение для растений. Известно, как велика в этом отношении роль почвенных азотусвояющих и нитрифицирующих бактерий. Процесс накопления азота в почве, производимый одними видами бактерий, связан с противоположным процессом — освобождения азота из почвы, производимым другими видами бактерий. То или иное состояние образования нитритов и нитратов, и их разложения, определяет развитие отдельных видов и сообществ растений.

В северных и умеренно холодных широтах СССР распространены подзолистые почвы. Обилие осадков способствует вымыванию питательных веществ из верхних слоев почвы в нижние и в грунт, где они могут быть использованы не травами с их слабой корневой системой, а деревьями и кустарниками. Верхний слой почвы, вследствие вымывания и выщелачивания солей, состоит из кислого гумуса, поэтому из травянистых растений поселяются здесь так называемые кислые злаки: осоки, кислицы, мелкие кустарнички, многочисленные мхи. Кислый гумус, пронизанный повсеместно грибным мицелием и ризоидами мхов, создаёт подстилку, богатую минеральными солями. Эта же подстилка препятствует испарению подпочвенной влаги. Деревья же с их глубоко проникающей корневой системой, добывающей пищу из глубоких слоев подпочвы, хорошо развиваются в этих условиях.

Когда на подзолах с подстилкой кислого гумуса появляются сфагновые мхи, начинается процесс заболачивания. Сфагны засасывают и удерживают

воду. На этом влажном субстрате поселяются гигрофиты, корни которых выносят низкую температуру торфа и недостаток кислорода. Нарастание торфа ведёт к погребанию в его массе многочисленных растений, как осоки, пушицы, вереск, багульник и др.

В более южных широтах осадков выпадает меньше, а температура значительно выше, испарение преобладает над осадками, которые поэтому не проникают глубоко и обогащают влагой лишь верхние слои. Гумус не промывается, не лишается солей и не является кислым. В этих условиях мы находим чернозёмные степные почвы, богатые питательными веществами в верхних слоях; здесь наблюдается пышное развитие травянистой степной растительности и безлесие степей. Там, где осадков очень мало, соли накапливаются в верхних слоях почвы ввиду быстрого испарения влаги, и тогда происходит засоление почв.

Одни виды растений требуют хороших питательных почв, другие способны хорошо развиваться на тощих почвах. Существует особая группа растений, которая, будучи связана с почвами, богатыми азотом, сопровождает человеческое жилье, в изобилии разрастаясь на навозищах, на огородах, вблизи отбросов и пр. Это так называемые нитрофильные растения.

Установлено большое значение *извести* для растений. По отношению к кальцию растения делят на *кальцефильные* и *кальцефобные*. Кальцефильные растения требуют известковых почв. К ним относятся различные наши степные дикие растения, как, например, порезник (Libanotis montana), солнцецветы (виды Helianthemum), степная астра (Aster amellus) и др., а из культурных растений — кунжут, хлопчатник, виноград, маслина и др. Кальцефобные растения избегают известковых почв и растут на кремневых почвах. К ним относится ракитник, дикий каштан (Castanea vesca), дикие виды люпина (а также культурные), некоторые виды сосны, черника, вереск и пр. Наконец, обширная группа растений индиферентна к содержанию кальция. В последнее время доказано, что значение кальция преувеличено; при соответствующей структуре и влажности почвы многие кальцефобы успешно растут и при наличии кальция свыше 3% в почве.

Довольно разнообразная в видовом отношении группа, преимущественно травянистых растений, приспособлена к засолённым почвам. Это так называемая солончаковая растительность, представители которой называются *галофитами*. Они широко распространены вдоль побережий Каспийского, Аральского и других морей, по берегам солёных озер, на обширных пространствах Сальянской, Муганской и других полупустынь Азербайджана, полупустынь Средней Азии и др. Почвы этих территорий содержат значительные количества хлористого натрия, а также сернокислого натрия (глауберову соль), соли магния и др. Для негалофитных растений 2—3% хлористого натрия в почве уже губительно.

Большинство галофитов, по Генкелю, интенсивно транспирируют и поэтому не способны к длительному завяданию, нуждаясь в непрерывном водоснабжении, которым они обеспечены на солончаках. Некоторые семейства богаты галофитами, как семейство маревых (виды Salicornia и др.), семейство плюмбаговых, семейство сложноцветных (виды полыни) и др. У отдельных галофитов осмотическое давление достигает 150 атмосфер, чтобы иметь возможность всасывать корнями почвенный раствор, осмотическое давление которого тоже весьма высокое.

Некоторые растения, как сосны, обнаруживают способность приспосабливаться к различным почвам и грунтам. Сосну можно видеть в тундре, на подзолах лесной зоны, на песках, на кислых болотных почвах, на известняках и гранитах. Лишь засолённых почв она не выносит. Особая группа растений приурочена к *меловым* обнажениям степной зоны, как некоторые виды

льнянки, пупавки, иссопа, или к меловым горным кряжам (например, в мегрельских «альпах» Грузии).

Физические свойства почвы, как и химические, приводят к специализации растений по типам почв. Известны растения песчаные, скальные, прибрежные и т. п.

Типичные песчаные растения называют п с а м м о ф и т а м и. В наиболее трудном положении оказываются растения барханных (движущихся) песков. Выдувание песка приводит к обнажению корневых систем, надвигание песков угрожает растению полным засыпанием; приземный вихревой ветер, так называемая «позёмка», подсекает всходы псаммофитов. Растениям приходится приспосабливаться не только к подвижности субстрата, но и к недостаточности увлажнения. Более или менее увлажнённый горизонт начинается на глубине в 50 *см*, поэтому всходы псаммофитов быстро развивают главный корень до этого горизонта, пронизывают его, и после этого у них начинается развитие боковых корней в увлажнённом горизонте, причём длина их очень значительна и у некоторых видов, например, джузгуна (Calligonum caput medusae) достигает 20 *м*. В зрелом возрасте такие растения имеют часто две зоны развития боковых корней (см. стр. 104). Но и при этих условиях псаммофиты интенсивно вегетируют только весной, когда пески относительно обеспечены влагой. Транспирация у них сравнительно высокая; псаммофиты расходуют много влаги благодаря тому, что покров, образуемый ими, всегда разрежен, конкурентов по использованию запасов влаги немного. Осмотическое давление клеточного сока сильно повышается в летний знойный сухой период.

Существуют ещё многие другие типы почв, как субстратов для отбора специфических растительных форм. Так, например, в Средней Азии распространены глинистые почвы, являющиеся продуктом сноса почвенного покрова с окружающих гор. В сыром состоянии глинистая почва вязка, в сухом — сильно сжимается, твердеет, трескается, распадается на отдельности, разрывая при этом корни растений. На таких поверхностных глинистых почвах в сухих местностях поселяются эфемеры. В горах сильно распространены каменистые почвы, состоящие из продуктов разложения известняка, кристаллических сланцев и т. п. На таких местах приспособлены жить также специальные виды растений, в основном ксерофиты.

Исключительное значение в развитии растений имеет действие так называемых в о д о р о д н ы х и о н о в (ионы H или OH). К и с л о т н о с т ь почвенного раствора определяется содержанием в нём положительно заряженных водородных ионов (H^+). Щ е л о ч н ы е почвенные растворы содержат о т р и ц а т е л ь н о з а р я ж е н н ы е г и д р о к с и л ь н ы е и о н ы (OH^-). В н е й т р а л ь н о м растворе и водородные и гидроксильные ионы находятся в равном числе. Для обозначения степени щёлочности или кислотности раствора служит количество водородных ионов на 1 *л* раствора, т. е. концентрация положительно заряженных ионов. Эта концентрация выражается величиной (показателем концентрации) pH. Величина pH в каждом конкретном случае показывает кислую, нейтральную или щелочную реакцию почвы. pH определяется очень быстро колориметрическим и электрометрическим методами и выражается цифрой в пределах от 0 до 14,0 pH (для почв от 3,0 до 11,0), причём высокие цифры указывают на щелочную реакцию, низкие — на кислую, а средние (6,0) — на нейтральную реакцию почвы.

Различные виды растений приспособлены к существованию в определённых границах этого показателя кислотности (pH). Не только высшие растения, но и почвенные бактерии, как азотусвояющий Azotobacter, способны жить лишь в определённых границах pH. Концентрация водородных ионов обусловливает различные физико-химические процессы в почвах и оказывает значительное влияние на рост растений и на характер растительного покрова. Большое значение имеет воздействие водородных ионов и ионов кальция.

Биотические факторы. Жизнь зелёного семенного растения связана с другими живыми организмами. Почва, как питательный субстрат для семенного растения, подготавливается деятельностью множества организмов. Сюда относятся прежде всего микроорганизмы — различные бактерии, разлагающие растительные остатки, связывающие атмосферный азот (нитрофицирующие и клубеньковые бактерии); многочисленные грибы, оплетающие почвы своими нитями или живущие в симбиозе с корнями растений (микоризы); дождевые черви, эти полезнейшие пахари почв; различные землерои, по ходам которых легко продвигаются корни растения. Разумеется, не все живые обитатели почв являются полезными. Немало насекомых и млекопитающих животных наносят вред растениям, объедая их корни и надземные части, — различные медведки, личинки майского жука, кроты, суслики и пр.

Весьма велико влияние растений друг на друга, а также влияние человека на растение, на его природу и условия развития. В результате деятельности человека изменяются и преобразуются растительные ландшафты в сравнительно короткий срок. Творческая роль человека в процессе производственной деятельности осуществляется как в изменении природы растительных организмов, так и в преобразовании зональных природных условий для решения задач, стоящих перед плановым социалистическим хозяйством (например, великий Сталинский план борьбы с засухой в лесостепной и степной зонах СССР; орошение Ставропольщины и многое другое).

Воздействие комплекса экологических факторов. В природе растения совершают свой жизненный цикл под комплексным воздействием среды. Среда и человек производят отбор растительных форм из того неограниченного многообразного материала, который доставляется изменчивостью растений. Изменяемость среды в природе — процесс непрерывный, но во времени он укладывается в сезоны, а иногда в искусственно приданные ему рамки. Ветер, вода, птицы, животные и особенно человек могут переносить целые растения, части его или семена из одних условий обитания в совершенно другие, и это на многих растениях скажется быстро и резко, на других — медленно и на-глаз незаметно. Известны 30-летние опыты Боннье по выращиванию видов растений одновременно в двух совершенно различных экологических пунктах — в ботаническом саду под Парижем и в швейцарских Альпах, а также Пиренеях, на высоте 2000 *м* над уровнем моря. Он испытывал таким способом большое число растений и убедился, что значительная часть растений просто не выдержала столь резкого изменения среды и погибла, другая часть растений настолько изменилась в своей морфологической организации, что стала неузнаваемой. На большой высоте, в горах, у растений побеги стали сильно укороченными, и растения из высоких и прямостоячих стали подушечными или розеточными; цветков стало меньше, но зато они увеличились в размерах и стали яркоокрашенными и т. д. При обратном переносе растений в привычные условия обычное строение их восстановилось. Боннье разделял особи растений вдоль на две половины, и одну из них высаживал в горах, другую — на равнине (как выше указано). После долгих лет культуры в столь различных условиях он установил, что горные объекты приобрели устойчивый облик альпийских видов, сходный с типично альпийскими родственными видами. К таким изменившимся видам относятся Silene inflata (ставшая сходной с S. alpina), Juniperus communis (ставший вполне сходным с J. nana) и др., — всего около 20 видов. Опыты Боннье были повторены Клементсом, который подтвердил подобные изменения на многих других растениях, в том числе на злаках. Оба автора установили, что изменению подвергаются почки.

Комплекс факторов среды глубоко отражается на ритме роста и развитии растений. В разных точках земного шара растения растут и развиваются либо непрерывно (во влажных тропиках), либо на некоторое время вступают в период покоя, что является результатом отбора на фоне сезонных изменений климата,

Во влажных тропиках, при равномерно тёплых температурах и обеспеченности влагой в почве и воздухе в течение круглого года, растения одного и того же вида непрерывно вегетируют.

В тех тропических районах, где дождливые сезоны периодически сменяются засушливыми, у растений имеет место наступление периода покоя на время засухи. Деревья сбрасывают листву. Такие районы имеются в Индии, в Бразилии, Абиссинии и др. Иногда таких периодов бывает несколько в течение года (Ява). В процессе естественного отбора постепенно и отобрались в природе формы с длительным периодом покоя. Преждевременное пробуждение приводило к исчезновению подобных форм.

В умеренных широтах периоды покоя вызываются не только засухой. Низкие температуры осени, предшествующие зимним морозам, вызывают наступление листопада. Это — внешнее выражение зимнего покоя у растений. К этому времени растения успевают накопить запасные питательные вещества в виде крахмала и других углеводов. В течение зимы, при больших морозах, крахмал в запасающих тканях переходит в растворимые углеводы, моно- и дисахариды или частично в масло, баланс которых в известной мере защищает растения от вымерзания. Перед наступлением весны эти вещества снова превращаются в крахмал. Но основное значение в наступлении зимнего покоя имеют незначительный доступ кислорода (по Лысенко) и изменение коллоидов плазмы, обезвоживание её.

Луковичным растениям также свойствен период покоя, и притом нередко не один, а два. Один вызывается понижениями температуры, другой — наступлением зноя и засухи. Луковицы, защищённые в почве низовыми чешуйчатыми листьями, обогащённые углеводами, свободно перезимовывают в почве. Однако покой в луковицах лишь кажущийся: летом в них проходит процесс спорогенеза (в бутонах), а зимой — развитие гаметофитов. Осенью луковицы закладывают все органы, которые развернутся над поверхностью земли уже весной.

Зимний покой у одних растений длительный, у других короткий. Но и длительный покой у одних растений легко прерывается, у других он глубокий. Это имеет существенное значение, так как зимние оттепели нередко провоцируют прекращение зимнего покоя, в растении начинается движение пасоки, а последующие морозы губят растение. Нередко глубокий зимний покой связывается с морозостойкостью растения. Дуб не отличается глубоким покоем, и морозостойкость его значительно меньше, нежели у липы или ясеня, отличающихся глубоким покоем. Однако жимолость весьма морозостойка, хотя и не имеет глубокого зимнего покоя.

Жизненные формы. В результате длительного, исторического взаимодействия растений и среды, в природе земного шара отобрались не только физиологические типы растений (ксерофиты, гигрофиты и др.), но и так называемые жизненные формы растений. Впервые понятие о растительных формах дал Гумбольдт, вкладывая в них лишь морфологическое содержание. Так, пальма, кактус, лиана и т. п. представляют собой «растительные формы». Однако экологический принцип не был вложен Гумбольдтом в понимание этих растительных форм [1].

Жизненная форма — это внешний облик растительного организма, возникающий исторически в связи с постоянно окружающими его условиями существования. Таким образом, жизненная форма — понятие экологическое; с изменением условий существования одна жизненная форма сменяется другой. Основное значение в естественном отборе жизненных форм имеют те факторы, которые находятся, как принято говорить, «в минимуме», — температура и осадки прежде всего.

[1] Краснов был первым, давшим понятие о жизненной форме (1888 г.). В дальнейшем Пачосский и Келлер развивали учение о жизненных формах.

Под жизненной формой поэтому надо понимать такой морфологический тип, у которого под влиянием среды (с которой он исторически связан) выработались экологические приспособления для переживания неблагоприятного сезона. Соответственно этому различают шесть групп жизненной формы у растений:

1. Фанерофиты — растения с открытым расположением почек возобновления, находящихся сравнительно высоко над поверхностью почвы. К таким растениям относятся прежде всего деревья и кустарники.

2. Хамефиты — растения, у которых почки возобновления находятся в приземных частях побегов, защищаемых зимой снежным покровом. К ним относятся различные полукустарники и мелкие кустарнички, вроде брусники, толокнянки, барвинка, древовидного пеона и пр.

3. Гемикриптофиты — растения, у которых почки возобновления закладываются на уровне поверхности почвы, а все надземные части растения на зиму отмирают. Сюда относятся многие многолетние травы.

4. Геофиты — растения, у которых почки возобновления скрыты в почве и закладываются на корневищах, клубнях, луковицах и т. п.

5. Гелофиты — многолетние травы с корневищами в болотах (рогоз, аир и др.).

6. Терофиты — однолетние травы, лишённые способности закладывать зимующие почки и размножающиеся только семенами.

Внутри каждой из этих групп существуют подразделения. Так, например, фанерофиты бывают гигантские, карликовые, среднего роста; с защищенными почками и незащищёнными; вечнозелёные и листопадные; суккулентные (кактусы); эпифитные и т. д. Гемикриптофиты бывают розеточные или со стелющимися побегами и т. д.

Изложенная система, наряду с её простотой, отличается всё же недостатком исторического содержания. Но другой пока не существует.

Физиономическую систему жизненных форм (т. е. основанную на внешней форме растений) можно представить в следующем виде:

1. Деревья: летнезелёные (с опадающими на зиму листьями), вечнозелёные, широколистные и вечнозелёные хвойные.

2. Кустарники: летнезелёные, вечнозелёные (лиственные и хвойные).

3. Кустарнички: летнезелёные, вечнозелёные игловидные или чешуйчатые (вереск и др.).

4. Полукустарники.

5. Растения-подушки (характерные для нагорных полупустынь, для альпийских зон и пр., как астрагалы, альпийские кампанулы, живучки).

6. Суккуленты (стеблевые и листовые).

7. Лианы (деревянистые и кустарниковые).

8. Травянистые и папоротникообразные растения (наземные, эпифитные и водные).

9. Мхи и низшие растения.

Кроме жизненных форм, существуют еще экотипы. Экотипами называются такие самостоятельные вариации в пределах вида, которые возникли как специальные наследственные формы, связанные с определённым типом местообитания. Вид, занимающий обширную территорию, например, целый континент, под влиянием различных условий местообитания в разных концах континента как бы рассыпается на ряд экотипов. Последние могут различаться между собой по общей организации, высоте, количеству стеблей и облиственности, длине вегетационного периода, продуктивности, устойчивости к болезням, по химическим особенностям, морозостойкости и засухоустойчивости и т. п. Дикие и культурные виды дифференцируются в экологиче-

ском отношении. Если вид распространён на обширной пересечённой территории, он распадается на ряд экотипов, т. е. он представляет собой собрание, популяцию экотипов [1]. Каждый экотип — это ответ растения на определённое местообитание. Популяция подвергается естественному отбору, который сохраняет одни экотипы (в данных условиях среды) и уничтожает другие.

В СССР для многих видов легко обнаружить экотипы: луговой, степной, альпийский, субальпийский, раннеспелый, позднеспелый и т. д. Так как экотипы географически разобщены, они обычно вынуждены скрещиваться и вообще размножаться лишь в пределах своего экотипа.

Практическое значение экотипов очень велико для травопольной системы земледелия, так как позволяет растениеводам отбирать их из популяции и использовать для определённых районов. Экотипы клевера, люцерны, тимофеевки, мятлика и других кормовых растений составляют основу травосеяния. Это же относится к экотипам зерновых, масличных и других растений.

Изменчивость под совокупным влиянием факторов среды имеет огромное практическое применение. Выяснено, что в СССР вегетационный период одного и того же сорта пшеницы укорачивается от севера к югу, качественный состав и высыхаемость масла у льна улучшаются от юга к северу, содержание белка в зерне пшениц повышается от северо-запада к юго-востоку и т. д. Вместе с тем, установлено, что растение, продуцирующее на родине какое-либо вещество, иногда не образует его в новых районах.

На основе изучения взаимодействия организма и среды возник особый раздел биологии, носящий название ф е н о л о г и и. Фенология занимается учётом сезонных явлений в природе, как, например, пробуждение после зимнего покоя, прорастание семян, начало кущения, начало цветения и т. д. Фенологические наблюдения, накопленные в каком-либо районе в течение многих лет и сопоставленные с ходом метеорологических элементов, дают картину поведения видов и экотипов в данном районе; на основании её можно судить о пригодности растения для практических целей и об изменениях, происшедших в растении при переносе с родины в новые районы; о средних сроках наступления и прохождения фаз развития растений и т. д.

Основоположником экологической эволюции растений является Келлер. Ему принадлежит ряд классических исследований в области экологии степных, полупустынных и пустынных растений. В своей последней монографии «Основы эволюции растений» Келлер представил многочисленные факты по эволюционной экологии и по наследованию приобретённых признаков. Приведём здесь несколько его положений [2]:

«1. Есть подавляющая масса фактов, показывающих, что ненаследственные и наследственные изменения идут в одном и том же направлении и часто по внешности неотличимы.

2. Давно установлено множество случаев, когда, по мере перехода наблюдателя от одного местообитания к другому, один вид как бы на глазах превращается в другой.

3. Еще не было, да и не может быть, такого случая, чтобы новый вид возник в природе на основании какой-либо вредной мутации. Напротив, известно немало примеров, когда под непосредственным воздействием условий существования в опытах возникали формы растений, которые с точки зрения систематики представляют собой отдельные виды и действительно описывались как таковые.

4. В индивидуальном развитии растений мы часто наблюдаем смену признаков и свойств, которые соответствуют видовым и даже родовым различиям.

---

[1] Популяция — совокупность индивидуально различных растений, принадлежащих к одному виду и населяющих определённую территорию.

[2] Б. А. К е л л е р. Основы эволюции растений, 1948, стр. 202.

5. Возможность унаследования так называемых благоприобретённых признаков доказана прямыми опытами мичуринской школы. Сюда относятся в особенности опыты Т. Д. Лысенко и его сотрудников по переделке озимых растений в яровые и обратно и по изменению потомства под влиянием вегетативной гибридизации. В свете этих опытов новый вес приобретают результаты соответствующих старых исследований, которые были в пренебрежении под давлением формальной генетики.»

ПОНЯТИЕ О РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Если экология изучает взаимодействие организма и среды, то учение о растительных сообществах имеет дело уже не с отдельными растительными организмами, а с растительными покровами, которые также находятся во взаимодействии со средой. Растительный покров на какой-либо территории представляет собой не случайный состав растений, а закономерное сочетание. Виды в растительном покрове не просто растут по соседству, не являются независимыми, изолированными единицами, а сосуществуют на арене борьбы за источники пищи, за площадь, свет, влагу и пр. Поэтому растительный покров обычно представляет собой вполне закономерное сообщество видов, сложившееся в результате постепенного формирования на основе различных экологических особенностей видов и на основе борьбы между ними за существование. Каждый вид, обладая теми или иными приспособлениями, подвергается отбору в растительном покрове, и шансы его на размножение в данном покрове, на вытеснение конкурентов или на совместное существование с ними определяются его экологическими свойствами. Более или менее определившееся (но, конечно, не стабилизировавшееся) растительное сообщество должно состоять из видов с различными экологическими особенностями. Под растительным сообществом надлежит понимать всякую совокупность растений на данном однородном участке территории, находящуюся в состоянии взаимозависимости и характеризующуюся как определённым составом и строением, так и определённым взаимоотношением со средой. Эта взаимозависимость определяется тем, что виды в сообществе в той или иной степени ведут борьбу за существование из-за средств жизни; вместе с тем, одни из видов изменяют среду для существования других видов.

Под учением о растительных сообществах надо понимать часть ботаники, изучающую сообщества в отношении их строения, развития, классификации и распределения. (Сукачев.)

Типы сообществ слагаются исторически; они, следовательно, эволюционируют, принимая на данном этапе то или иное сложение (структуру), отражающее взаимоотношения между членами сообщества и между ними и средой.

Растительные сообщества изучаются в отношении их видового состава, жизненных форм, входящих в их состав, характера местообитания, географического положения и распространения, хозяйственной годности, а также в отношении динамики их. Характер их может меняться посезонно или же, вследствие изменившихся внешних условий (осушение местности, усиленный выпас и т. п.), данное сообщество может исчезнуть и замениться новым.

Между видами в сообществе происходит непрерывная борьба. Виды уживаются, если их корневые системы занимают различные ярусы; у одних видов корни занимают верхний горизонт, у других стержневые корни проникают на значительную глубину и поэтому не конкурируют с первыми; третьи виды устраиваются в свободных промежутках. Если встречаются в одном горизонте многие виды, между ними конкуренция обостряется. В сообществе разные виды располагаются не только подземными, но и надземными ярусами. Одни виды занимают верхний ярус — это световые растения, отличающиеся интен-

сивным ростом; другие виды составляют средний ярус; третьи, будучи настоящими теневыми видами, свободно вегетируют в нижнем ярусе, не испытывая угнетения верхними ярусами. Число ярусов бывает различным. Виды, находящиеся в разных ярусах, меньше конкурируют между собой, нежели виды из одного яруса. Однако это не значит, что самый верхний ярус мало влияет на самый нижний. Напротив, во многих случаях эта зависимость велика и даже имеет решающие последствия. Так, например, если вырубить лесные деревья, составляющие верхний ярус, то открывшийся широкий доступ света может погубить другие виды или сеянцы того же вида в подлеске. Заболачивание леса, производимое моховым покровом, может вызвать гибель видов из самого верхнего яруса, т. е. части деревьев леса.

Таким образом, сообщество часто состоит из нескольких ярусов. Самый нижний ярус часто представлен низшими растениями: грибами, водорослями и пр. Растительное сообщество, следовательно, представляет совокупность высших и низших растений в данном покрове. Бывает, что растительный покров состоит из чистых зарослей одного вида. Такой покров кажется одноярусным. Правда, при более детальном изучении легко обнаружить ярус низших растений, поэтому одноярусные покровы вряд ли возможны. К таким предполагаемым чистым покровам можно отнести заросли солероса (Salicornia herbacea) на мокрых солончаках или тугайные заросли кендыря (Apocynum sibiricum). Многоярусные сообщества можно наблюдать, например, в лиственных лесах лесостепной зоны СССР: лес, кустарниковый подлесок, несколько ярусов из трав (высокорослые, низкие, стелющиеся), куртинки мхов, шляпные грибы с микоризами, бактерии.

В многочисленном растительном сообществе различают виды, господствующие в основном ярусе, занимающие в нём наибольшее пространство и определяющие тип сообщества; такие виды называются эдификаторами; следующий за ними вид носит название субэдификатора, затем идут второстепенные виды.

По своему происхождению сообщества бывают природными (естественными) или антропогенными (т. е. обязанными своей структурой вмешательству человека).

К антропогенным сообществам надо отнести и культурные сообщества, создание которых прежде всего осуществляется нашим сельским и лесным хозяйством. Введение травопольных севооборотов, организация полезащитных полос, посев полевых и луго-пастбищных травосмесей представляют собой создавание культурных сообществ. Эти мероприятия преследуют задачу восстановления плодородия почвы полевых угодий.

Растительные сообщества бывают сходными, но не тождественными. Сходные сообщества объединяются в один тип (ассоциацию). Ассоциация есть объединение сообществ, представляющих однотипичные системы. Ассоциация — это основная единица. Она физиономически отчётлива и устанавливается обычно по преобладающему фоновому виду. Примером близких ассоциаций может служить луг в лесостепной части РСФСР с неоднородным рельефом, постепенно понижающимся (террасами) по склону к реке; сверху донизу можно установить несколько ассоциаций. Верхняя ассоциация, где сток воды бо́льший, а подпочвенной влаги меньше, будет ксерофильной ассоциацией; но ближе к пойме, к руслу реки, ассоциации будут носить мезофитный и, наконец, гигрофитный характер. В верхней ассоциации преобладающую роль играет, например, костёр безостный (Bromus inermis), остальные виды играют подчинённую роль. Такая ассоциация будет называться костровой (Brometum). Следующая, в которой преобладают, допустим, овсяница красная (Festuca rubra) и бобовые растения, может называться бобово-овсяницевой ассоциацией. Далее книзу будут последовательно простираться полевичная ассоциация (из

Agrostis alba), лисохвостная и, наконец, самая влаголюбивая мятликовая ассоциация, в которой преобладающее положение занимает мятлик болотный (Poa palustris). В каждой из этих ассоциаций сообщества состоят из видов, закономерно приспособившихся к совместному произрастанию в данных экологических условиях. Так, например, в ассоциации лисохвоста (Alopecurus pratensis) можно увидеть следующие сопровождающие растения: полевицу белую, герань луговую, одуванчик, кровохлёбку и др. Подобная смена ассоциаций, обусловленная изменением влажности и солевого режима, составляет экологический ряд[1]. Учёт ассоциаций имеет не только теоретическое, но и практическое значение. При оценке лугов и пастбищ основное внимание обращается на характер растительной ассоциации. Только определённые ассоциации имеют крупное кормовое значение. Можно признать луг непригодным в кормовом отношении, если он содержит ассоциацию луговика (Deschampsia caespitosa). Если, например, поставлена задача производить сбор семян дикорастущего тмина (Carum carvi) как эфиромасличного сырья, то оказывается, что его надо искать на рассматриваемых луговых терасах в ассоциации лисохвоста, а не овсяницы овечьей.

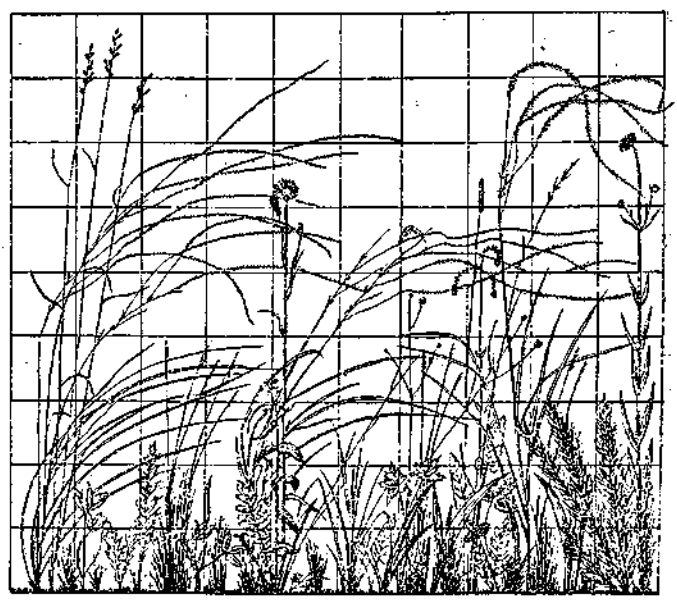


Рис. 465. Схема одного из аспектов степного растительного сообщества.

Каждое сообщество на протяжении года переживает смену фаз. Ранней весной оно характеризуется расцветом одних видов, в то время как другие лишь пробуждаются к жизни; в конце лета, наоборот, первые виды уже незаметны, листья их отмерли, семена осыпались, зато другие виды вступили в стадию полного цветения. Соответственно этому характер сообщества сильно изменяется по сезонам. Такие меняющиеся в физиономическом отношении сезонные проявления называются фенологическими аспектами.

Растительные сообщества должны изучаться в плане развития их; они подвижны, не имеют застывших форм и качественно меняются в непрерывном ходе развития. В них постоянно появляются новые виды; характер развития, семенная продуктивность видов меняются по годам; колебания погоды, колебания климата, почвенные процессы (и многие другие) отражаются на долговечности сообществ.

В лесной зоне, например, многие сообщества постепенно и неуклонно завершаются болотом. Эта стадия, однако, не означает полной устойчивости сообщества, а лишь более длительный по времени этап.

Смена сообществ слагается из сменяющих друг друга стадий; начальная стадия обычно состоит из одного характерного травянистого вида, к

[1] Экологические ряды установлены Келлером.

которому постепенно примешиваются другие травы, обусловливая наступление разнотравной стадии; если климат благоприятствует, появляются сеянцы заносных кустарниковых и древесных пород, пока, наконец, не появится древесный эдификатор, на долгое время определяющий сообщество. Оно может существовать более или менее продолжительное время, изменяясь медленно, сохраняя такое же условное кажущееся постоянство, как условно устойчивыми кажутся нам виды растений.

Экономическое значение растительных сообществ огромно. На основании детального изучения устанавливается промышленная и сельскохозяйственная ценность лесных площадей, кормовых угодий (луговых, пастбищных, сенокосных), водных планктонов (как рыбных кормовых угодий), торфяников и др. Можно устанавливать по сообществам перспективы мелиорации, перспективы освоения земель для заселения, для звероводства, для пушного промысла, для охоты и т. п.

Понятие о растительности и флоре. Совокупность растительных сообществ на данной территории называется растительностью. Различают четыре главных типа растительности:

1) древесно-кустарниковый тип (вечнозелёные лиственные, вечнозелёные хвойные, листопадные; влажного, сухого и других климатов; с листьями лаврового, жёстколистного, верескового и других типов);

2) травянистый тип (наземные или водные травянистые сообщества; вечнозелёные; травянистые покровы степей, лугов, болот и пр.);

3) пустынный тип (пустыни сухого и холодного климатов; пустыни каменистые, засолённые, песчаные и др.);

4) «блуждающий» тип, состоящий из сообществ, представленных низшими видами, не прикреплёнными к субстрату. Сюда относятся растительные сообщества планктонов и почв.

Что касается термина флора, то под ним следует понимать совокупность систематических единиц (видов, родов, семейств и пр.) на определённой территории.

ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

Ареал и его типы. В процессе борьбы за существование каждый вид растения обладает свойством распространять свои зачатки (семена, споры, корневища и пр.) на возможно большую территорию. В результате сложных взаимоотношений между видами и средой создаётся (во времени и пространстве) ареал вида. Ареалом называется территория земной поверхности, занимаемая каким-либо видом, родом, семейством или другой систематической единицей. Чтобы иметь представление о географическом ареале какого-либо вида, необходимо привести в известность все местонахождения данного вида и очертить их на карте замкнутой линией. Пространство внутри этой линии и даст картину ареала данного вида. Вид внутри ареала не занимает сплошь всё очерченное пространство. Перерывы могут происходить вследствие пересечённости местности, наличия больших возделанных пространств и т. п., но это не имеет существенного значения для точности определения ареала. Совсем другое дело, если ареал прерывается особой флористической областью, не свойственной данному виду, и снова возобновляется где-либо, далеко или близко, по ту сторону этой области. Такой ареал называется прерванным в отличие от сплошного, или цельного, ареала. Поэтому сплошным ареал признаётся, когда вид встречается на всех подходящих для него местообитаниях. Прерванный ареал может возникнуть вследствие исторических условий распространения данного вида. Так, например, жёлтая азалия (Rhododendron flavum) распространена в горах Западного Закавказья, отчасти в горах Северного Кав-

каза и затем на Волыни, на всём же пространстве между этими географическими областями азалия нигде не встречается. Очевидно, что некогда сплошной ареал был разорван и распался на два небольших окраинных ареала. Главной причиной подобных прерванных ареалов является ряд оледенений, имевших место в четвертичном периоде.

Современный ареал вида определяется историческими и ныне действующими факторами.

Форма ареала имеет свои закономерности. Она определяется прежде всего климатическими границами. В умеренных широтах северного полушария границы ареала в его северной части определяются температурой, а в южной — наличием пустынь, горных массивов. Так, например, ареал рода эгилопс (Aegilops) имеет форму вытянутого эллипса, ограниченного на севере низкими температурами средней полосы Европы и Казахстана, на юге пустынями Сахары, Ливии, Нубии и Аравии, на западе — берегами Атлантического океана, а на востоке — Тянь-Шанем, Памиро-Алаем и Гималаями. Все перечисленные преграды настолько непреодолимы для экологической природы эгилопсов, что ареал этого рода определился во времени относительно устойчиво.

Такая вытянутая с запада на восток эллиптическая форма ареала очень характерна для многих родов, особенно так называемых средиземноморских. Средиземноморский ареал бывает ограничен современной областью Средиземного моря или территорией, занимавшейся некогда древним Средиземным морем. Типичное растение современного средиземноморского ареала — маслина (Olea oleaster) — распространена в диком виде лишь по берегам Средиземного моря. Примером древнесредиземноморского ареала являются ареалы упомянутого выше рода эгилопс (Aegilops), миндаля (Amygdalus), нута (Cicer), фисташки (Pistacia) и др. Климат древнего Средиземья был некогда однородным, но в дальнейшем восточная часть становилась всё более засушливой и одни виды в пределах рода отобрались для восточной части ареала, другие — для западной.

Ареал вида может охватывать весь тропический пояс, и тогда такой ареал мы называем пантропическим.

Помимо климата, границы ареала в значительной мере определяются почвами.

В пределах ареала одного вида составляющие его подвиды имеют свои собственные ареалы, иногда на далеких окраинах породившего их вида. Район, в котором возник вид и откуда он начал своё продвижение в каких-либо направлениях, называется центром ареала. Часто бывает, что именно в центре ареала имеются наиболее благоприятные условия для развития вида. Однако нередко бывает, что вид, попав в новые условия, становится более полиморфным на второй родине, нежели в первичном центре.

Некоторые виды успели широко распространиться по всем континентам земного шара. Установить их родину трудно, а часто и невозможно. Такие виды называются космополитами. Подобных видов немного. К ним относятся тростник, рогоз, бермудская трава, дурнишник (Xanthium spinosum), дурман (Datura stramonium) и др. Если виды ограничены в своём распространении лишь одним определённым районом на земном шаре и нигде в другом месте (как дикорастущие растения) не встречаются, они называются эндемичными видами. Ярким примером эндемизма является тау-сагыз, обитающий в диком виде только на хребте Каратау. Эндемизм его в настоящее время объясняется тем, что хребет Каратау окружён растительностью, экологически чуждой тау-сагызу; эта растительность и преграждает последнему путь для распространения. Эндемизм бывает реликтовый, когда он является остатком обширного в древности ареала. Примером может служить секвойя, когда-то широко распространённая на земном шаре, а сейчас сохранившаяся в диком состоянии только в Калифорнии. Эльдарская сосна в Восточной Грузии пред-

ставляет яркий пример реликтового эндемизма. Флоры некоторых областей земного шара очень богаты эндемичными видами. Так, например, Новая Зеландия имеет больше 1 000 эндемичных видов, среди них такие, как новозеландский «лён» (Phormium tenax), драцена (Cordyline) и др. Особенно богаты эндемичными видами Австралия и Капская провинция в Южной Африке.

Особый интерес представляют такие разъединённые ареалы, когда один является арктическим, следовательно, северно-широтным, а другой — альпийским, следовательно, высотно-зональным. Ряд растений встречается одновременно в Арктике и на высокогорном Кавказе или в швейцарских Альпах,

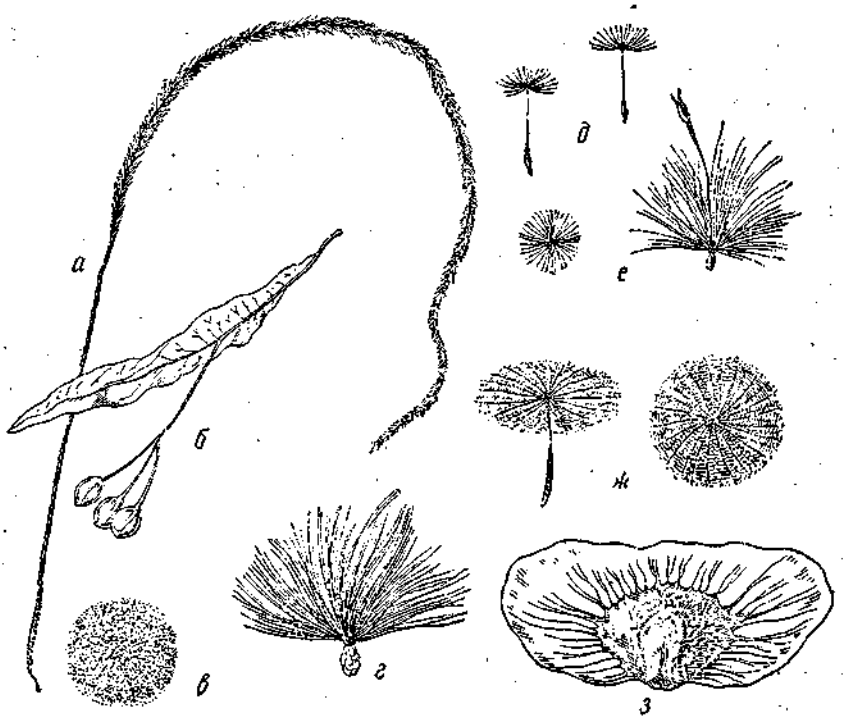


Рис. 466. Плоды, распространяющиеся при помощи ветра

а — ковыля; *б* — липы; *в* — джузгуна (Calligonum); *г* — осота (Sonchus); *д* — одуванчика; *е* — ивы; *эс* — козлобородника (Tragopogon); *з* — бигнонии (Bignonia).

например, некоторые виды рода Vaccinium, белоус (Nardus stricta) и пр. Широко распространены так называемые викарные ареалы (или заменяющие). Они занимаются очень близкими видами, отличающимися лишь незначительными признаками; виды эти всё же имеют совершенно отдельные ареалы, не накладывающиеся один на другой. К ним относится, например, ландыш. В европейской части СССР распространён в лесах наш обычный майский ландыш Convallaria majalis. В горных лесах Закавказья распространён очень близкий вид — ландыш закавказский (C. transcaucasica), с более цилиндрическим венчиком и тонкими тычиночными нитями. В Сибири ландыш отсутствует, и только уже на Дальнем Востоке встречается ландыш манчжурский (C. manshurica). Он отличается широкими венчиками цветков, сизыми листьями. Четвёртый викарный вид растёт в Северной Америке.

Ареалы, как и сообщества, подвержены изменениям.

Факторы распространения видов. Распространение видов совершается различными способами. Виды с укореняющимися плетями и ползучими побегами, хотя сравнительно медленно, но неуклонно завоёвывают новые простран-

ства. К ним относятся, например, дикая земляника, белый клевер, различные живучки и камнеломки. Если к такому способу вегетативного размножения присоединяется ещё энергичное семенное размножение, виды очень быстро захватывают новые территории. Так, например, гумай, или дикое сорго (Sorghum halepense) не только быстро распространяется корневищами, но не менее быстро и многочисленными семенами, разносимыми оросительной водой. Точно так же быстро размножается тростник (Phragmites communis), семена которого разносятся ветром, а корневища захватывают всё новые пространства: пырей, бермудская трава и др.

Вода является существенным фактором расселения видов. Дождевые воды, ручьи, реки, морские течения переносят плоды и семена на значительные расстояния. Дарвин ставил специальные опыты по прорастанию семян, переносимых морскими течениями, и доказал их значительную живучесть. Доказано, что тёплое течение Гольфстрим переносило из Америки в Старый Свет семена ипомеи и других растений. У некоторых видов имеются специальные «плавательные пузыри», как, например, у моринды (Morinda citrifolia), у некоторых клеверов, а у других — якорные шипы для сопротивления течению воды, как у плодов челима (Trapa natans). Толмачёв нашёл недавно на побережье Северного Ледовитого океана огромные бобы тропической лианы Entada, обитающей в Америке.

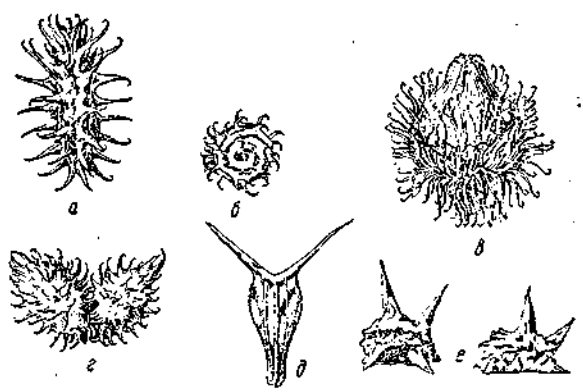


Рис. 467. Цепляющиеся и вонзающиеся плоды

а — репяшка (Caucalis daucoides); *б* — люцерны (Medicago agrestis); *в* — лопуха (корзинка Lappa major); *г* — дурнишника (Xanthium spinosum); *д* — устели-поле (Cerathocarpus arenarius); *е* — якорцев (Tribulus terrestris).

Значительное число видов размножается клубнями, например, чистяк (Ficaria ranunculoides), некоторые виды Oxalis, Umbillicus и др. Но основным способом размножения является семенное. В распространении плодов и семян участвуют те же силы природы, что и в распространении пыльцы, т. е. ветер, вода, животные. С первых дней жизни высших растений на суше, начиная от мохообразных и псилофитов, они приспособились к распространению спор при помощи ветра; у них быстро возникли так называемые п о д с т а в к и, выдвигающие спороносные органы над почвой, для более удобного распространения спор; таковы, например, спорогоны мохообразных, спороносные окончания осей псилофитов, вплоть до удлинённых плодоножек у множества покрытосеменных, например, у видов мака и др.

Семена многих растений являются настолько лёгкими, что увлекаются воздушными токами (семена семейств орхидных, заразиховых, вес одного семени у которых не превышает тысячных долей миллиграмма). В различных придатках и выростах плодов и семян нередко разрешаются сложные аэродинамические задачи. У некоторых плодов и семян можно наблюдать аэростатные, парашютные и планерные системы. Так, например, пластинчатые семена лилий, тюльпанов могут не только летать, как планеры, но и плавать на воде; крыловидные выросты у ясеня, айланта напоминают двухлопастный пропеллер. Теоретически принцип парашюта — плавное опускание без вращения — осуществляется у козлобородника (Tragopogon). Семя обыкновенной мари (Chenopodium album) имеет форму колеса, которое в воздухе осуществляет идею Сен-Роберта об увеличении дальности полёта бомб приданием им дискообразной, сжатой по краям формы, а на земле катится, как колесо.

В обстановке борьбы за существование между видами имеет существенное значение семенная продуктивность растения.

Некоторые растения необыкновенно плодовиты. Одно растение амаранта или белены приносит до полумиллиона семян; заразиха производит на одном растении до ста тысяч мельчайших, как пыль, семян; такое же количество семян продуцирует одно растение лебеды; еще больше образуется семян на одном растении гулявника (Sisymbrium Sophia) — до 750 000. Разумеется, подавляющая часть этих семян погибает от различных причин, и только большое количество их позволяет такому виду удерживаться в природе.

Наряду с такой высокой плодовитостью, мы находим растения малопроизводительные. Нередки растения, у которых плодов образуется мало и каждый плод имеет только одно семя. Но это одно семя надёжно укрыто в толще плода, часто имеет панцырную защиту, как у костянок, орехов, и даже при заглатывании животными проходит через их пищеварительный канал не только целым, но с размягчённым панцырем, вследствие чего всхожесть такого семени облегчается.

Плоды и семена в качестве приспособительного признака обладают той или иной парусностью. Под парусностью понимают соотношение между размерами, формой и весом плода или семени. В совокупности эти величины определяют поверхность и силу сопротивления прежде всего ветру. Для плодов или семян любого вида растения можно вычислить коэфициент парусности по следующей формуле:

$$K = \frac{S\ (см^2)}{M\ (г)},$$

где S означает площадь наибольшей проекции тела в квадратных сантиметрах ($см^2$), а M представляет вес тела в граммах ($г$). Очевидно, что семена или плоды с высоким коэфициентом парусности легче и дальше разносятся ветрами.

Распространяемые ветром плоды или семена растений обладают различными парусными придатками в виде хохолков на верхушке семени или на всей его поверхности. У одуванчика, осота и у многих других сложноцветных хохолки имеют характер парашютов, подвешивающих на себе семянки и пассивно парящих в воздухе. Хохолки или обрамляющие семя пушистые парительные системы свойственны многим растениям из разных семейств. Семена ваточника, кендыря, иван-чая, плоды пушицы и др. разносятся благодаря таким придаткам.

В степях плоды ковыля с длинной перистой остью поднимаются высоко в воздух ветрами; опускаясь на землю, нижняя часть системы имеет, как правило, отвесное положение, благодаря чему зерновка вонзается, а потом и ввинчивается в почву. Совершенно устойчивую систему парашюта в виде сети имеют плоды козлобородника. Парашютист-семянка всегда имеет вертикальное положение, не раскачивается из стороны в сторону и не переворачивается.

У многих растений парусные придатки имеют форму крылаток, причём форма, величина, расположение и происхождение их различны. Плоды некоторых зонтичных, как борщевик, смолоносница (Ferula Jaeshkiana), будучи совершенно сплющенными, имеют плёнчатую широкую окраину плода, благодаря чему легко подхватываются ветром.

Наши песчаные кустарники (джузгун) из пустыни Кара-Кум, относящиеся к роду Calligonum, имеют интересные плоды, совершенно шарообразные, но представляющие собой необычайно легкие ажурные каркасы с заключённым в самом центре семенем. Такие плоды с легкостью перекатываются по пустыне. Шарообразная форма свойственна многим нашим степным растениям, как, например, щитовидная люцерна (Medicago scutellata). Мелкие пылеватые семена заразихи могут легко носиться в воздухе, подобно пыльце. Уредоспоры линейной ржавчины улавливались самолётами на высоте свыше 4 000 $м$. Разные мелкие совершенно шаровидные семена бобовых, крестоцветных и гвоздичных растений могут перекатываться ветром по почве, а достигнув склона, самостоятельно скатываться вниз. Такие семена имеются у многих вик, чин, сурепок, мыльнянок.

В степях, где ветры постоянны, иногда целые растения к созреванию приобретают форму шара и, отрываемые ветром от корня, носятся по степи, высыпая плоды либо семена на почву. Такие растения носят название «перекати-поле». К ним относятся наши растения: курай (Salsola ruthenica), катран (Crambe tatarica), синеголовик (Eryngium) и др.

Распространение плодов и семян при посредстве животных имеет широкие размеры. Большую роль играют птицы. Распространением своих жолудей дуб (Quercus robur) обязан сойкам (как показали наблюдения Холодного). Многие птицы питаются зрелыми плодами. Зрелые плоды часто окрашены, вкусны и питательны. Семена в таких съедобных плодах надёжно защищены покровами от переваривания. Птицы глотают плоды, но семена проходят через их пищеварительную систему неповреждёнными. Отмечено, что скворец, завезённый на острова Новой Зеландии, настолько распространил семена ежевики, что возникли густые колючие заросли на обширных пастбищах, и ягнята часто погибают, продираясь между кустарниками. Многие птицы сильно ограничивают расселение растений (например, клесты поедают треть урожая семян ели). В наших лиственных лесах можно наблюдать различные формы распространения плодов и семян в пределах одного сообщества: верхний ярус (древесные растения) распространяет свои зачатки при помощи ветра (осина, береза, вяз и др.), средний ярус (кустарники) — при помощи птиц (рябина, крушина, калина, бересклет и др.);

нижний ярус (травы) — при помощи муравьёв, растаскивающих плоды (фиалка, копытень, хохлатки, медуница и др.). Муравьи разносят плоды потому, что часто на них или прямо на семенах имеется особый питательный придаток. Муравьи уносят семена и отгрызают эти придатки, не трогая самих семян. Придатки эти носят название элайосом, или масляных телец. Такие тельца имеются у чистотела, ожики и др.

Плоды с различными прицепками, крючочками, шипами и тому подобными приспособлениями имеют широкое распространение в растительном мире. Этими цепкими орудиями плоды прицепляются к задевающим их животным, особенно на выпасах, и таким способом переселяются на новые места.

Существуют растения, образующие плоды с острыми и твёрдыми шипами. К ним относятся якорцы (Tribulus terrestris), устели-поле (Ceratocarpus arenarius) и др. Пасущиеся или проходящие животные наступают на такие плоды, и последние вонзаются в их копыта. Интересно, что якорцы, будучи занесёнными в Соединённые Штаты, быстро распространились там автомобилями, развозящими на своих покрышках плоды этого растения.

Плоды некоторых растений проявляют активные движения для распространения своих семян, для переползания и внедрения в почву. У мутовчатого шалфея чашечка имеет снаряд для метания зрелого орешка. У «жёлтой акации», узколистной вики, недотроги плоды внезапно, как бы судорожно, вскрываются, части плода закручиваются и с силой разбрасывают семена. Плодики аистника (Erodium cicutarium) имеют форму штопора. Основание их сильно заострённое. В сырую погоду штопоровидный придаток закручивается и ввинчивается в почву заострённым концом, заключающим семя. Обратно из почвы плодик появиться не может, так как этому препятствуют направленные вверх волоски. К таким самозарывающимся плодам относится дикий овес, или овсюг; колоски его, имеющие закрученные, коленчато-согнутые ости, способны при колебаниях влажности переваливаться с боку на бок и при благоприятных условиях ввинчиваться в почву.

Исключительная роль в распространении плодов и семян принадлежит человеку. Это в первую очередь касается культурных растений. Заселение человеком всех континентов обусловило расселение многих растений.

Влияние человека на географическое распространение растений. Если взглянуть на карту земледелия земного шара, можно убедиться, что почти вся Европа, Китай, Индия, Северная Америка представляют собой огромные пространства, освоенные сельским хозяйством и промышленностью. В Средней Азии, там, где когда-то была сплошная полупустыня с ее редким травянистым покровом, сейчас простираются хлопковые плантации, прерываемые посадками тополей, тутового дерева, виноградных и плодовых садов. Субтропическое побережье Черного моря с его непроходимыми лесами, перевитыми сассапарилью, ныне в значительной мере превращено в чайные плантации, цитрусовые сады, табачные поля, крупные парки с экзотическими породами деревьев и пальм, курорты и т. п. Южный берег Крыма в большей части своей покрыт парками, виноградниками, табаком. Неузнаваемыми стали арктические районы, Мурман, Игарка и др. Северный Кавказ, Украина и многие другие области СССР представляют сплошь возделанные территории.

Всюду, где поселяется человек, ландшафт претерпевает изменения.

Помимо распространения возделываемых форм, человек распространяет и дикие. Развитие транспорта, переброска партий растительного сырья, скота и пр. всегда сопровождаются заносами семян диких видов на новые для них места. В Грузию вместе с ввезёнными туда субтропическими растениями из Китая, Японии и Индии проникло более 50 видов сорных растений, в настоящее время до такой степени распространившихся на плантациях, что во многих местах коренные растения оказались вытесненными. Усиленное разведение скота также отражается на исчезновении видов или, наоборот, на распространении их. Виды, не поедаемые скотом и поставленные в условия ослабленной конкуренции с другими видами (уничтожаемыми скотом), быстро распространяются; таковы, например, колючие растения (особенно астрагалы и акантолимоны), ядовитые растения (дурман, белена и др.), сильно пахнущие растения и пр. Уничтожение лесов, осушение болот, орошение засушливых земель — всё это сильно отражается на географическом распределении видов.

Акклиматизация и натурализация. Под акклиматизацией обыкновенно понимают процесс приспособления многолетнего растения к произра-

станию и плодоношению в новом районе, являющемся для него чуждым в естественно-историческом отношении. Мичурин, на основании долголетних опытов, пришёл к выводу, что акклиматизация может быть успешной лишь при разведении семенами, а не черенками и т. п. Под натурализацией понимают приживаемость многолетнего растения (и плодоношение) в новом районе, очень сходном по своим естественно-историческим условиям с родиной данного растения. Всякий перенос растения из одного района в другой следует называть интродукцией. Но это лишь начальная операция. Если интродукция успешна, она является результатом либо естественного отбора из популяции, попавшей в новые условия, либо результатом искусственного отбора, основанного на изменяющем действии среды, и вообще на селекции. Успехи интродукции, связанной с селекцией, многочисленны. В советских влажных субтропиках замечательным примером является интродукция из Китая. Такие культуры, как чай, цитрусовые, тунговое дерево, японская хурма, бамбук, веерная пальма, лиана «кудзу» (Pueraria), эйкоммия, японский банан, лаковые деревья, — все являются выходцами из Китая, так что теперь можно утверждать, что лучшим интродукционным очагом для Западной Грузии является Китай. Между тем, климаты Западной Грузии и Китая далеко не тождественны. Нередки случаи удачной интродукции в нечернозёмной полосе СССР растений из южных стран. Так, например, под Москвой и даже севернее успешно растут балканские растения, как конский каштан, сирень обыкновенная, липа серебристая, особенно же южные хвойные (аризонская пихта, колючая ель и др.). Большое значение для успеха интродукции имеет подбор экотипов в их отношении к зимнему покою, снежному покрову, засухе, болезням и вредителям, почвам и пр. Теория Мичурина и Лысенко о значении воспитания в переделке природы растения имеет большое значение для проблемы акклиматизации растений.

Типы растительного покрова. На земном шаре существует большое разнообразие климатов, почв, рельефов, притом в различном сочетании их, что существенно отражается на растительном покрове разных широт и долгот. Основное значение в формировании растительного покрова принадлежит климату. В зависимости от этого классификация типов растительного покрова суши земного шара может быть сведена к такой схеме:

1. Влажные тропические леса. Этот тип покрова был назван Гумбольдтом, основателем ботанической географии, гилеями (от греческого слова «гиле» — чаща). Он распространён во влажных тропиках с годовым количеством осадков от 3000 до 4000 *мм* и более (до 10000), равномерно выпадающих в течение всего года. Периодов засухи не бывает. Дневные температуры не выше 33—35° Ц, ночью температура 22—23° Ц. Относительная влажность воздуха 92—96%. В верхнем ярусе леса влажность воздуха сильно колеблется. Однотипных насаждений, характерных для лесов умеренных широт, в гилеях нет. Лес представлен многочисленными видами, относящимися к разным семействам; на площади в 1 *га* можно установить не менее 200—300 видов древесных пород, по преимуществу двудольных; деревья часто имеют гладкую корку, достигают большой высоты, ветвление начинается также на значительной высоте, общая листовая поверхность меньше, чем у лесных деревьев умеренных широт, что объясняется круглогодичным режимом фотосинтеза, обеспечивающим растение пластическими веществами при меньшем числе листьев. Поверхность общего лесного полога неровная, волнистая, местами зубчатая вследствие различной высоты деревьев. Строение листа на разной высоте дерева различное: верхние листья имеют даже ксероморфное строение — они покрыты толстой кутикулой, глянцевые, жёсткие, так как крыша леса, подставленная действию прямых солнечных лучей и ветрам, испаряет больше, чем листья нижнего уровня дерева; нередко листья ориентированы к солнцу узкой стороной, и солнечные лучи проникают внутрь гилеи.

Богатство видами объясняется благоприятными условиями существования, не вызывающими отбора крайних форм. Многоярусность составляет отличительную черту такого леса. Все растения вечнозелёные, цветение и плодоношение в таком лесу происходят круглый год, то у одних, то у других видов. Созревание плодов иногда длится около года. Почки на всех побегах голые, не защищённые чешуями.

Сверху тропический лес поражает необычайным богатством красок, чем резко отличается от наших лесов. Много деревьев с лучеобразно расходящимися досчатыми корнями, придающими устойчивость для противостояния бурям (при поверхностной корневой системе); много деревьев — с массой воздушных корней. Сильно распространена каулифлория, сопряжённая с обилием бабочек. Много низкорослых теневых деревьев. Особенно характерным является обилие лиан. Их лазящие, вьющиеся, вплетающиеся в кроны стебли перебрасываются с дерева на дерево, спутываются между собой, свешиваются и лежат на земле; листья и цветки они образуют лишь на верхушках, на крыше тропического леса, где им доступен прямой солнечный свет. Пальмы немногочисленны, но очень крупны, нередко гигантские; длина листьев у некоторых пальм достигает 20 *м*. Много папоротников, нередко древовидных, с крупными кронами; много представителей семейства ароидных, этих типично теневых растений. Эпифиты развиты чрезвычайно сильно, они растут на стволах, ветвях, в местах разветвлений, на поваленных стволах. Иногда корка деревьев совершенно покрыта ими. Большая часть их принадлежит к орхидным. Живя на деревьях, они используют атмосферную влагу, струи дождевой воды, стекающей по стволам. Много бамбуков.

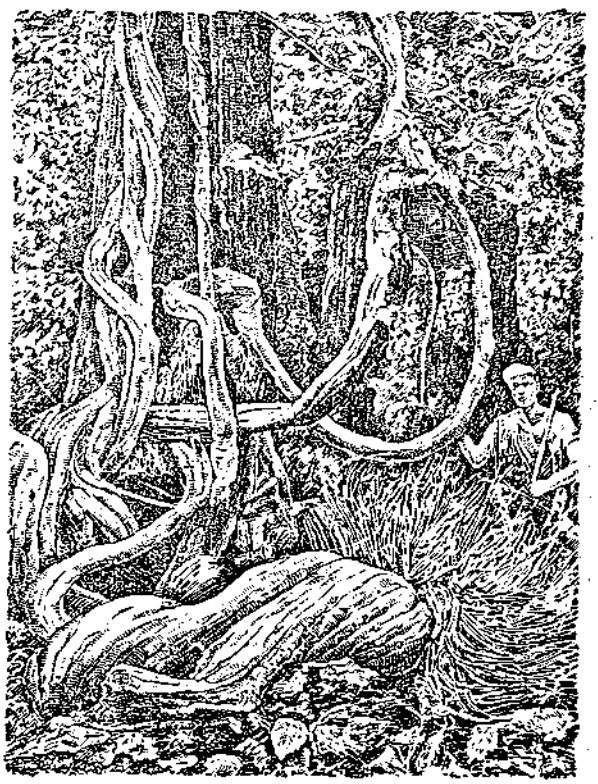


Рис. 468. Лианы в тропическом лесу.

Основным фактором конкуренции между видами в гилеях является с в е т. Лианы и эпифиты возникли как прямое следствие борьбы за свет; лианы «спешат» выбраться на крышу леса, благодаря быстрому росту, а эпифиты «взбираются» по ветвям деревьев также поближе к источнику света. Травянистая растительность разнообразна. Цветение в гилеях обильное, но мало заметное, так как обильнее всего цветёт крыша леса. Опыление часто производится медовыми птицами (в Америке — колибри); добывая своими язычками нектар, они одновременно наносят пыльцу. Почва покрыта неисчерпаемой массой гниющих растительных остатков (а также низшими растениями).

Леса подобного типа покрывают обширные пространства Южной Америки, некоторых частей Индии, Индо-Китая, Малакского полуострова,

Зондских островов, островов Полинезии, западной Экваториальной Африки. Тип лесов энтомофильный.

В приокеанской зоне развита нередко особая растительность, так называемая м а н г р о в а я. Она состоит из кустарников и низкорослых деревьев, растущих по затопляемым берегам океанов; вследствие периодического затопления приливами здесь выработались высокие опорные (ходульные) и воздушные корни.

2. Л а в р о в ы е л е с а. Этот тип является вариантом тропического леса, он близок к субтропическому лесу и нередко является субтропическим (с менее увлажнённым и более умеренным климатом). В лесах этого типа каулифлория и эпифитные виды являются редкими. Деревья вечнозелёные, с голыми глянцевыми вертикально направленными листьями. Почки на верхних побегах защищены чешуями. К этому типу относятся не только лиственные, но и хвойные деревья, при этом часто с плоской хвоей. К лиственным породам относятся канарский лавр (Laurus canariensis), благородный лавр (Laurus nobilis), камфарный лавр (Cinnamomum camphora), некоторые рододендроны и др. Из хвойных деревьев характерны секвойя (Sequoia gigantea), болотный флоридский кипарис (Taxodium), туи и др. Лавровые леса встречаются на Канарских островах, в Португалии, в южных частях Китая, Японии, на Новой Зеландии, во Флориде, в Чили и др. Площади таких лесов невелики.

3. Ж ё с т к о л и с т н ы е л е с а носят характер редколесья, вегетируют в условиях сезонного дефицита влаги, обнаруживают ксероморфный характер и часто являются вечнозелёными. Нередко образуют кустарниковые заросли ксероморфного типа. В области Средиземья подобный покров носит название м а к в и с а. Маквис покрывает приморские горные склоны до высоты 400—600 *м* над уровнем моря и в нижней части состоит из вечнозелёных кустарников с кожистыми листьями. Лучше всего развивается на силикатных породах. Кустарники приспособлены выдерживать летнюю засуху и вегетировать поздней осенью и весной в период выпадения дождей. В маквисе представлены вечнозелёные породы: карликовый дуб (Quercus coccifera), мирт (Myrtus communis), лавр (Laurus nobilis), олеандр (Nerium oleander), дикая маслина (Olea oleaster), можжевельники (Juniperus) и пр. Выше 400 *м* в маквис вступают жёсткие кустарники с опадающей листвой, вроде держи-дерева (Paliurus) и пр. Маквис распространён по западным и южным берегам Малой Азии, на побережье Балкан и других средиземноморских стран. На Южном берегу Крыма имеются э л е м е н т ы маквиса в виде земляничного дерева (Arbutus), можжевельников и других пород. Маквис в другом составе видов существует также в Южной Африке, Америке, Австралии. Хвойные древесные растения, входящие в зону жёстколистных лесов, иногда имеют зонтообразную форму, как, например, леса пинии (Pinus pinea) или ливанского кедра (Cedrus Libani) в Средиземье. Наиболее распространены ксерофильные леса в южных горных областях, например, в восточном и южном Закавказье. К подобному типу относятся дубовые леса на склонах. Очень типичны для этой формации леса валонового дуба (Quercus Aegilops) на западе Малой Азии. В Австралии к этому типу растительного покрова относятся так называемые жёстколистные скрёбы, состоящие из кустарниковых видов эвкалипта, акации и др.

4. Л и с т о п а д н ы е т р о п и ч е с к и е л е с а. Сюда относятся также тропические леса, но распространённые в областях с сезонным выпадением осадков, с чередованием влажного и засушливого периодов. Вследствие сезонности засух деревья подвержены листопаду. Смена сезона связана с периодичностью муссонов, влажных ветров, дующих из тропических зон океана. Видовой состав такого леса беднее по сравнению с влажным тропическим лесом. Меньше лиан и эпифитов. Подобный лес характерен для центральных областей Индии. Тип лесов энтомофильный.

Очень часто такой лес является редкостойным, постоянно переходящим в саванну. Под саваннами понимается тропическая и субтропическая лесостепь, где травостой представлен высокими и средней высоты злаками, бурно вегетирующими в короткий дождливый период, после чего наступает продолжительная засуха. Эта высокотравная степь там и сям покрыта отдельно стоящими деревьями или кустарниками ксерофитного типа, приуроченными к местам с более водонепроницаемой почвой, где влага проникает в глубину и защищена от быстрого испарения. Саванны в Африке характерны кустарниковыми видами акаций (Acacia), имеющими плоские кроны, огромными баобабами, имеющими короткий и очень толстый ствол и широкую крону с растопыренными ветвями. В экологическом отношении саванны следует выделить в самостоятельный тип покрова, так как травянистая растительность и животный мир здесь очень характерны. Саванны распространены в Экваториальной и Южной Африке, в Южной Америке и др. Имеются и в Средней Азии (своеобразный тип).

5. Степи. Степь характеризуется развитием ксерофильного травянистого покрова, имеющего кажущийся сомкнутый характер, а на деле между дерновинами злаков всегда есть пространства, лишённые травянистого покрова летом; весной эти прогалины заняты эфемерами (растениями короткого срока вегетации, связанного с весенними дождями). Отсутствие древесной растительности в общем характерно для степи, хотя на целинных степях нередко встречаются отдельно стоящие деревья груш и яблонь (диких) с зонтиковидными кронами (вследствие объедания скотом нижних ветвей). Осадков выпадает мало. Зелёная весной, в летние месяцы степь замирает. В СССР зимой преобладают северо-восточные ветры, характерные для степей южной полосы РСФСР и юга Украины. Эти ветры холодные, поэтому зимняя степь подвержена сильным морозам. Преобладающими растениями являются многолетние дерновинные злаки, у нас особенно ковыли (виды Stipa). Распространены также луковичные растения. Много растений с опушёнными листьями, и с плодами, снабжёнными летучкой.

В эту категорию по своему безлесному характеру могут быть включены и луга, которые состоят из многолетних травянистых мезофитов. Луга обычно также безлесны или обрамляются приречными лесами. Преобладают многолетние злаки и многолетние бобовые растения. На влажных лугах травы семейства бобовых занимают значительное место, общий травостой выше, и луга становятся разнотравными вследствие появления многих видов из других семейств. Сухие луга приближаются к степям. Они занимают склоны, террасы. Луга представляют азональное явление и встречаются внутри других зон (степной, лесной и др.). Они распространены в лесостепной (первичные) и лесной (вторичные) зонах СССР, а в степной — по долинам рек. Кроме того, в горных районах.

6. Сухие пустыни. Некоторые авторы считают степь «смягчённым типом пустыни». Степь прежде всего имеет более или менее ровно распределённый по поверхности растительный покров, который может в течение круглого года (если нет снега) служить пастбищем. Пустыня покрыта растительностью только весной; летом растительность почти исчезает, остается ограниченное число многолетников. Некоторые пустыни на известном протяжении вовсе лишены растительности. Количество осадков крайне незначительное, 100—200 *мм*. Полупустыни распространены у нас на крайнем юго-востоке РСФСР, в низменностях Азербайджана, почти на всём Северном Казахстане и др. Настоящими пустынями в СССР являются Кара-Кум, Кзыл-Кум, Моюн-Кум и др. На земном шаре имеются обширные пустыни, как африканская Сахара, аравийские пустыни, азиатская Гоби, мексиканская и перуанская пустыни и др.

Различают глинистые, солончаковые, каменистые, песчаные полупустыни и пустыни. Растительный покров крайне бедный и, в основном, состоит из

полыней, солянок, различных густо опушённых крайних ксерофитов, а весной — из эфемеров и эфемероидов. Песчаные пустыни имеют свою особую псаммофитную растительность.

К полупустыням можно отнести также своеобразный тип покрова из нагорных ксерофитов, свойственный обширным площадям средней зоны гор Закавказья и Средней Азии. Климат засушливый, почвенный покров незначительный, легко смываемый, температуры дня и ночи резко разнятся. Среди растений много подушечных форм. Они покрывают сухие склоны гор и осыпи. В Закавказье наибольшее развитие эта категория подушечных видов имеет в Армении и в южном горном Азербайджане, в Средней Азии — в горах Копет-Дага и далее к востоку. Главное развитие эта формация имеет в Турции и Иране.

7. Летнезелёные лиственные леса. Леса этого типа распространены в умеренных и отчасти субтропических широтах и характеризуются периодическим листопадом. Причина листопада уже не засуха, а зима. Тёплая весна и лето, обеспеченность осадками вызывают интенсивный рост деревьев, нередко высокоствольных, с крупными кронами, составляющими густой навес, под покровом которого поднимается подрост и подлесок из кустарников. В некоторых случаях тенистость такого леса не даёт возможности развиваться подлеску. В субтропической зоне сезонный лиственный лес, сам подверженный листопаду, имеет подлесок из вечнозелёных низкорослых деревьев и кустарников, как, например, в Западной Грузии, где имеются вечнозелёные лавровишни, рододендроны и др. Лианы в описываемых лесах не столь разнообразны и многочисленны, но всё же во многих областях распространены. К ним относятся хмель, плющ (виды Hedera), дикий виноград, ампелопсисы, мениспермум, актинидия, лимонник (Schizandra) и др. Сюда же можно отнести и чрезвычайно распространённую в лесах Закавказья экали, сассапариль (Smilax). Эпифиты из цветковых отсутствуют (в уссурийских лесах встречаются), но мхи и лишайники нередко ведут эпифитный образ жизни.

Летнезелёный лиственный лес отличается значительной однородностью видового состава; преобладающие породы обычно заметно выделяются, вследствие чего можно говорить о буковых лесах, дубовых, берёзовых, осиновых, ольховых и пр. Однако эти леса всё же являются смешанными. Тип леса анемофильный, и в связи с этим весной обычно сперва появляются цветки, а потом листья. Вследствие обилия света, весной в таком лесу до распускания листьев эфемерный травянистый покров хорошо развивается и цветёт весной же. Ко времени смыкания крон травы успевают закончить своё развитие и только немногие теневые виды продолжают развиваться.

Леса этого типа существуют в средней полосе европейской части СССР, в горном Крыму, на Кавказе, в Средней Азии (нагорной, местами), на Дальнем Востоке. Кроме того, в Западной Европе, Северной Америке и др.

Преобладающими видами в летнезелёных лесах являются виды дуба, клёна, бука, берёзы, ясеня и др. В Северной Америке распространены виды ореха (Juglans), пекана (Carya) и др.

8. Зимнезелёные хвойные леса. Хвойные леса принадлежат к вечнозелёным, за исключением лиственного леса. Они распространены в умеренных широтах до так называемой зоны лесотундры (в северном полушарии), на юге встречаются в горных районах. В южном полушарии хвойные леса встречаются редко.

В умеренно холодных широтах ксерофильное строение флоры позволяет ей сохраняться на зиму. Главную площадь лесов умеренных широт северного полушария составляют хвойные леса. Видовой состав их всегда однородный, т. е. с преобладанием одной из хвойных пород, поэтому известны леса сосновые (боры) в средней полосе европейской части СССР, в горах Кавказа, Крыма; леса елевые на севере и в средней полосе СССР, на Кавказе и в Средней Азии;

леса пихтовые на Кавказе; лиственничные в азиатской части СССР (таёжные леса) и т. д. Хвойным лесам свойственны прямые стволы, очень часто сплошной моховой покров, иногда заболоченность, многочисленные шляпные грибы и пр. Тип лесов анемофильный.

9. Тундры и альпийская растительность. В эту категорию входит растительный покров северных тундр и высокогорных местностей. Географически тундра простирается по всей территории арктической суши. Вегетационный период равен двум месяцам. Климат суровый, средняя годовая температура ниже 0°Ц. На небольшой глубине под почвой почти всюду в тундре лежит слой вечной мерзлоты, вследствие замерзания грунтовых вод, которые летом оттаивают лишь сверху. Растительный покров состоит из мхов, лишайников, трав, карликовых кустарников и деревьев, имеющих стелющийся подушечный характер. Летом на незаболоченных, несколько возвышенных, местах развивается травостой из злаков, камнеломок, лютиков, лапчатки, сушеницы и др. Альпийская область в СССР представлена в горах Кавказа, Средней и Восточной Азии, Алтая. Низкие температуры обусловливают стелющийся вид растений, благодаря чему альпийскую растительность называют коврами. Здесь также много злаков и стелющихся бобовых, но, кроме того, много видов гентианы (Gentiana), льна, анемон и пр. Почти все виды многолетние.

Перечисленные типы растительного покрова могут быть дополнены еще так называемым блуждающим типом, состоящим из низших организмов, водных и наземных, не прикреплённых к субстрату. Сюда войдут, например, растительный планктон водоёмов, почвенные водоросли, грибы, лишайники и бактерии. Далее, в травянистом типе можно выделить отдельно растительность сфагновых болот. Возникновению болот предшествует образование мощного мохового покрова, обусловленное несоответствием между приходом и расходом влаги. Избыточное увлажнение приводит к развитию гипновых и особенно сфагновых мхов. Последние, подобно губкам, засасывают и удерживают огромное количество воды. Сфагновый покров имеет свойство нарастать ежегодно верхними слоями. Особенно это нарастание прогрессирует в центральной части покрова, поэтому сфагновое болото имеет выпуклую поверхность. Цветковые растения при этом также сильно тянутся кверху, но обыкновенно не поспевают за ростом сфагнового покрова, засасываются вглубь и погребаются в толще сфагнума. Нижние слои сфагнума постепенно отмирают и превращаются в торф. В зависимости от погребённых видов цветковых растений, различают торф пушицевый, осоковый, вересковый и пр.

На сфагновых болотах распространены маленькие кустарнички, как клюква, брусника, багульник, кустарниковые формы берёзы, ивы, а также виды осок, пушицы и росянки (Drosera) и пр.

Сфагновые болота распространены особенно в лесной зоне.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ ОБЛАСТИ ЗЕМНОГО ШАРА

На основании современного распределения семейств и родов на континентах земной шар разделён на шесть флористических областей. Флора каждой из этих областей имеет общее историческое происхождение, на основании чего и выделяются эти области. В силу исторических условий области, с одной стороны, имеют в составе своей флоры эндемические семейства, еще чаще — эндемические роды и большое число эндемических видов; с другой стороны, данные области непрерывно обмениваются видами, реже — родами, и очень редко — семействами.

Сочетание растительных сообществ на фоне естественно-исторических условий в разных местах каждой области может давать картину географических ландшафтов. Под этим последним названием следует понимать явления гармонического целого из рельефа, растительного и почвенного покрова, гидрологиче-

ской сети, сложившихся и развивавшихся в условиях определённых климатов.

Флористические области установлены следующие: голарктическая, палеотропическая, неотропическая, австралийская, капская и антарктическая.

1. Голарктическая область является самой крупной и заключает всю Европу, Азию (без Индостана и Индо-Китая), Северную Америку, северную Африку, т. е. всю Арктику, умеренные и субтропические широты северного полушария до линии тропика Рака. В эту область входят СССР, Северная Америка, Китай, Япония, вся Западная Европа, передняя Азия, страны северной Африки. Все климаты, кроме тропического, встречаются в этой области. Хотя область и разорвана Атлантическим и Тихим океанами, но некогда континенты северного полушария были соединены вместе. Несмотря на современное резкое различие флор на северной и южной, западной и восточной окраинах голарктической области, они являются потомками одной третичной флоры, испытавшей в дальнейшем ряд местных изменений. Ещё в начале четвертичного периода существовало соединение Ньюфаундленда и Ирландии. В четвертичном периоде произошло разъединение континентов северного полушария.

Третичная флора была более однородной на всей территории, так как климат был повсюду более тёплый и более равномерный. В Европе было много пальм, исключительное разнообразие теплолюбивых хвойных, большая часть которых вымерла, а небольшая часть сохранилась в Америке (секвойи, редкие виды сосны и пр.) и в Китае; было много вечнозелёных лиственных пород, кое-где уцелевших на юге. В Арктике третичная флора состояла из лесных сравнительно теплолюбивых пород. В дальнейшем климат стал холоднее; это сопровождалось (во время альпийской тектонической революции) образованием горных массивов в южной части Европы и Азии (Евразии) — великой широтной цепи гор от Пиренеев до Гималаев. Лесная растительность стала уступать место травянистой. Наступление ледяных покровов от полярных широт на северное полушарие вызвало отступание теплолюбивой растительности к югу. Но и на юге образовались мощные ледниковые покровы в области Гималаев, Тянь-Шаня, Гиндукуша, Кавказа, Альп и пр., преграждавшие третичной флоре отступление на юг. Только в Северной Америке, где нет широтных барьеров, теплолюбивым деревьям было куда отступать, поэтому они частично сохранились и после завершения ледникового периода, выйдя из своих убежищ, снова распространились несколько к северу. Этим объясняется наличие во флоре Северной Америки третичных видов хвойных и лиственных растений. Что касается Китая, эта территория совсем не была захвачена ледниковым потоком. На большей же части области, затоплявшейся льдами, образовались тундры, степи, пустыни.

Для современной голарктической флоры является характерным наличие семейств, развившихся в умеренных широтах, как, например, хвойные, берёзовые, буковые, югландовые, ивовые, лютиковые, розоцветные, маревые, крестоцветные, зонтичные, сложноцветные, осоковые, злаковые и др. Многие тропические семейства полностью отсутствуют в Голарктике, как перечные (Piperaceae), бомбаксовые (Bombacaceae), анановые (Anonaceae), кактусовые (Cactaceae) и др. Из всего обширного тропического семейства пальм только один вид хамеропса (Chamerops humilis) встречается в диком виде в западном Средиземье.

Огромная голарктическая область разделяется на 10 подобластей. Приведём краткую характеристику этих подобластей.

а) Арктическая подобласть занимает всю евразиатскую Арктику. Вследствие сурового климата, число видов во флоре очень незначительно. Так, например, все арктические острова имеют 321 вид, Гренландия 390 видов. Древесная растительность отсутствует. Основной ландшафт — тундра, покрытая мхами, лишайниками, осоками, злаками, кресто-

цветными и др.; распространены мелкие кустарнички, стелющиеся, шпалерные, подушкообразные, среди них карликовые виды берёзы (Betula nana), ивы (Salix reptans, S. polaris) и др.

б) Европейско-сибирская подобласть занимает северные части Европы и Азии. В основном, это лесная зона — лиственная на западе, хвойная на востоке (Ангарская подобласть — на восток от Енисея). Она описывается дальше [1].

в) Китайско-японская подобласть охватывает большую часть Китая (кроме Монголии и Западного Китая), северную часть Индо-Китая, Японию, южную часть нашего тихоокеанского Приморья. Значительная часть подобласти характеризуется субтропическим климатом, другая значительная часть — умеренно тёплым климатом (Маньчжурия, Дальний Восток) и самая северная часть (Приамурье) — довольно холодным. Китай является единственным значительным районом земного шара, где, благодаря рельефу и климату, соприкасаются тропическая и умеренная флоры, а также и субтропическая. Горные хребты здесь имеют не широтное, а меридиональное направление. В Китае имеются флористические элементы тропического и субтропического муссонных климатов, элементы североамериканские и общие голарктические, а также эндемические. Так как оледенение не коснулось Китая, в его флоре сохранилось много третичных видов, которые расселились отсюда на запад (в Гималаи) и на север. Этим объясняется богатство нашей уссурийской и приамурской флоры Дальнего Востока видами растений, нигде больше в СССР не встречающимися. Провинции Среднего Китая и Средней Японии богаты лесами вечнозелёных широколиственных и хвойных пород. Характерными родами являются Cunningamia, Cupressus, Cinnamomum, Machilis, виды бамбуков и пр. Нагорные части Китая исключительно богаты такими родами, как Cinnamomum, Lithocarpus, Aleurites, Castanopsis, Magnolia, Sassafras, Camellia, Quercus, Prunus, Syringa, Pinus, Abies и др. Особенно много в этой подобласти диких плодовых растений, так, например, 125 видов сливы (Prunus), 15 видов яблони (Malus), 14 видов хурмы (Diospyros), 6 видов орешника (Corylus), 11 видов ореха (Juglans), свыше 100 видов ежевики (Rubus), около 25 видов рябины (Sorbus), свыше 10 видов цитруса (Citrus), 25 видов актинидии (Actinidia), свыше 5 видов винограда, свыше 15 видов тутового дерева (Morus) и т. д.

Виды уссурийские и приамурские приводятся в главе о растительности советских районов Дальнего Востока. Флора подобласти изобилует также дикими видами капусты, лука, редьки, ямса, сои, гречихи, конопли, проса и др.

г) Южно-европейская и центрально-азиатская подобласть занимает юг европейской части СССР, Западную Сибирь, среднеазиатские республики, Монголию, Тибет, Западный Китай, Афганистан, Иран, Центральную Анатолию и Венгрию. В основном подобласть состоит из степной, полупустынной и пустынной флоры. Климат в Венгрии, в юго-западной Украине, в западной части северного, степного Кавказа является более или менее увлажнённым, в подавляющей же части подобласть бедна осадками и отличается значительными годовыми температурными амплитудами. Почти по всей подобласти распространены ковыли, типчаки, тонконоги. Весенняя флора богата эфемерами и эфемероидами; среди последних большое число видов лука, тюльпана, касатика, гусиного лука и пр. Из эфемеров распространены роды крестоцветных (Draba, Malcolmia, Alyssum и др.), маковых (Roemeria, Glaucium, Fumaria), сложноцветных (Senecio) и пр. В подобласти насчитывается, вероятно, не менее тысячи видов астрагала. На засолённых почвах много разных солянок из семейства маревых (Salsola, Suaeda, Kochia, Anabasis, Atriplex и др.), много видов полыни (Artemisia) и пр. Песчаные пустыни отличаются видами джузгуна, саксаула, песчаных осок и др. Центральная Анатолия, Иран изобилуют подушкообразными видами астрагала и акантолимона, видами коровяка (Verbascum olympicum), различных ксерофитных злаков из родов Agropyrum, Poa, Bromus и др. На востоке подобласть замыкается северокитайскими лёссовыми степями и пустыней Гоби, второй по величине после Сахары; пустыня Гоби окружена высокими горами и сама представляет нагорное плато с резко выраженным континентальным климатом. Характерными растениями являются представители рода Dorema и др.

д) Кавказская подобласть занимает Большой и Малый Кавказ и Закавказье (см. стр. 527). е) Средиземноморская подобласть занимает страны, охватывающие сравнительно узким поясом бассейн Средиземного моря, а также внутренние острова. Сюда входят, следовательно, Испания, Италия, Балканский полуостров, Западная и Южная Анатолия, Сирия, Палестина, приморские части Египта, Триполитании, Туниса, Алжира и Марокко, острова Кипр, Крит, Сардиния, Сицилия, Корсика. Сюда же причисляется Южный берег Крыма. Осадки выпадают зимой и весной, лето же является бездождным, сухим, знойным. Восточная часть подобласти значительно более суха. Вследствие теплой зимы, сравнительно обеспеченной осадками, в подобласти существует зимний вегетационный период. Характерной особенностью является развитие вечнозелёного маквиса — кустарников и деревьев с жёсткими листьями, часто глянцевыми. Характерной особенностью маквиса является накопление в листьях большого количества запасного (вторичного) крахмала. Маквис развивается на приморских склонах до высоты 400—500 *м*. К числу растений

[1] См. главу «Растительность СССР».

маквиса относятся падуб (Quercus Ilex), кустарниковый дуб, благородный лавр, земляничник, фисташка, маслина и др. Не менее характерны для подобласти дикий гранат, рожковое дерево, средиземноморские виды сосны — пиния, сосна Брута (Pinus Brutlia). Здесь сохранились ещё три вида кедра — ливанский на востоке, кипрский на о. Кипр и атласский — в Алжире. Имеются вечнозелёные виды дуба, в числе которых пробковый дуб (Quercus suber), образующий леса на Иберийском полуострове и в горах Атласа. Подобласть богата приморскими травянистыми ксерофитами из семейства губоцветных и зонтичных, отличающихся накоплением эфирных масел. Весной и осенью цветёт много луковичных — виды шафрана, гиацинта, птицемлечника и др. Специфическими культурами подобласти являются маслина, инжир, рожковое дерево.

ж) Североафриканско-индийская подобласть, сильно вытянутая в широтном направлении, занимает северную Африку к югу от средиземноморской подобласти и до тропика Рака, Аравийский полуостров (кроме Йемена), Месопотамию, южный Иран, и простирается далее до западной границы Индии. Характерным ландшафтным элементом этой подобласти является финиковая пальма. Культура финиковой пальмы начинается от западной Африки и тянется по подобласти до восточного ската пустынного плато к долине р. Инда. Крайняя засушливость и знойность этой подобласти обусловили возникновение Сахары, аравийской пустыни Нофуд и др. Растительность скудная. Сахара — величайшая пустыня земного шара, пересекающая в широтном направлении северную Африку. Рельеф её разнообразен — она покрыта равнинами, холмами и горными грядами. Центральная часть её — каменистая пустыня, так называемая гамада, покрытая редкими растениями видов полыни, василька, саксаула, акации и др. Песчаные территории Сахары также обширны; из кустарников здесь встречаются виды гребенщика, джузгуна, акации; из травянистых — злаки Aristida, Pennisetum, Danthonia и др. Оазисы богаты растительностью, особенно финиковой пальмой. Для Сахары характерны три вида акации (Acacia tortilis, A. gummifera, A. Stephaniana). Для прибрежных частей Аравии характерен маленький злак Odyssaea mucronata, закрепляющий пески; внутренняя часть Аравии чрезвычайно бедна растениями (виды Erucaria, Salsola, Plantago и др.).

з) Макаронезийская переходная подобласть занимает несколько атлантических островов у берегов Северной Африки (Канарские, Азорские и др.). Подобласть имеет много эндемических видов, в числе которых канарская финиковая пальма (Phoenix canariensis), канарская сосна (Pinus canariensis), драконовое дерево (Dracaena draco) и др. Виды маквиса достигают здесь пышного развития. Многие тропические виды, перенесённые сюда, успешно развиваются. Из культурных растений возделываются виноград, бананы, финиковая пальма, кофе и др.

и) Североамериканская приатлантическая подобласть. Как показывает название, занимает атлантическую часть Северной Америки, с севера и на юг до полуострова Флориды. Крайний север занят тундрой, на юге переходящей в лесотундру. Лесотундра переходит в тайгу. Умеренные широты заняты лиственными (по преимуществу) лесами. Древесная растительность преобладает, число видов очень значительное. На севере господствуют хвойные породы, среди которых главными являются чёрная ель (Picea nigra), белая ель (Picea alba), сосна Банкса (P. Banksiana) и др. Эти виды в СССР отсутствуют.

Южнее распространены канадская тсуга (Tsuga canadensis), бальзамическая пихта (Abies balsamea), веймутова сосна (Pinus strobus) и др., в сообществе с некоторыми лиственными. Ещё южнее, в умеренных широтах, простираются летнезелёные широколиственные леса из видов ореха, пекана, клёна и др. Все эти виды отсутствуют в СССР. Полуостров Флорида отличается субтропическим климатом, богатым осадками. Характерным третичным видом является здесь болотный кипарис (Taxodium distichum). Здесь развита культура цитрусовых (особенно апельсина и грейпфрута), тунгового дерева и др., а на самом юге Флориды — культура тропических плодовых (манго и др.).

к) Североамериканская подобласть прерий занимает центральную часть Северной Америки. Огромная территория представляет собой разнотравные степи, однако лишённые дерновинных элементов. Бо́льшая часть территории имеет летние осадки. Сильно распространены из злаков два рода — Bouteloa и Buchloë, которые в СССР вовсе не встречаются; из других семейств распространены сложноцветные, в частности, такие роды, как золотарник (Solidago), астра (Aster) и др. Здесь простирается хлопковый пояс, а также посевы кукурузы, пшеницы и пр. Подавляющее большинство культур являются пришельцами из Старого Света.

л) Тихоокеанская североамериканская подобласть занимает тихоокеанскую часть Северной Америки. Северной её оконечностью является Аляска, южной — субтропическая Калифорния. На западе подобласть отделяется от прерий меридиональными Скалистыми горами. Климат в общем засушливый, особенно в южной части, где по направлению в глубь страны имеются пустынные плато. Флора выделяется значительным числом третичных видов хвойных растений, среди которых первое место принадлежит исполинским секвойям, уцелевшим только в Калифорнии. Кроме того, имеется много эндемических видов сосны, пихты, ели и пр. Травянистая растительность богата эндемичными видами люпина.

2. Палеотропическая область объединяет тропическую Африку, субтропическую Южную Африку до Капской провинции, тропическую Аравию (Йемен), Индостан, Индо-Китай, Филиппинские острова, острова Полинезии и Меланезии, северную Австралию.

Эта, обильно орошаемая осадками область в большей части покрыта тропическим вечнозелёным лесом, в меньшей части — листопадным тропическим лесом, а также тропической саванной. В флористическом отношении существуют целые семейства, характерные для данной области и состоящие лишь из тропических видов: таковы, например, семейства Piperaceae, Nepenthaceae, Dipterocarpaceae и др. Эти семейства неизвестны в Новом Свете. Область разделяется на три подобласти:

а) Индо-африканская подобласть занимает тропическую часть Африки, Западную Индию и о. Мадагаскар. Африканская часть этой подобласти по обе стороны от экватора характеризуется переходами леса в саванну, затем в степи и пустыни. Западная половина Экваториальной Африки (бассейн р. Конго) в большей части покрыта влажным тропическим лесом и в меньшей части саванной и степью; восточная, наоборот, покрыта саванной, степью и пустыней (в Сомали). В западной части распространены африканская масличная пальма (Elaeis guineensis), винная пальма (Raphia vinifera), много видов кофе (Coffea), фикуса (Ficus), каучуконосные лианы рода Landolfia и пр. В восточной части древесные виды в саванне являются ксерофильными и относятся преимущественно к видам семейства бобовых (особенно распространены акации). Обычны баобабы. В Южной Африке (без Капской области), в западной части имеется приокеанская песчаная пустыня Намиб с характерным многолетним растением Acanthosicyos horrida из семейства тыквенных. Намиб не входит в кустарниковую пустыню Калахари, до сих пор являющуюся мировым естественным заповедником диких видов арбуза (Citrullus). Средняя часть Южной Африки представляет собой степное и полупустынное плато Карру, покрытое многими злаками (особенно Aristida), в том числе дикой многолетней рожью (Secale africanum). В изобилии растут луковичные и «корнеплодные» растения. Много видов пеларгонии (Pelargonium), гладиолуса (Gladiolus), алоэ (Aloë), сорго (Sorghum) и др. Весьма характерным растением является вельвичия (Welwitschia mirabilis), эндемичная для Южной Африки. Абиссиния является горной экваториальной страной. Здесь имеются разнохарактерные зоны. Преобладает саванна с баобабами, акациями и высокими злаками, среди которых замечателен тефф (Eragrostis teff). Здесь в диком виде произрастают аравийский кофе (Coffea arabica), финиковая пальма (Phoenix silvestris) и др.

Долина р. Инда является засушливой.

Западная часть Индостана обильно орошается осадками юго-западного муссона и одета тропическим лесом. Эти леса в основном листопадные, но с большой примесью пальм и других вечнозелёных растений. В центральной части Индостана большие пространства покрыты тековыми лесами (Tectona grandis), так называемыми «джати». Огромное пространство внутреннего Индостана занято также индийской саванной («батта»), где древесным элементом является листопадный сал (Shorea robusta, Eugenia operculata и др.), а травянистыми — виды Saccharum, Imperata и др.

б) Малезийская подобласть охватывает Бенгальскую Индию, Бирму, Индо-Китай, Малакский полуостров, острова Цейлон, Индонезию, Филиппины, Новую Гвинею и др. На большей части этой подобласти выпадает ежегодно огромное количество осадков муссонного происхождения. Обилие осадков и тепла вызывает буйное развитие гилей. Характерными семействами являются Bombacaceae, Nepenthaceae, Dipterocarpaceae, Piperaceae и др. Здесь много эндемичных пальм, как, например, кокосовая пальма (в диком виде), сахарная пальма, цейлонская пальма и др. Очень много различных бамбуковых, а также видов рода Cinnamomum, куда входят коричное дерево, гвоздичное (Eugenia caryophyllacea), мускатный орех (Myristica fragrans). Много тропических бобовых, особенно из рода Cassia. Знаменитое тековое дерево из семейства вербеновых служит важной статьёй экспорта в Европу и Америку; оно принадлежит к листопадным деревьям. Здесь распространены хлебное дерево; плодовое дерево Durio zibethinus; плоды последнего местные жители считают наиболее вкусными, хотя они имеют крайне неприятный запах.

в) Новозеландская подобласть занимает острова Новой Зеландии и некоторые другие (Чатамские, Кермадекские). Поверхность островов гористая. Настоящей тропической растительности здесь нет, однако здесь представлены тропические роды, общие с малезийскими. Леса из субтропических вечнозелёных покрывают значительную часть территории. Из семейств характерны протейные (Proteaceae), лавровые (Lauraceae) и др.; из хвойных растений характерен агатис (Agathis), филлокладус (Phyllocladus) с широкими кладодиями, и др. Типичны для подобласти вечнозелёные леса из новозеландского бука (Nothofagus). Вечнозелёные кустарники широко распространены и относятся к семействам сложноцветных, мареновых, миртовых и др. Древовидные папоротники поднимаются довольно высоко в горы.

3. Неотропическая область включает Среднюю и Южную тропическую Америку до 40° южной широты. Здесь имеется ряд тропических семейств, эндемических для Нового Света, как, например, кактусовые (Cactaceae), бромелиевые (Bromeliaceae), настурциевые (Tropaeolaceae) и др., а из отдельных родов — хинное дерево (Cinchona), георгина

(Dahlia), ананас, арахис, тыква (Cucurbita), подсолнечник (Helianthus), теоброма (Theobroma cacao), очень декоративный антуриум (Anthurium). В большом разнообразии родов и видов представлено семейство паслёновых (Solanaceae), особенно такие роды, как табак (Nicotiana), томат (Lycopersicum), картофель (Solanum), перец (Capsicum) и др. Наряду с этим отсутствуют такие палеотропические семейства, как Pandanaceae, Nepenthaceae, Dipterocarpaceae и др. На протяжении всей области имеются как очень влажные тропические территории (бо́льшая часть Бразилии и др.), так и пустыни (в Мексике, Перу, Бразилии и др.). Вдоль тихоокеанского побережья области простираются высокогорные Анды, на западных склонах которых конденсируется влага атлантических пассатов, служащая источником таких огромных бассейнов, как р. Амазонка, Ориноко и др. К неотропической области относят также Аргентину и Уругвай. В основном это внетропические зоны. Атлантическое побережье Аргентины обеспечено осадками, внутренняя же часть страны сухая, покрытая ксерофильной степной растительностью. Эти степи носят название п а м п а с о в. В пампасах преобладают злаки.

Область разделяется на три подобласти:

а) Ц е н т р а л ь н о - а м е р и к а н с к а я п о д о б л а с т ь занимает большую часть Мексики (центральную мексиканскую возвышенность) и полуостров Калифорнию. Самое плато мексиканской возвышенности имеет сухой и жаркий климат, в то время как склоны, долины и низменности обеспечены влагой и покрыты тропической растительностью. Плоскогорье в центральной части покрыто полупустынными травами, мощными мексиканскими разнообразными суккулентами семейства кактусовых, а из древовидных лилейных — различными агавами, юкками, фуркройями и пр. Здесь сильно распространены гваюла и мариола (виды Parthenium), из которых первая является ценным каучуконосным растением. Тропическая и субтропическая растительность мексиканских долин и склонов состоит из цикадовых (Cycadaceae), пальм, древовидных папоротников, бромелиевых, орхидных, некоторых видов какао (Theobroma) и др. На высоте от 2 500 *м* и выше склоны гор заняты сосново-дубовыми лесами с примесью пихты, ольхи и других пород. Из сосен особенно декоративна сосна Монтезумы (Pinus Montezumae).

б) Т р о п и ч е с к а я п о д о б л а с т ь занимает Центральную Америку, Южную Америку (до 40° южной широты) и острова Вест-Индии. Эта обширная подобласть является далеко неоднородной. Средняя Америка и часть Южной Америки, особенно бассейны р. Амазонки, Ориноко и некоторых притоков Лаплаты, покрыты настоящими тропическими гилеями; они переходят в саванны и степи, носящие здесь название льяносов. Огромная территория гилей ежегодно долгое время находится под водой вследствие разлива Амазонки. Тропическая флора изобилует пальмами (Oreodoxa, Chamaedorea и др.), древовидными папоротниками, кампешевым деревом, бразильскими каучуконосами из родов Hevea, Castilloa, гигантскими деревьями бразильского ореха (Bertholetia excelsa) и др. В подлеске широко представлены различные виды какао (Theobroma), манихота и др. На приатлантическом плато Южной Бразилии простираются редкостойные леса араукарии с подлеском из кустарника Ilex paraguariensis (матэ, парагвайский чай). Огромные засушливые территории покрыты листопадными саваннами. Льяносы расположены на сухих возвышенностях водоразделов и состоят из злаковых и бобовых трав и из опушённых кустарников. Следует отметить присутствие голарктических элементов на горных возвышенностях в виде сосны и дуба.

в) П о д о б л а с т ь А н д простирается вдоль Анд. Вследствие расчленённости рельефа и разности высот, растительность Анд разнообразна. У тихоокеанского подножья Кордильер, а также на некоторых внутренних плоскогорьях имеются пустыни и полупустыни. На террасах обычной является и степная растительность. Высокогорные кустарниковые степи богаты многочисленными видами люпина (Lupinus). Тропическая флора покрывает склоны Анд, обращённые внутрь материка и подверженные влажным пассатам. Андийская флора богата эндемичными видами многочисленных родов. Здесь очень много клубненосных видов Solanum (диких видов картофеля), здесь произрастают в лесах дикие виды хинного дерева с подлеском из кокаинового куста, а также виды сапиума, хлопчатника и пр.

4. А в с т р а л и й с к а я о б л а с т ь занимает Австралию и прилегающую к ней с юга Тасманию. В отношении рельефа австралийский континент мало расчленён и в большей части своей является равнинным. Флора его исключительно своеобразна и на три четверти состоит из эндемичных видов. Это объясняется весьма древним (дотретичным) отделением Австралии от великого материка и превращением её в островной континент. Внутренняя часть Австралии, бедная осадками, покрыта пустыней Симпсона и полупустыней. Наиболее увлажнённым является восточное побережье, где имеется тропическая и субтропическая растительность. Для Австралии характерны семейства протейных (Proteaceae), миртовых (Myrtaceae) и др. Эндемичные семейства также существуют, среди них семейство Restionaceae, которое некоторыми систематиками признаётся за родоначальное для злаков. Некоторые роды весьма богаты видами — так, акация (Acacia) имеет 486 видов, эвкалипт (Eucalyptus) 342 вида, гревилея (Grewillea) 203 вида, и т. д. Весь род Eucalyptus является эндемичным для данной области. Австралийские деревья нередко отличаются исключительно быстрым ростом. Вечнозелёные леса связаны с песчаными почвами и сравнительно небольшим количеством осадков (600—750 *мм*). Состоят они из эвкалиптов, оригинальных «травяных деревьев» (Xanthorrhoea), цикадовых (Cycadaceae) и др. В общем, однако, леса эти однообразны. Саванны

состоят из эвкалиптов, казуарин и акаций, имеющих разбросанное местоположение. В средней части Австралии господствуют засухоустойчивые злаки, кусты спинифекса (Spinifex и Triodia) и др. Весьма характерным типом растительности Австралии являются вечнозелёные жёстколистные, сильно ветвистые кустарники, так называемые скрэбы. Они состоят, главным образом, из особых видов эвкалипта (E. dumosa, E. bicolor и др.) с примесью других родов. С ними связаны ксерофильные злаки, различные маревые и пр.

5. Капская область, территориально очень небольшая, занимает Капскую провинцию Южно-Африканского Союза. Она отличается сухим субтропическим климатом. Дожди имеют сезонный характер, туманы очень часты. Несмотря на незначительную территорию, Капская область имеет свыше 12 000 видов, т. е. столько же, сколько Австралия, и всего лишь на 3000 видов меньше, нежели весь СССР. Древесных пород здесь мало, господствуют травянистые многолетники и в меньшей степени вечнозелёные кустарники. Наиболее широко представлены семейства вересковых (Ericaceae), протейных (Proteaceae), аизоновых (Aizoaceae), амариллисовых (Amaryllidaceae) и др.

Из отдельных родов богато представлены видами Gladiolus (имеются душистые виды), Pelargonium, Helichrysum и др. Вечнозелёные кустарники Капской области отличаются мелкими матовыми листьями. Род Erica насчитывает здесь свыше 450 видов.

6. Антарктическая область занимает южную оконечность Южной Америки с Огненной Землей и островами Антарктики. Что касается Антарктического материка, то флора его не имеет сосудистых растений и состоит преимущественно из лишайников. Наиболее богата видами Огненная Земля, покрытая низким кустарником и болотной растительностью. Бук южного полушария Nothofagus, свойственный Новой Зеландии и Южной Австралии, встречается на южной оконечности Америки.

Количественное распределение видов на земном шаре. В отношении богатства видами отдельные районы земного шара далеко неоднородны. Количественное распределение видов показывает, что некоторые области земного шара исключительно богаты видами семенных растений.

Следующая таблица дает некоторое представление о количественном распределении видов семенных растений.

Арктические острова	321 вид	Советские районы Дальнего Востока	1 966 видов
Земля Франца-Иосифа	37 »	Камчатка	828 »
Новая Земля	200 »	Сахалин	792 »
о. Диксон	104 »	Пустыни Средней Азии	600 »
о. Вайгач	186 »	Крым	2 010 »
Шпицберген	137 »	Кавказ	5 700 »
Северный Урал (от 61 до 68,5° северной широты)	269 »	Средняя Азия (нагорная)	6 000 »
Норвегия	1 335 »	Индия	21 000 »
Финляндия	1 140 »	о. Борнео	11 000 »
Гренландия	390 »	Китай	20 000 »
Британские острова	1 297 »	Япония	5 727 »
Дания	1 307 »	Аравия	2 114 »
Ленинградская область	897 »	Тропическая Африка	13 000 »
Урал	1 184 »	Капская область	12 000 »
Северо-восток европейской части СССР	1 099 »	Абиссиния	1 650 »
Московская область	1 100 »	Аляска	1 082 »
Якутия	1 090 »	Центральная Америка	12 233 »
		Бразилия	40 000 »

В Советском Союзе насчитывается около 16 000 видов.

Наиболее развитые культуры древнего человечества как раз и развивались в тех областях земного шара, где они имели прочную и богатую базу растительного сырья. При этом каждая из этих культур основывалась на своих географических видах культурных растений. В Америке, до открытия ее Колумбом, т. е. до конца XV в., не имели представления о растениях Старого Света. Народам Америки были неизвестны главнейшие пищевые культуры, как пшеница, ячмень, рис, рожь, горох, соя, капуста, морковь, дыня, арбуз, виноград, почти все плодовые культуры умеренных широт и пр. Приходилось довольствоваться своими американскими растениями — кукурузой, томатом, картофелем, тыквой, фасолью и тропическими плодовыми культурами.

Родина культурных растений. Флористические области земного шара были использованы человечеством как коллекторы большого числа видов растений, пригодных для введения их в культуру путём искусственного отбора наи-

более пластичных экотипов или путём гибридизации. Следующие обширные природные области являются родиной культурных растений и ранним развитием в них земледельческой культуры.

1. Китай. Разнообразная флора Китая является источником для интродукции многих видов плодовых, овощных, технических, полевых и декоративных растений. Здесь находится родина проса, гаоляна, гречихи, периллы, многих видов капусты (Brassica chinensis, B. pekinensis и др.), многих съедобных видов лука (Allium fistulosum и др.), многих видов сливы — Prunus Simonii и др., персика, тунгового дерева, хурмы японской, рами, тутового дерева, камфарного лавра, культурных форм апельсина и мандарина, чая, многих видов бамбука и пр.

2. Индостан (без Пенджаба), Бирма и Ассам. Здесь находится родина риса, баклажана, огурца, люффы, лимона, мандарина, померанца, сахарного тростника, кунжута, древовидного хлопчатника (Gossypium arboreum), кенафа, нута, чёрного перца (Piper nigrum), бамбуков и др.

3. Малезия, занимающая Индо-Китай, Малакский полуостров и Большие Зондские острова (Индонезия). Здесь находится родина банана, помпельмуса (Citrus grandis), кокосовой пальмы, имбиря, мускатного ореха, кардамона, гвоздичного дерева, хлебного дерева, манильской пеньки (Musa textilis) и др.

4. Средняя Азия, занимающая среднеазиатские советские республики, Пенджаб и Афганистан. Здесь находится родина карликовой пшеницы, круглозёрной пшеницы (Triticum sphaerococcum), гороха, чечевицы, бобов, чины, горчицы, масличного льна, опийного мака, дыни, моркови, репы, репчатого лука (Allium cepa), чеснока, шпината, фисташки, абрикоса, миндаля, лоха (Eleagnus hortensis), столового винограда, грецкого ореха, яблони (Malus Sieversii), тау-сагыза, кок-сагыза и др.

5. Кавказ. Здесь находится родина пшеницы, ржи, груши, мушмулы, вишни, черешни, алычи, айвы, винограда и др.

6. Передняя Азия, занимающая Иран, внутреннюю Анатолию (Малую Азию). Здесь находится родина однозернянок, некоторых групп твёрдой пшеницы, восточной пшеницы (Tr. orientale), люцерны синей; персидского однолетнего клевера (Trifolium resupinatum), вики посевной, дыня-канталуп, каротиновой моркови, капусты, лука-порея (Allium porrum), аниса, анизета (Pimpinella anisetum).

7. Средиземноморье, занимающее страны, расположенные по побережью Средиземного моря. Здесь находится родина некоторых групп твёрдой пшеницы, эммера, польской пшеницы, византийского овса (Avena byzanthina), крупносемянных форм бобовых растений, льна, старосветских видов люпина (синего, жёлтого, белого, волосистого и др.), маслины, рожкового дерева, свёклы, чуфы (Cyperus esculentus), лаванды и пр.

8. Абиссиния, занимающая Абиссинию и Эритрею. Здесь сосредоточено исключительное разнообразие твёрдой пшеницы, английской пшеницы, польской пшеницы, плёнчатого ячменя, тэффа (Eragrostis teff), масличного нуга (Guizottia abyssinica), кофе, клещевины.

9. Африка. (Судан, Нигерия, Южная Африка и др.). Здесь находится родина арбуза, клещевины, сорго, финиковой пальмы, розовой герани, негритянского проса и др.

10. Южная Мексика и Центральная Америка, где находится родина кукурузы, обыкновенной фасоли, тыквы, батата, перца стручкового (Capsicum), хлопчатника (Gossypium hirsutum и др.), махорки, авокадо (Persea drymifolia и др.), дынного дерева (Carica papaya), сизаля (Agave sisalana), физалиса, томатного дерева, гваюлы и др.

11. Южная Америка, где находится родина многих туземных видов картофеля, томата, тыквы (Cucurbita maxima, C. moschata), египет-

ского хлопчатника (Gossypium barbadense), табака, хинного дерева, каучукового дерева (Hevea brasiliensis), какао, арахиса, ананаса, фейхоа (Feijoa selloviana) и др.

12. Австралия, где находится родина эвкалипта и большинства видов акации.

13. Евразия, в её средней и северной части. Здесь находится родина многочисленных видов кормовых растений (злаков, осок и бобовых), льна-долгунца, актинидии, амурского винограда, сибирской яблони, хмеля, кендыря, клюквы, брусники и др.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

1. Европейская часть

Растительный покров европейской части СССР разделяют на три обширные широтные зоны: а) тундра, б) лесная зона, в) степная зона. Каждая из этих зон имеет переходы к следующей зоне; так, тундра к югу переходит постепенно в лесотундру, лесная зона переходит в лесостепь, степная зона на крайнем юго-востоке переходит в полупустыню. Таким образом, резких переходов от одной зоны к другой не существует. Основоположником такого деления на естественно-исторические зоны является русский ученый, основатель почвоведения, как науки, Докучаев.

Тундра и лесотундра. Арктическая область евразиатской части СССР представляет собой тундру. Суровый климат сильно ограничивает вегетационный период и состав видов. Средняя годовая температура ниже 0° Ц. Летние температуры не поднимаются выше 15—20° Ц. Приземный слой воздуха летом значительно теплее, чем на небольшой высоте над почвой. Осадков выпадает немного, 200—300 *мм*, но, вследствие редких солнечных дней и короткого лета, испарение незначительное, поэтому создаётся избыточное увлажнение. Вся тундра находится в области вечной мерзлоты грунтов, препятствующей развитию стержнекорневых растений. Летом пласт вечной мерзлоты оттаивает сверху на глубину от 0,25 до 2 *м*. Почвенный покров незначительный. Процессы минерализации затруднены, так как почвенные бактерии слабо развиваются и преимущество имеют почвенные грибы; азотобактер отсутствует, его заменяет анаэробный азотфиксирующий микроб Виноградского (Clostridium Pasteurianum). Снежный период продолжается в среднем 280 дней в году. Метели и ветры очень часты, поэтому снежный покров неравномерный. Кустарниковая растительность — карликовая, стелющаяся, подушкообразная; она выживает, будучи зимой защищена снегом. Ветви, выставленные из-под снега, отмерзают. Зимой сухие снежинки, развеваемые бурей, с силой ударяют о почки кустарничков, не защищенные снежным покровом, вызывая этим отмирание их. Снег задерживается иногда вокруг стелющихся кустарничков; в открытой тундре он неглубок. Вследствие косо падающих солнечных лучей, они ложатся на почву под острым углом и поэтому слабо нагревают её. Рельеф тундры в общем ровный, пересечён небольшими всхолмленными буграми и многочисленными кочками. На возвышениях растительный покров всегда богаче вследствие отсутствия на них слоя вечной мерзлоты. Низкие температуры почвы отзываются на деятельности корней. Характерны столообразная форма кустарников и подушечная форма травянистых многолетников.

Почти все виды в тундре принадлежат к многолетникам. Общее число видов 200—300.

Тундра неоднородна. Она разделяется на различные типы — полигональная тундра, моховая, лишайниковая, скалистая и пр. Полигональная тундра отличается тем, что на её поверхности рассеяны крупные пятна, лишённые растительности. Почва здесь разделена трещинами

на отдельные участки, не имеющие в центральной части растительности. Моховая тундра образуется на тяжёлых почвах пониженных мест, где застаивается вода. На таких понижениях поселяются гипновые и другие мхи, начинается заболачивание. Сфагновых мхов мало. Моховая тундра пересечена во многих местах одиночными крупными буграми, происхождение которых неясно. Лишайниковая тундра возникает на песках и покрыта лишайниками. Как моховая, так, ещё более, лишайниковая тундры имеют незначительный состав трав и кустарничков. Незначительный прирост растений объясняется вечным днём в течение лета, неблагоприятным для деятельности гормонов роста. Корневая система приспособлена к низким температурам и нормально функционирует при температурах, близких к 0° Ц. Однако среда из медленно разлагающихся элементов торфа, удерживающего воду, затрудняет деятельность корней. Семена прорастают уже при 2° Ц. Количество хлорофилла небольшое, при этом весной и к осени он замаскирован другими пигментами, защищающими от действия ультрафиолетовых лучей. Короткий вегетационный период вызвал отбор и сохранность третичных элементов флоры, характеризующихся

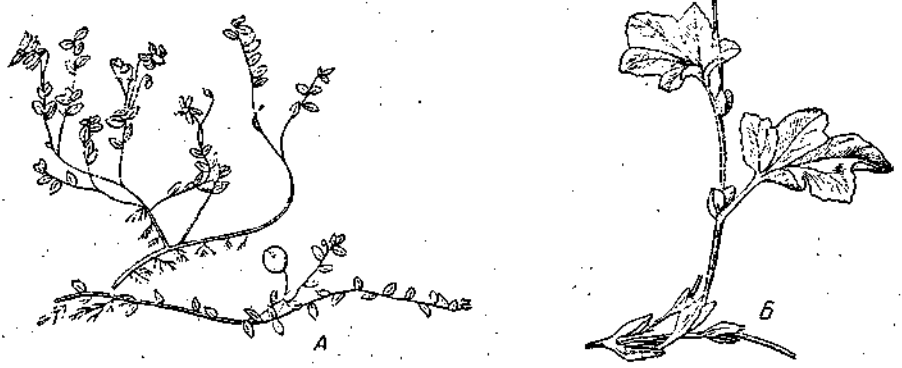


Рис. 469. Растения тундры

А — клюква; *Б* — морошка (Rubus chamaemorus).

наличием вечнозелёных листьев (багульник, брусника, водяника, багун, грушанки, подбел и др.). Многие злаки и осоки также зимуют в зелёном виде. Луковичные растения почти нацело отсутствуют, так как кратким период вегетации недостаточен для отложения запасных веществ в луковицах. Эта же краткость вегетационного сезона препятствует нормальному созреванию семян, и последнее отодвигается на следующий год.

Своеобразная кустарничковая и полукустарничковая растительность представлена в тундре багульником (Ledum palustre), карликовой берёзкой (Betula nana), ивняком (арктические виды Salix), голубикой (Vaccinium uliginosum), водяникой (Empetrum), брусникой (Vaccinium vitis idaea), морошкой и др. Среди травянистой растительности характерны подушечные формы проломника (Androsace helvetica), смолёвки (Silene acaulis), мокричника (Alsine sedoides) и др. Травянистый покров состоит из осоковых, злаков — белоуса (Nardus stricta), вейника (Calamagrostis lapponica), мятлика (Poa abbreviata, P. alpigena), овсяницы (Festuca alpina), молодило (виды Sempervivum). На пониженных, избыточно увлажнённых местах, помимо мхов, встречаются гигрофильные травы — пушица, осоки, а из кустарников — ивы. Лишайниковая тундра покрыта видами лишайника (Cladonia, Cetraria, Sphaerophorus и др.), из которых наиболее распространены исландский лишайник (Cetraria islandica) и олений лишай (Cladonia rangiferina), являющиеся сезонным (зимним) кормом северного оленя. Северный олень поедает лишайники только

зимой, летом же он кормится листьями ив и берёзки, злаками, осоками и пр.; большое кормовое значение имеют ягоды морошки, брусники и др. В общем, наиболее характерными обитателями тундры являются мхи, лишайники, различные вечнозелёные маленькие кустарнички, как брусника, водяника, багульник и др., имеющие ксероморфное строение листьев (развитие кутикулы, защищённость устьиц и пр.). Из летнезелёных кустарничков характерны куропаточья трава (Dryas octopetala), голубика и др.

Тундра безлесна. Только по берегам рр. Печоры, Мезени и др. леса проникают глубоко в тундру. В южной части появляются лесные куртинки, ещё далее к югу начинается лесотундра, в европейской части слабо выраженная и более характерная для азиатской части. Лесотундра — это острова леса, знаменующие переход к лесной зоне. Они состоят из ели (Picea obovata), осины (Populus tremula) и др. Из культурных растений хорошо развиваются овощи и ягодники. Поверхность тундры и лесотундры равна 3 млн. *км*^{2}.

Рис. 470. Елевый лес в Вологодской области.

Лесная зона. Эта зона определяется обыкновенно границами нечернозёмной полосы СССР. Некогда вся эта область до северной границы чернозёма была покрыта лесом. Земледелие освободило от леса огромные территории, но ещё значительные пространства заняты последним. Общая площадь лесов в нашей стране составляет 1 100 млн. *га* (около 40% всей территории СССР), что превышает одну треть всех лесов земного шара. Подавляющая часть площади под лесами приходится на лесную зону. Средняя годовая температура от 2 до 5° Ц. Средняя температура июля 10°, иногда больше. Осадков выпадает 500—700 *мм* в год, что превышает испарение в этой зоне. Лесная зона в западной части СССР, находящейся под воздействием тёплых испарений с Атлантики, состоит из смешанных лесов, в основе широколиственных, состоящих из дуба, граба, клёна, ясеня и др., к которым примешаны в большом числе хвойные породы. Далее, к востоку, через всю восточную часть европейской лесной зоны, Урал и Сибирь, простирается хвойная тайга из ели, лиственницы, сосен, пихты. Сосняки обычно развиваются на песчаных почвах (сосновые боры), елево-лиственничные леса — на подзолистых почвах. Если взять общую лесную площадь в СССР, то главной породой является лиственница (Larix), занимающая 249 млн. *га*; следовательно, основной тип леса — хвойный, в значительной мере расположенный на вечной мерзлоте. На втором месте стоит сосна, затем ель; последняя более характерна для лесной зоны. В европейской части лесной зоны, на

Урале и в западносибирской тайге, господствует ель, развивающаяся на подзолистых почвах, тяжёлых, кислых, обеднённых минеральными солями. Минерализация в почве происходит также замедленно и обусловлена, главным образом, грибами. Видов ели два — на западе распространена европейская ель (Picea excelsa), в восточной части — сибирская ель (Picea obovata). Последняя отличается от европейской ели меньшими шишками, более короткой и острой хвоей. Под ельником развиваются моховой и травянистый покровы. Местами можно встретить кустарниковый подлесок из рябины (Sorbus aucuparia), можжевельника (Juniperus communis), черники, брусники и др. Ельники на плохо дренируемых почвах захватываются сфагновыми мхами.

Рис. 471. Сосновый лес с вереском.

Помимо вечнозелёных хвойных, в подлеске характерны вечнозелёные кустарнички и вечнозелёные травы. Среди кустарничков сильно распространён характерный для европейской части СССР вереск (Calluna vulgaris), а из вечнозелёных трав — несколько видов грушанки (Pirola). В лесной зоне, на открытых, сухих, особенно песчаных, местах распространены сосновые леса (из Pinus silvestris). Северная граница сосны проходит через среднюю часть Кольского полуострова и далее на восток, вдоль 66° с. ш. Второй ярус обычно занимается елью, которая впоследствии перерастает сосну и заменяет ее. Подлесок часто представлен лиственными породами — берёзой (Betula pubescens) или осиной (Populus tremula). Сильно развиты сосновные леса в Карело-Финской ССР и в Полесье.

На северо-востоке лесная зона носит характер хвойной тайги. Здесь уже сильно сказывается влияние Сибири, часто попадаются сибирские хвойные породы: лиственница (Larix sibirica), кедровая сосна (Pinus sibirica), пихта (Abies sibirica), а также сибирские виды ольхи (Alnus fruticosa и др.). Вереск (Calluna vulgaris) на северо-востоке исчезает.

На северо-западе лесной зоны сибирских хвойных пород не встречается. Озёрная и прибалтийская части лесной зоны, составляющие её западную часть, соприкасаются, следовательно, с зоной лесов Западной Европы; эта область более разнообразна по видовому составу лесных пород. Здесь распространены хвойно-широколиственные леса. Из лиственных пород западноевропейский бук (Fagus silvatica) проникает в Западную Украину и Запад-

ную Молдавию. Далее на восток он не идёт. Вслед за буком от запада к востоку последовательно исчезают из лиственных лесов граб (Carpinus betulus), затем неклён (Acer campestre), ясень (Fraxinus excelsior). До Уральских гор доходит дуб (Quercus robur), остролистный клён (Acer platanoides) и орешник (Corylus avellana). Через Уральский хребет липа (Tilia parvifolia) немного проникла в Западную Сибирь, а берёза (Betula pubescens) здесь широко распространена, составляя крупные березняки.

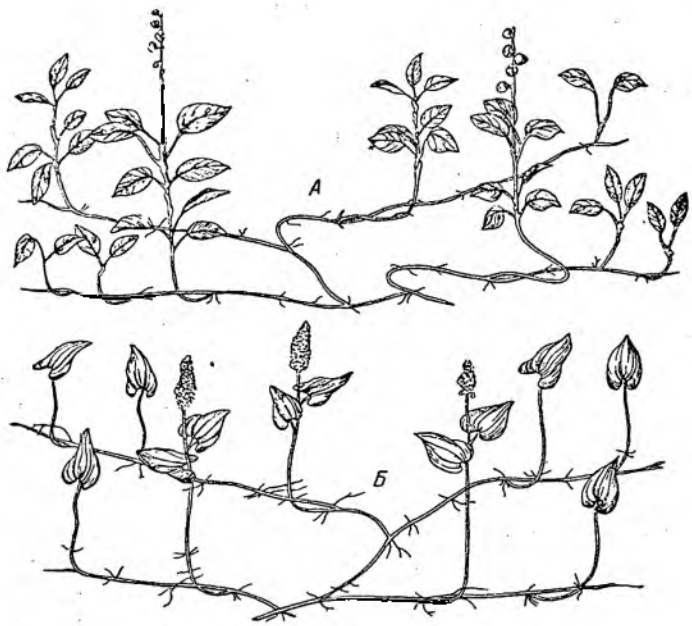


Рис. 472. Травянистые растения лесной зоны
А — грушанка (Pirola); *Б* — майник (Majanthemum bifolium).

К лесной зоне можно отнести также растительность советских Карпат. Так как Карпаты — горный район, то здесь хорошо проявлена вертикальная зональность. Нижний предгорный пояс — это смешанные леса; выше поднимаются буково-пихтовые леса (до 900 *м* над уровнем моря); ещё выше — елевые леса с примесью бука и пихты, а с уровня 1500 *м* — чистые елевые леса;

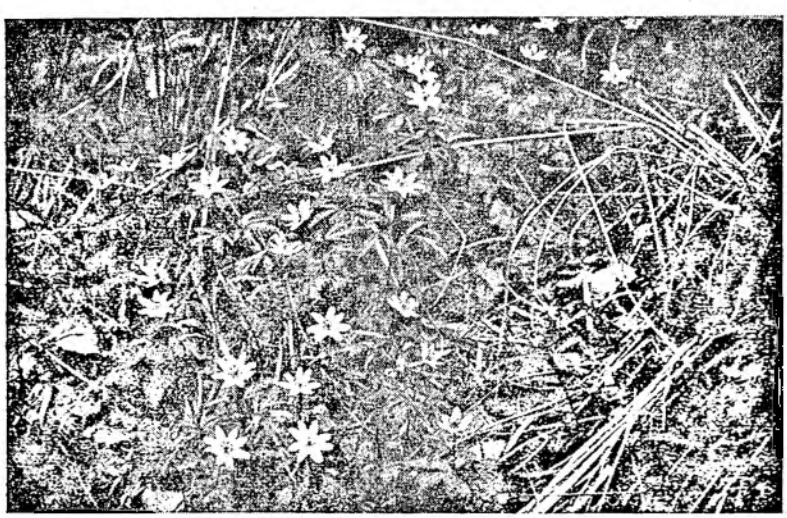


Рис. 473. Анемона (Anemone nemorosa) в елевом лесу.

их сменяет сосновый стланец и субальпийское разнотравие, а выше 1700 *м* простирается альпийский пояс травянистых растений. Главными породами нижнего горного пояса являются бук (Fagus silvatica) и граб (Carpinus betu-

lus). Леса из этих пород тёмные и мрачные. Здесь имеется только одна лиана — плющ (Hedera helix); кустарниковый подлесок состоит из бузины, волчьего лыка, малины, ежевики, смородины, бересклета, жимолости; из трав характерны лесные эфемеры (анемона, хохлатки и др.). Елевые леса состоят из Picea excelsa (Picea montana). Встречается тисс (Taxus baccata), лиственница (Larix polonica) и кедровая сосна (лимба, Pinus cembra). Из других сосен — субальпийский сосновый стланец из Pinus magnus («косунька»). В Карпатах есть уголки чистых тиссовых лесов, наиболее крупных в Европе.

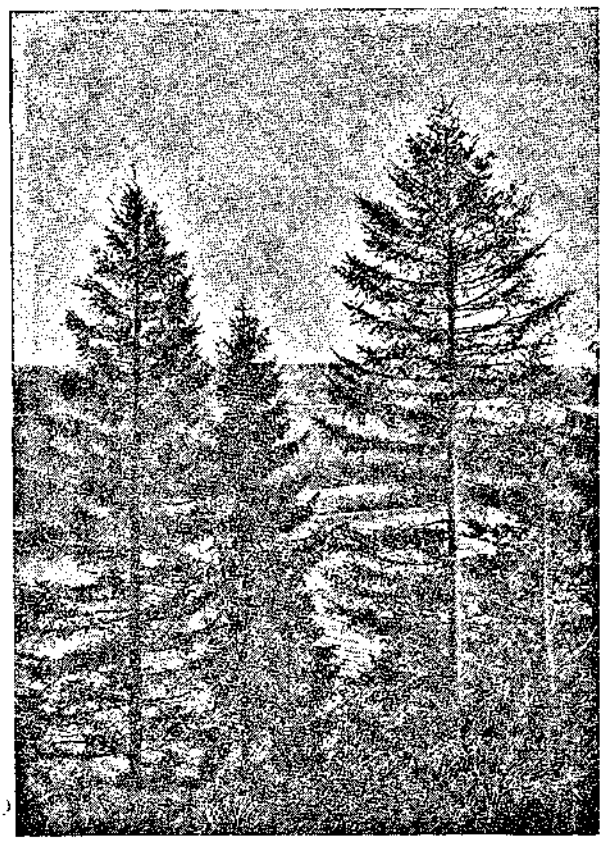


Рис. 474. Лиственница сибирская (Larix sibirica).

Чистые широколиственные леса, летнезелёные, лишённые мохового и лишайникового покрова, простираются на западе лесной зоны широтной полосой, более широкой на западе и сильно суживающейся к востоку. Дубовые леса в лесной зоне начинаются на юге Полесья, где они растут либо в виде дубрав, либо с примесью граба и ели. Отсюда они простираются на северо-восток; южная граница их проходит приблизительно через Льгов, Курск, Орёл, Тулу, Ряжск. По р. Цне имеются дубово-сосновые леса. На правобережье Волги дубовые леса, перемежаясь с мощными сосновыми борами, обычны в Горьковской области, откуда спускаются на юг по правому берегу почти до Саратова. За Волгой дубовые леса сопровождают р. Каму и по р. Белой, до Уральских гор. В весеннее время характерны в этих лесах в снежном покрове приствольные талые воронки, в которых могут развиваться мхи. В этих лиственных лесах обычными являются весенние эфемерные травы и луковичные эфемероиды, которые ещё до распускания листьев на деревьях успевают отцвести. К ним относятся пролески (Scilla sibirica), анемона (Anemone ranunculoides), хохлатки (виды Corydalis), медуница (Pulmonaria officinalis) и др. Летний травянистый покров состоит из многолетних злаков, осок и двудольных. Весьма интересно наличие степных (точнее — остепнённых) территорий в лесной зоне. В Московской области остепнённый район доходит до Оки. Растительность берегов рр. Беспуты, Скниги, Вашаны представлена на склонах разнотравием из видов шалфея, незабудки, подмаренника, клевера, тимофеевки, овсяницы и пр.

Характерным элементом лесной зоны являются болота и торфяники. Болота особенно развиты в Полесье. Возникновение их обязано рельефу и режиму полесских рек (Припяти и её притоков). Торфяники занимают огромные площади на водоразделах. Образование их связано с плохой водо-

проницаемостью грунтов и отсутствием стока, а также с обеднением почвы элементами пищи для растений; вода застаивается в почве, появляются мхи, первые вестники заболачивания. Большая часть атмосферных осадков поглощается сфагновыми мхами. Заболачивание в елевых лесах вызывает вымирание ели, сосна же оказывается более выносливой, но обитание на торфяниках обусловливает её карликовый рост и развитие не стержневой, а горизонтальной корневой системы.

На торфяниках развиваются багульник, голубика, клюква, подбел (Andromeda polyfolia), карликовая берёза, ивняки, пушица и пр. В торфе хорошо консервируются поглощённые им растительные остатки семенных растений, что позволяет определять прежнюю флору торфяников.

Луга в настоящее время занимают большие пространства в лесной зоне. Они не являются естественными, первичными, а вызваны расчисткой лесов, пастьбой скота, т. е. деятельностьючеловека. Если забросить луга, они зарастают лесом. Такие луга имеют характер вторичных. Только поёмные заливные луга естественны; здесь появлению леса препятствуют разливы рек и ледоходы. Однако в поймах некоторых рек нередки так называемые заливные леса, состоящие из дуба, ольхи, ивы (Salix cinerea), чёрного тополя (Populus nigra) — пород, выдерживающих сезонное затопление.

Выкашивание лугов способствует отбору травянистых многолетников; однолетники, не успевая плодоносить до сенокоса, вымирают. Заболачивание лугов происходит, если луг истощается, появляются мхи, образующие ковры. В это время в известной мере помогает сдирание мохового покрова, препятствующее заболачиванию (хотя эта мера и не является радикальной). В более поздней стадии заболачивания требуется осушка луга с последующей распашкой и введением специальных луговых севооборотов.

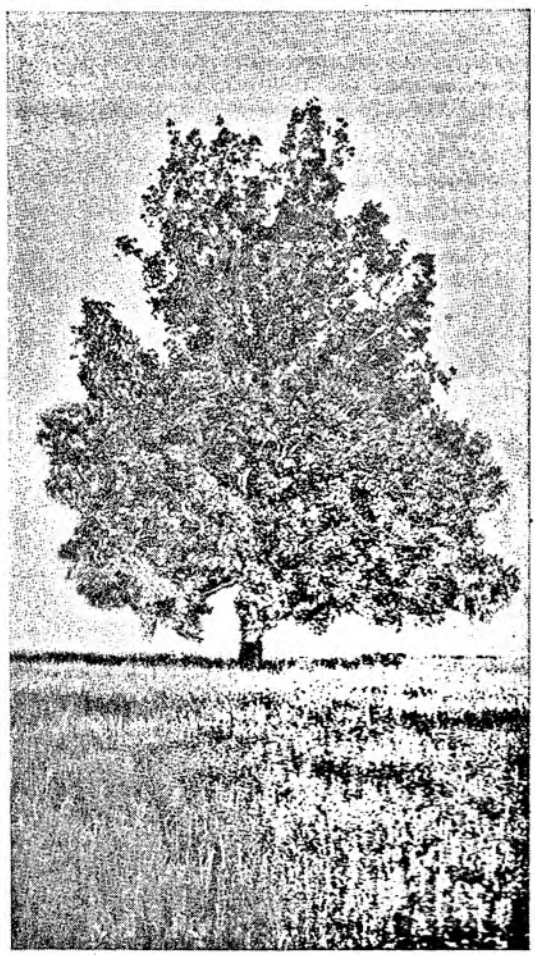


Рис. 475. Дуб летний (Quercus robur) (60-летний экземпляр).

Растениеводство в лесной зоне развито сильно и с каждым годом развивается всё больше. В последние годы культура озимой пшеницы заняла обширные площади. Озимая рожь, уступая лучшие земли пшенице, переходит на менее плодородные, в частности на вновь осваиваемые земли. Большие площади заняты овсом, яровой пшеницей, ячменем, гречихой. Культура прядильного льна (долгунца), картофеля и клевера весьма характерна для лесной зоны. Посевы других (вместе с клевером) кормовых трав для животноводства (тимофеевки, вики и пр.) также развиваются. Овощеводство в полном рас-

цвете. Из «плодовых» культур лучше всего развивается яблоня. «Ягодные» культуры дают крупные урожаи.

Подзона лесостепи и степная зона. Северная граница чернозёма, которая проходит с северо-востока на юго-запад европейской части Советского Союза, начинаясь на юге Молотовского района, через Татарскую республику, Горьковскую, Тамбовскую, Тульскую, Орловскую области, переходит в Курскую область и далее простирается на Украине. Южная граница чернозёма почти доходит до берегов Чёрного и Азовского морей, идёт по Северному Кавказу и Поволжью до Урала. За Уралом чернозёмная полоса продолжается. Подпочвы чернозёмной зоны более или менее проницаемы, поэтому влага не задерживается. Климат значительно более тёплый, лето жаркое, но зимы суровые.

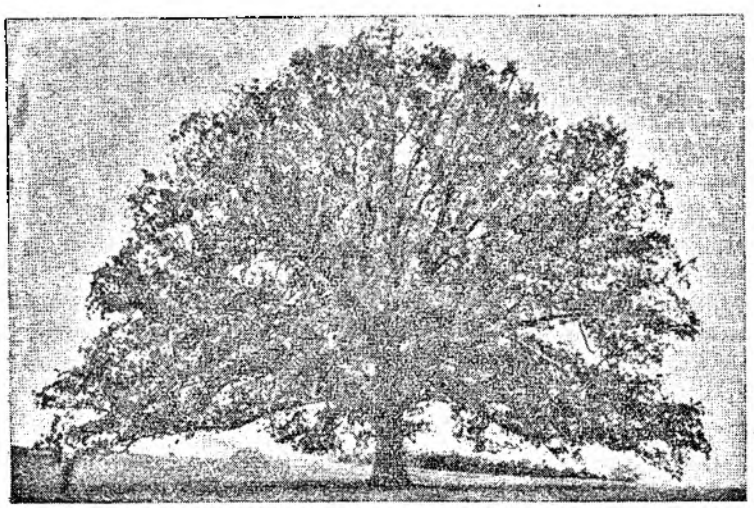


Рис. 476. Дуб, выросший в степи.

Осадков выпадает немного, 400—470 *мм*. Большинство осадков выпадает летом, притом в виде ливней. Зимних осадков мало, что сильно отражается на глубине снегового покрова. Между тем зимнее снегонакопление имеет огромное значение для защиты зимующих трав от вымерзания и для накопления запасов влаги в почве.

Сравнительная сухость климата степной зоны препятствует выщелачиванию почв, главная часть питательных веществ остаётся в верхних слоях почвы; лесная растительность развивается, главным образом, по оврагам, а также островками (например, сосновые боры на песках, на мелу или лиственные леса на северных склонах кряжей). Степи безлесны, главным образом, вследствие засушливого климата; для развития же травянистой растительности условия весьма благоприятны; при этом господствуют многолетние травы. Однако это не значит, что древесная и кустарниковая растительность не может удержаться в степи при надлежащем уходе за нею. В северной части степной зоны, где осадки достигают 500—550 *мм*, простирается подзона л е с о с т е п и.

Л е с о с т е п ь характеризуется тем, что участки леса обширны по площади; иногда, наоборот, они разбросаны в степи в виде небольших островков (так называемые к о л к и). Наиболее характерным типом леса в лесостепной подзоне европейской части СССР является д у б р а в а, т. е. дубовый лес. Это сравнительно молодой ландшафт, сформировавшийся вслед за потеплением после ледникового периода. Дубравы занимают плодородные места — деградированные чернозёмы.

Главным элементом лесов этой подзоны является летний дуб (Quercus robur). Основные массивы дубовых лесов приурочены к возвышенным и дренированным районам средней и южной полосы лесостепи. Дубово-грабовые леса обильны на лесостепном правобережье Днепра. В центрально-черноземной части более крупные массивы дубовых лесов имеются на юге лесостепи. Далее — к северу от Воронежа, затем на волжских возвышенностях и в лесостепном Заволжье. В пределах лесостепной подзоны к дубу в значительной степени примешивается ясень (Fraxinus excelsior). Подчинённое положение занимают липа мелколистная (Tilia parvifolia), виды вяза (Ulmus), остролистный клен (Acer platanoides). Подлесок состоит из орешника (Corylus avellana), бересклета (Euonymus verrucosa), крушины (Rhamnus cathartica), рябины (Sorbus aucuparia) и др. Значительно распространён хмель (Humulus lupulus). Среди травянистых растений много папоротника, купены, вороньего глаза; нередки копытень, вики, недотрога, сныть, фиалки, ясменник и пр. На степных участках лесостепи много лабазника (Filipendula), шалфея, прострела, горного клевера, румянки и др.

Лесостепь — типичный ландшафт северной Украины и центральных областей европейской части РСФСР.

К лесостепной подзоне можно отнести и растительность Молдавской ССР, которая в центральной и северной частях является лесостепной, а в южной — степной. В центральной части, на так называемой Ясско-Оргеевской возвышенности («бессарабские Кодры»), имеется крупный лесной массив древнего происхождения, состоящий из граба, ясеня, видов клёна, дуба, липы, вяза, а также из бука (Fagus silvatica). Здесь же имеются дикая яблоня, груша, черешня, вишня («антипка»), дикий лесной виноград. В лесах Северной Молдавии преобладает бук, постепенно редеющий к востоку и, наконец, исчезающий. В Молдавии отсутствуют дикорастущие хвойные породы. Кустарниковый подлесок в лиственных лесах слабо развит; он состоит из бересклета, волчьего лыка, малины, ежевики и др.; много плюща (Hedera helix).

Степная южная часть Молдавии, как и все степные части, уже не имеет целинных площадей. Следует отметить обширные плавневые леса по рр. Днестру и Пруту, в которых много тополя, ивы, дуба, вяза и др. В плавнях Дуная — камыш, тростник, ежевика, кустарники из ивы, ольхи и пр.

Настоящая степь имеет два типа: луговая степь и ковыльная. Луговая степь расположена в северной части и является разнотравной (40—45 видов травянистых растений на 1 $м^2$), с преобладанием двудольных растений и корневищевых злаков; в южной и восточной частях луговая степь становится дерновинной, ковыльно-типчаковой (виды Stipa и Festuca); из видов ковыля преобладают S. Ioannis и S. stenophylla. Типчак представлен видами Festuca sulcata и F. vallesiaca. Луговые степи используются для покоса, после чего — для пастьбы скота; ковыльные степи служат только пастбищами.

Ковыльная степь расположена южнее и значительно беднее видовым составом. Растительность однообразна (10—22 вида на 1 $м^2$); злаки составляют в травостое более 90%; тип злаков не корневищевый, а дерновинный. Виды ковыля резко преобладают (Stipa stenophylla, S. Lessingiana, S. capillata). Самыми распространёнными являются лессингиано-ковыльные степи (фоновым растением является S. Lessingiana — ковыль Лессинга). Менее характерным степным элементом является тонконог (Koeleria gracilis). Названные выше степные злаки выделяются ксероморфным строением, выражающимся в укрытии устьиц путём свёртывания листьев в трубочки, в сильном развитии склеренхимы на наружной стороне трубочек-листьев и других приспособительных (к засухе) признаков.

В степях резко преобладают многолетники. Одно- и двухлетники являются примесью. Многолетние злаки образуют крупные (у ковыля) или мелкие (у типчака) дерновины. Только в промежутках между дерновинами могут развиваться

другие растения. В почве верхнюю зону занимают корни одно- и двухлетников, среднюю зону — корни дернинных злаков, а глубокие горизонты занимаются корнями двудольных растений. Из двудольных растений степными видами являются лабазник (Filipendula hexapetala), горный клевер (Trifolium montanum), подорожники, шалфей, а в более сухих районах — жёлтая люцерна (Medicago falcata), некоторые виды клевера (Trifolium fragiferum и др.), различные зонтичные, губоцветные и сложноцветные. Сильно развиты в степной флоре растения, запасающие питательные вещества в луковицах, способные выдерживать засушливый период и приспособленные к суровым зимам. Сюда относятся виды лука, тюльпана, птицемлечника, лютика, чины клубненосной и пр.

Весна — сезон расцвета степной флоры. Обеспеченность осадками в этот период, при обилии запасных веществ в подземных органах, влечёт за собой быстрое прохождение стадий развития; к периоду летнего зноя и засухи многие растения успевают образовать плоды. Цветущая степь — один из красивейших природных ландшафтов. Обилие эфиромасличных видов делает степь душистой в периоды засухи. Плоды степных растений приспособлены к распространению ветром и животными, а также обладают способностью самозарываться в почву. Распространены также растения типа «перекати-поле», в зрелом состоянии отрываемые ветрами от почвы и разносимые по степи.

Степная зона является житницей Советского Союза. Здесь возделываются хлебные злаки, подсолнечник, сахарная свёкла, конопля, масличный лен, масличный мак, клещевина, зерновые и кормовые бобовые растения, картофель, хлопчатник, соя, кориандр и мн. др. Овощеводство и бахчеводство сильно развиты. Плодоводство даёт высокие урожаи яблок, груш, вишни и черешни, сливы, абрикоса, туты и пр.

Причины безлесия степей. Полезащитные лесонасаждения. Сто с лишним лет выдающиеся ботаники и почвоведы обсуждают вопрос о причинах безлесия наших степей. Повидимому, они не извечно безлесны. Приведём выдвинутые гипотезы:

1. Безлесие обусловлено климатом степей. Недостаточное количество атмосферных осадков сочетается с сильной испаряемостью; последняя вызывает не только иссушение, но и засолонение грунта, так как соли не успевают вмываться на большие глубины. В степях водоразделы безлесны; леса приурочены к рекам или к балкам и оврагам, днища которых увлажнены, а по склонам просачиваются грунтовые воды. В лесостепи леса приурочены к водоразделам, а на равнинах — к западинам (Бэр, Высоцкий).

Однако факт существования обширных степных пространств в лесостепной зоне, где климат не препятствует лесу, делает неполноценной эту гипотезу, хотя и наиболее существенную.

2. Безлесие вызвано засолонением степных почв и подпочв. В степной зоне почвы и подпочвы слабо выщелочены. Преобладание равнинного рельефа препятствует стоку таких вредных для корневых систем деревьев веществ, как углекислая известь, хлористые и сернокислые щёлочи. Поэтому леса бывают только на возвышенностях, где обеспечен сток (Танфильев).

Однако известно, что широколиственные древесные породы положительно отзываются на известкование грунтов; известно также существование лесов на мелу (т. е. на сульфатах). Кроме того, накопление хлоридов, сульфатов и соды вызывает образование солонцов, на которых исчезает и степная растительность, а появляется специально солянковая.

3. Безлесие обусловлено механическим составом степных почв. Степные почвы богаты тонко измельчёнными частицами, которые создают труднопроницаемый для воды слой; вода не проникает глубоко и травы успевают перехватывать её. Леса же обычно приурочены к грубо- и крупнозернистым почвам (Костычев П., Спрыгин).

Однако известно, что степные элементы (ковыли и др.) успешно расселяются на почвах разного механического состава. Дубовые леса развиваются обычно на выщелачиваемых чернозёмах, а чернозёмы по механическому составу весьма разнообразны.

4. Безлесие степей вызвано слабым дренированием грунтов. Эта гипотеза в основу кладёт топографию местности. Климат создаёт только различные физиономические типы степей, а состав флоры обусловлен историческим прошлым окружающих возвышенностей, определившим тот или иной режим дренирования. Если обратиться к лесостепной полосе, то мы видим, что наиболее облесёнными являются возвышенные участки, ибо они хорошо дренированы; наоборот, плоские равнинные пространства, как, например, левобережная низменность Украины или Тамбовская низменность, лесных массивов не имеют и заняты лишь колками из мелколиственных пород в западинах (Краснов).

5. Безлесие степей вызвано хозяйственной деятельностью человека. Эта гипотеза прежде всего подчеркивает вторичный характер степей. Первобытным типом была лесная растительность, степная же появилась вслед за человеком, с его многосторонней хозяйственной деятельностью (освобождение площадей под земледелие, употребление леса на постройки, топливо; пастьба скота в лесу и пр.) (Талиев).

Эта точка зрения является крайне односторонней.

6. Теория борьбы между лесом и степью. Степи имеют древнее происхождение. Распределение растительных покровов зависит от условий борьбы за существование между лесными и степными растительными сообществами; такие факторы, как климат, рельеф, природные особенности почв и т. п., имеют не прямое, а косвенное значение. Наблюдается наступление леса на степь. Лес на опушках, задерживая снег и вообще влагу, выщелачивает степной чернозём и этим создаёт для себя благоприятные условия, отвоёвывая у степи её территорию (Коржинский).

7. Периодичность во взаимоотношении леса и степи в лесостепной полосе. Согласно этой теории, лес, деградируя чернозём, постепенно превращает его в более или менее оподзоленные лесные суглинки, вытесняя при этом степную растительность. Этот процесс, развиваясь, несёт гибель самому лесу. В связи с прогрессирующим оподзоливанием почвы рост леса постепенно ухудшается. Лучшее состояние и добротность дуба и ясеня в дубравах якобы приурочены к деградированным чернозёмам; худшие показатели — на лесных суглинках. Дубрава, видоизменив и истощив грунт, отмирает, уступив место травам. Степь опять восстанавливает чернозём. Таким образом, имеет место «природный севооборот» (Гроссет).

Теория эта, в общем, неверна и механистична. Оптимальное состояние дуба оказалось приуроченным (на Украине и в Полесье) к подзолистым почвам, а не к деградированным чернозёмам.

Все изложенные гипотезы имеют тот коренной недостаток, что они односторонни. Столь сложная проблема, как безлесие степей, требует оценки не разрозненных факторов, а изучения совокупности их.

Несомненно однако, что для зоны настоящих степей недостаток осадков, усиленное испарение, повышенная концентрация почвенных растворов и сухие ветры имеют решающее значение в развитии безлесия. Что касается лесостепной подзоны, то там отношения более сложные; на фоне климатических и почвенных условий разыгрывается борьба за существование между лесными и степными элементами флоры.

Проблема лесных насаждений в степной зоне имеет ныне огромное народнохозяйственное значение, в связи с чем и создан гигантский сталинский план наступления на засуху. Значение лесных полезащитных полос заключается

в общем улучшении климата степей, в улучшении структуры степных выпаханных почв, в повышении урожаев возделываемых растений. Лесные полосы, согласно закону, приурочиваются прежде всего к водоразделам, к бассейнам рек. Водоразделы, писал Вильямс, — «природное лесное угодье. Раз водораздел облесен, меняется и характер водного режима почвы верхней половины склона». Леса уменьшают поверхностный сток воды и смыв почвы. Леса способствуют снегозадержанию; они являются преградами на пути иссушающих ветров.

Вопрос о посадках леса в степной зоне имеет свою научную традицию и восходит ко взглядам Костычева, Высоцкого и других, обобщивших в своё время опыт практиков степного лесоразведения.

С другой стороны, травопольная система земледелия обеспечит восстановление прочной структуры почв, накопление в них питательных элементов, улучшение водно-физических свойств почв (благодаря введению в севооборот бобово-злаковых травосмесей).

Лысенко предложил произвести в широком масштабе опытные посевы лесных полос из дуба и остролистного клёна гнездовым способом [1]. Для защиты их сеянцев от прямого солнечного света и от таких сорных растений, как пырей и острец, им рекомендованы покровные однолетние культуры (рожь) и подгоночные кустарники (жёлтая акация). Известно, что наряду с очень удачными в прошлом лесопосадками в степи (Велико-Анадольское лесничество, Каменно-Степное и др.) были и неудачные. Последние, согласно анализу Лысенко, объясняются тем, что они были основаны на признании внутривидовой конкуренции (см. стр. 13) и игнорировании межвидовой борьбы.

Полупустыня. На юго-востоке степной полосы, в области Нижнего Поволжья и восточной части Северного Кавказа, степь переходит в полупустыню. Последняя распространяется за Волгу и р. Урал на южную часть Чкаловской области, на преобладающую часть Казахстана и значительную часть Западной Сибири. Климат ещё более сухой и континентальный, с большими температурными амплитудами. Средняя годовая температура 2—6°Ц, лето знойное и сухое, зима суровая. Осадков мало, 200—220 *мм*. Сухость воздуха вызывает сильное испарение. И летом и зимой часто дуют ветры. Спокойна только первая половина осени. Почвы мало выщелоченные, глинистые или солонцеватые. Полупустыню некоторые авторы называют пустынной степью, что указывает на наличие в ней элементов степи и пустыни. Последняя характеризуется развитием полукустарничков; к обычным ковылям, типчаку и тонконогу примешиваются полынные полукустарнички, а на засолённых почвах — различные солянки из семейства маревых. Особенно это характерно для азиатской части СССР. Несомкнутость растительного покрова — основная черта полупустыни. Дерновинные злаки становятся всё более редкими и, наконец, совсем исчезают на переходах в пустыни. Весенняя флора представлена многочисленными луковичными растениями, особенно тюльпанами. Ковылей мало, остается типчак (Festuca sulcata), появляются в большом количестве ромашник (Pyrethrum achilleifolium), полынь серая и черная (Artemisia maritima, A. incana, A. fragrans, A. pauciflora), изень (Kochia prostrata), линозирис (Linosyris villosa) и др. Из злаков ещё включается житняк (Agropyrum cristatum), мятлик живородящий (Poa bulbosa var. vivipara) и др. Из луковичных, помимо тюльпанов, обычны луки (Allium albidum и др.). Эфемерные весенние однолетники представлены крупкой (Draba verna), яруткой (Thlaspi perfoliatum) и др.

В степной зоне встречаются леса — это песчаные и меловые сосновые боры, дубовые кустарниковидные леса по склонам оврагов, заросли тёрна, галерейные приречные внезональные леса и др. В Заволжье, по среднему течению

[1] Акад. Т. Д. Лысенко, Агробиология (сборник статей), 4-е изд., 1948 г. стр. 669.

р. Еруслана, на илистых отложениях древней Волги, сохранился большой лесной остров — Салтовский лес, общей площадью 5 730 *га*. Он окружён пространствами степей и полупустыни. Лес, правда, не сплошной, а в виде отдельных колков; он состоит из берёзы (Betula verrucosa), осины, дуба, ольхи, вяза, осокоря, яблони, груши, черёмухи и пр.

На солонцах полупустыни много видов с сильным опушением надземных частей, много солянок: анабазис (Anabasis salsa, A. aphylla), кокпек (Atriplex canum), сарсазан (Halocnemum strobilaceum) и др. На мокрых солончаках преобладают солерос (Salicornia herbacea) и петросимония (Petrosimonia crassifolia).

Возникновение солонцеватых почв объясняется усиленным испарением почв и уровнем стояния солёных грунтовых вод. Если последние находятся настолько близко от поверхности почвы, что возможно капиллярное поднятие их и скопление солей в поверхностном слое почвы, возникают с о л о н ч а к и. Если грунтовые воды находятся на такой глубине, что легко растворимые соли из почвы вмываются на эту глубину, образуются с о л о н ц ы. Они характеризуются при этом содержанием в верхних слоях почвы поглощённого натрия.

В прикаспийской степи простираются обширные площади движущихся песков. Растительность здесь имеет мало видов и состоит из гигантского волоснеца (Elymus giganteus), видов джузгуна (Calligonum), кумарчика (Agriophyllum), триостницы (Aristida pennata) и др.

2. Азиатская часть

Тундра и лесотундра. На севере огромного азиатского континента его арктическая часть покрыта тундрой, постепенно расширяющейся на востоке. Западно-азиатские тундры более влажны, преобладают моховая, бугристая тундры. По направлению к востоку усиливается значение гипновых мхов и видов Polytrichum. Многолетние травы приземистые. Кое-где кустарники (Betula nana и др.). Крайняя восточная часть — чукотские тундры — покрыта кустарниками и разнотравными многолетниками; здесь сказывается влияние Тихого океана.

Лесотундра является северным аванпостом сибирских таёжных районов. Элементами леса являются сибирская лиственница в западной части (Larix sibirica) и даурская (L. dahurica) в восточной части. Западносибирская лесотундра имеет сибирскую ель (Picea obovata), которая в восточной части уже отсутствует.

Лесная зона. Лесная зона Сибири разделяется на северную часть, среднюю и южную. В северной части господствуют сибирская лиственница и сибирская ель. Сибирская ель более распространена в Западной Сибири, а лиственница — в Средней и Восточной Сибири. К ней присоединяются сибирский «кедр» (Pinus sibirica) и берёза (Betula verrucosa и др.). Почвы сильно заболачиваются.

Средняя широтная часть лесной зоны тянется широкой полосой от Зауралья через всю Сибирь и представляет собой хвойную тайгу. В направлении с севера на юг елевые леса становятся более густыми, высокоствольными и тёмными, участие берёзы ослабляется. Точно так же и лиственничные леса в Средней и Восточной Сибири к югу становятся гуще, но не в такой степени, как елевые, вследствие того, что лиственница — растение световое, а ель — теневое. В южной части Западной Сибири ель встречается уже только по течениям рек, а леса состоят из сибирской пихты и сибирской кедровой сосны. В южной части Восточной Сибири постепенно увеличивается примесь сосны, которая достигает иногда господства над лиственницей. Сибирская сосна, по сравнению со среднеевропейской Pinus cembra, отличается более крупными шишками, тёмной хвоей и крупными размерами.

Растительность Уральского хребта делится на несколько поясов: а) северный горно-гольцовый, болотно-таёжный; б) средний горно-таёжный; в) средний хвойно-лиственный; г) южный из смешанных лесов.

На Западносибирской низменности тайга сильно заболочена. Река Енисей является границей. Она отделяет низменную болотно-хвойную тайгу от центрально-сибирской суходольно-хвойной тайги. За Енисеем появляются лиственные породы — виды берёзы (Betula Ermanni и B. dahurica); даурская ель сменяет сибирскую. Крайняя восточная часть средней полосы лесной зоны простирается уже на Дальнем Востоке до Охотского побережья и Камчатки. Здесь нет ни сибирской, ни даурской ели, господствуют аянская ель (Picea ajanensis), белокорая пихта (Abies nephrolepis), каменная берёза (Betula lanata) и берёзовый клен (Acer ukurunduense); последние два вида — под пологом ели и пихты. Много ягодников — клюквы, брусники и малины.

Огромный полуостров Камчатка покрыт редкостойным лесом из камчатской березы (Betula japonica, B. Ermanni) с густым разнотравьем; в более высоких зонах берёза сменяется кустарниковой ольхой и кедровым стланцем (Pinus pumila). Центральная высокогорная часть полуострова покрыта горной тундрой.

Ю ж н а я п о л о с а лесной зоны более разнообразна по составу. К западу от р. Енисея простираются мелколиственные леса, состоящие из берёзы и осины. Дуб, который так распространён до Урала в европейской части СССР, в Сибири полностью отсутствует. К востоку от Енисея до Байкала и несколько за Байкалом расположены горно-таёжные алтай-саянские леса, состоящие из пихты и сибирской кедровой сосны; с северной стороны их обрамляют открытая тайга и острова лесостепи. Здесь встречается сибирская яблоня (Malus Pallasiana). Далее на восток, к верховьям Амура, находятся леса Даурии, в основном состоящие из даурской лиственницы с примесью даурской берёзы, орешника (Corylus heterophylla) и других лиственных пород. Здесь снова появляется дуб (Quercus mongolica), но уже восточно-азиатский вид. Восточная часть южных лесов богата широколиственными породами. Появляются липа маньчжурская, жёлтая берёза, вяз (Ulmus montana и др.), клен (Acer ukurunduense), маньчжурский ясень (Fraxinus manshurica). В североуссурийских лесах распространены амурское бархатное дерево (Phellodendron amurense), маньчжурский орех (Juglans manshurica), корейский кедр (Pinus koraiensis), белокорая пихта (Abies nephrolepis).

Наиболее разнообразны по составу южноуссурийские леса. Эта область находится под влиянием летних теплых муссонов. Лето сходно с районами влажных субтропиков, но зима суровая. Характерными видами являются цельнолистная пихта, уссурийский граб (Carpinus cordata), рощи японской ольхи, различные виды рода Acer — клён маньчжурский (Acer manshuricum), клён приречный (Acer ginnala), клён зелёнокорый (A. tomentosum), клён мелколистный (A. mono). Обилие лиан (актинидия, виноград, лимонник) и появление эпифитов придают этим лесам оригинальный субтропический характер.

Леса Дальнего Востока занимают 92 *млн. га*.

На расчищенных от леса местах, не освоенных земледелием, развиты пышные высокотравные луга.

Степная азиатская зона. Степные площади здесь перемежаются берёзовыми колками. Почвы засолённые. Среди травянистых растений преобладают сперва двудольные, а по мере продвижения на юг начинают господствовать злаки — ковыль, типчак, тонконог и др.

Настоящая степная зона лежит южнее. Наличие чернозёма, степной климат придают этой зоне много сходства с европейской степной зоной. На восток эти безлесные степи тянутся до р. Оби; на восток от неё степи носят островной характер. Здесь могут быть отмечены Ачинская и Минусинские степи (Тубин-

ская, Абаканская, Чулым-Енисейская и др.). Эти степи изолированы одна от другой горными цепями. Климат резко континентальный. Степи имеют пологоволнистый и холмистый характер, с обилием ковыля, а в Чулым-Енисейской степи — с обилием полыней. Все эти степи в значительной степени освоены сельскохозяйственной культурой. За Байкалом расположены даурские степи с островками даурской лиственницы.

Полупустыни азиатской части СССР, начинаясь от юго-востока европейской части СССР, простираются до Алтая и Западного Китая. В северной части ещё много степных элементов в виде ковылей; типчака и пр., полынные же группировки постепенно к югу усиливаются, и в южных полупустынях растительный покров уже определяется разными полукустарничковыми видами полыни (Artemisia maritima, A. terrae albae), а на солонцах и солончаках — боялыш (Salsola laricifolia), биюргун (Anabasis salsa). Как в европейской полупустыне, имеются весенние эфемеры и эфемероиды, но здесь большое значение приобретают не только весенние, но и летние однолетники (устели-поле, верблюдка и др.). На территориях с близкими грунтовыми водами развиваются обширные заросли чия (Lasiagrostis splendens), одного из крупнейших злаков.

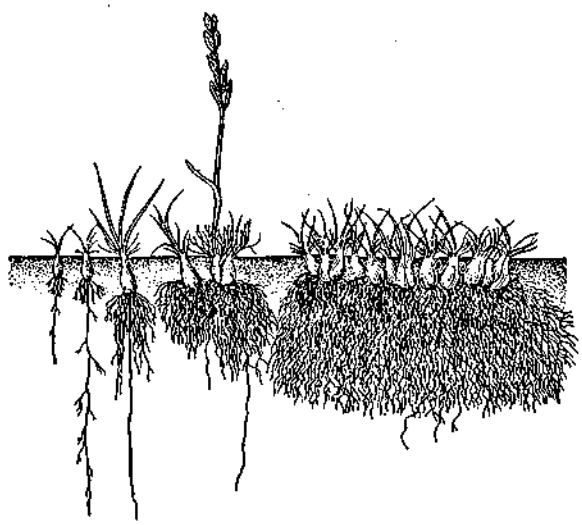


Рис. 477. Мятлик луковичный (Poa bulbosa var. vivipara).

Своеобразным элементом полупустыни, а также пустыни, является живородящий мятлик, многолетний, образующий компактные дерновины, слагающиеся из бесплодных и плодоносных побегов. Ветвление у него очень сложное. Множество отмерших листьев окружает внутренние живые листья, которые в основании своих влагалищных припочвенных частей утолщаются и образуют луковичные части дерновины. Помимо этого, в колосках образуются выводковые почки из видоизменённых цветков. Благодаря вивипарии, мятлик сильно размножается, и луковички его отлично перезимовывают, сохраняя всхожесть до 8 лет. Этот мятлик имеет огромное кормовое значение.

В полупустыне, благодаря разреженному покрову, развиваются мохообразные растения, образующие мелкие дернинки из тоненьких слоевищ. Блуждающая растительность, представленная сине-зелёными водорослями и лишайниками, переживает на почве засушливый период в виде чёрных и серых корочек, быстро зеленеющих после дождя.

Пустыня. К югу от азиатской полупустыни и к востоку от аралокаспийских берегов до подножья гор Средней Азии тянется огромная пустынная зона Туранской низменности. Различают несколько типов среднеазиатской пустыни: глинистую, каменистую и песчаную. Пустынная растительность выработалась в условиях исключительной сухости климата и почв. Корневые системы растений пустынь отличаются разнообразием приспособительных признаков. Надземные части пустынных растений очень часто сильно опушены белыми придатками эпидермиса, отражающими солнечные лучи; листья нередко редуцируются, и их роль выполняют зеленые молодые побеги. Помимо этого, ранней весной, в сезон дождей, развивается

неприспособленная к засухе эфемеровая растительность, насчитывающая свыше 300 видов и состоящая из мелких крестоцветных, маковоцветной рёмерии, тюльпанов и пр.

Глинистая пустыня сложена бурыми почвами и серозёмами. После дождей эти почвы образуют трещиноватую корку на поверхности, с глубокими трещинами, а в летнюю засуху сильно распыляются. Серозёмы богаты известью. По происхождению своему глинистая пустыня генетически связана с горными массивами, так как в значительной мере образована сносами с гор. Глинистая пустыня покрыта полынными группировками, чередующимися на более засоленных местах с солянковыми растениями. Летом, когда эфемеровая растительность выгорает, полынные полукустарнички и солянки, а также некоторые злаки сохраняются на всё лето. Из видов полыни преобладают Artemisia fragrans, A. monogyna, A. cina и др. Солянковая растительность обычна на низменных местах, не имеющих стока. Иногда эти места имеют вид плоских западин, заливаемых в весеннее время водой, потом быстро высыхающих и превращающихся в засолённые, растрескавшиеся и совсем лишённые растительности пятна, носящие название такыров. Глинистая пустыня покрыта во многих местах богатыми земледельческими оазисами на искусственном орошении. Главная масса хлопковых посевов расположена на орошённых частях глинистой пустыни.

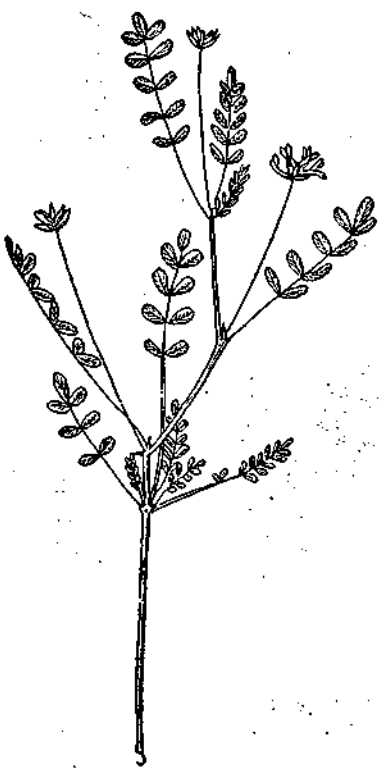


Рис. 478. Эфемерные растения песчаной пустыни: астрагал (Astragalus filicaulis).

Песчаная пустыня простирается с перерывами на огромном пространстве в пределах среднеазиатских республик. К ним относятся пустыни Кара-Кум и Кзыл-Кум. Преобладают пески подвижные. Различают три основных типа песков: 1) равнинные и волнистые пески с песчаными и супесчаными почвами; 2) пески с расчленённым рельефом и слабо развитыми, ещё не сформировавшимися песчаными почвами; 3) рыхлые (развеваемые) пески.

Растения песчаных пустынь являются псаммофитами (песколюбами). Они встречаются только на песках. Их корневая система приурочена в своём развитии к запасам влаги в определённых горизонтах, их плоды приспособлены к перекатыванию ветрами, столь частыми в пустыне.

На равнинных и волнистых песках в северной зоне развиваются полукустарнички из видов полыни вместе с изенем (Kochia prostrata). И полыни и, особенно, изень — хорошие кормовые растения. На этом фоне распространены многолетний пырей сибирский (Agropyrum sibiricum), мятлик живородящий и осока уральская (Carex uralensis); кроме того — различные однолетние эфемеры, как виды малколмии (Malcolmia), однолетние астрагалы (Astragalus filicaulis, A. ammodytes и др.), однолетние злаки (Eragrostis minor, Eremopyrum) и пр. Из кустарников распространены сазак, белый саксаул (Haloxylon persicum), виды кандыма (джузгуна) (Calligonum), черкез (Salsola Richteri). В долинах рек, где имеются глинистые почвы (с неглубокими грунтовыми водами), распространён древовидный

оджар, чёрный саксаул (Haloxylon aphyllum), образующий заросли, которые, однако, почти не дают тени вследствие безлистности веток. На равнинных песках в южной зоне развиваются многочисленные эфемеры-однолетники — вероника, бурачок пустынный, виды Koelpinia, Ceratocephalus и др. Также сильно развиваются эфемероиды, из которых огромное значение для овцеводства имеет илак, песчаная осока (Carex physodes). Наряду с живородящим мятликом (конурбас, кытыч) она является главным кормом. Эти два растения в течение влажной зимы способны немного подрастать в теплые дни, а весной они быстро развиваются и к лету замирают. Песчаная осока образует длинные корневища, которыми связывает пески и делает их пригодными для развития однолетников.

На песках с расчленённым рельефом основными жизненными формами являются кустарнички и кустарники. Из кустарников рас-

Рис. 479. Фисташковая полусаванна (Pistacia vera) в Средней Азии.

пространены белый саксаул и джузгуны, кустарнички и полукустарнички представлены тескеном (Eurotia ceratoides), песчаной полынью (Artemisia arenaria) и др. Полыни (белая, туранская и др.) — наиболее распространённые в пустыне кормовые растения в течение всего пастбищного периода (соцветия скот не трогает). В южной зоне часто встречается черкез (Salsola Richteri).

На рыхлых перевеваемых песках развиты кустарниковые кандымы, виды эремоспартона (Eremosparton), сюзеня (Ammodendron), а из многолетних трав типичны селин и хондрилла. Селин (Aristida Karelini) относится к злакам и характеризуется образованием длинных корней, окружённых песчаными чехлами. Надземная часть достигает высоты 1—1,5 *м*. Из полукустарничков на рыхлых песках встречаются виды полыни (Artemisia Russanovii, A. santolina и др.). Растительность рыхлых песков состоит прежде всего из пионеров, т. е. растений, которые первыми способны удерживаться на движущихся песках. Корневая система их распространяется далеко в радиальном направлении и при выдувании песков местами обнажается, но, будучи окутана приросшими песчинками, не страдает от обнажения. Пионеры постепенно подготовляют успокоение песков и дают этим возможность поселяться новым родам растений.

Песчаная пустыня является исконным районом промышленного разведения каракулевых овец. Там, где существуют колодцы, развиваются земледельче-

ские оазисы. Пересекающие песчаную пустыню реки (особенно Аму-Дарья) текут посреди тугайных зарослей из кендыря, дикого сахарного тростника (Saccharum spontaneum), обыкновенного тростника и пр.

Каменистые пустыни повсюду рассеяны в горных районах Средней Азии. Они покрыты обломками горных пород, между которыми устраиваются неприхотливые подушечные формы астрагалов и т. п.

Горные районы Средней Азии. Эти районы имеют различные типы ландшафтов. Нижний пояс гор представляет собой разнотравно-сухие степи. В практическом отношении они используются для богарного (неполивного) земледелия. Средний пояс гор покрыт древесно-кустарниковой расти-

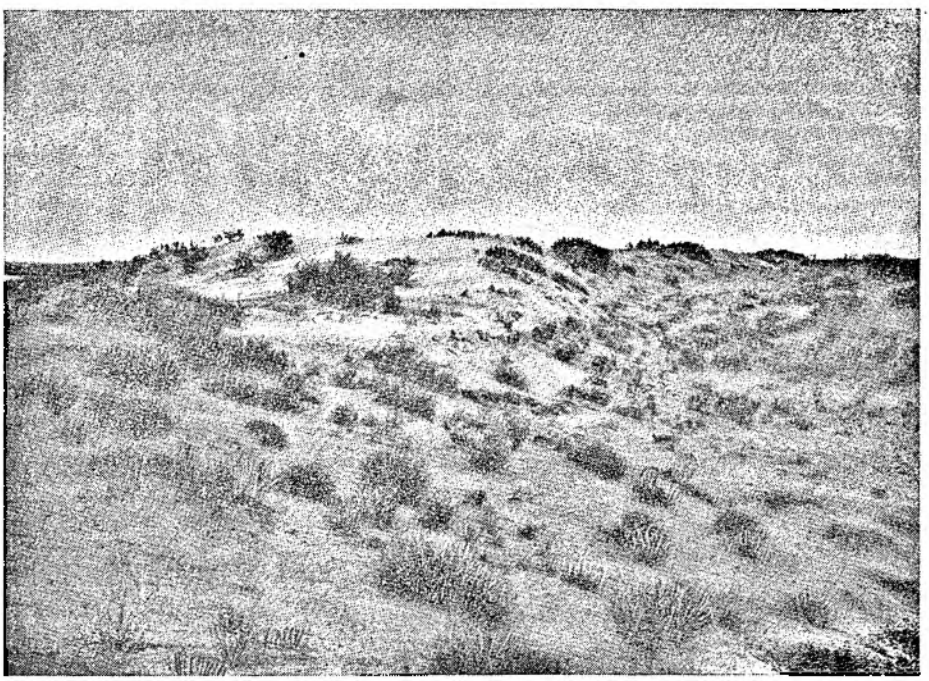


Рис. 480. Полузакреплённые бугристые пески в Туркмении.

тельностью. Широколиственные леса Средней Азии состоят, главным образом, из видов клёна, грецкого ореха, яблони, фисташки и др. Фисташковый лес является редкостойным; его относят к среднеазиатским саваннам. В ущельях, заросших древесной растительностью, широко распространён дикий виноград (Vitis silvestris). Особую ценность представляют яблоневые и ореховые леса, представленные видами Malus Sieversii и Juglans regia. На каменистых склонах гор сильно развиты арчовники (арчовые леса) (Juniperus polycarpa, J. semiglobosa и др.). Крупный арчовый лес находится на северном склоне Туркестанского хребта, в 60 *км* от г. Заамин. Из лесных пород, занимающих зону выше орехово-яблоневых лесов, выделяется тяньшаньская ель (Picea Schrenkiana). Центральный Тянь-Шань является границей её распространения.

Основные массивы плодовых пород Тянь-Шаня расположены в Джунгарском Алатау, Заилийском Алатау, Таласском Алатау, в горах Каратау и в приташкентских горных хлебтах (Бостандыкских). В Туркмении горы Копет-Дага богаты дикими плодовыми.

Леса Средней Азии редкостойны и часто производят впечатление куртин (лесные островки). Если поставить это в связь с повсеместным отступанием

ледников, с повсеместно обнажёнными моренами, можно предположить, что климат Средней Азии изменяется в сторону большей засушливости. Только долинные леса в горных районах имеют характер дебрей. Особо следует отметить тугайные леса и тугайные заросли кустарников, тростника (Phragmites) и разных крупных злаков вдоль течения больших рек Средней Азии.

Выше древесно-кустарникового пояса расположены высокогорные дерновинно-злаковые степи и луга субальпийской зоны, являющиеся прекрасными пастбищами. Здесь распространены ковыли (Stipa mongolica, S. subsessiliflora), типчак и другие злаки. Трагантовые степи покрыты астрагалами. Предельной растительной зоной являются альпийские мелкотравные луга и заросли кобрезии (Cobresia capilliformis).

Особое положение занимают высокогорные опустыненные степи Памира, на плоскогорье (свыше 4000 *м*), с холодным сухим климатом, разреженным воздухом, с видами полыни, терескена (Eurotia) и сухих злаков. В настоящее время там успешно развивается земледелие.

3. Основные типы растительности Кавказа

Растительные ландшафты Кавказа можно разделить на лесные, степные, полупустынные и высокогорно-луговые. Весь Кавказ можно географически разделить на следующие области: Северный Кавказ, или Предкавказье, Главный Кавказский хребет, восточное Закавказье, западное Закавказье и южное Закавказье.

Предкавказье в основном покрыто степями. Черноморская половина Предкавказья обеспечена осадками; на каспийской половине количество осадков убывает к берегам Каспийского моря, и степь переходит в полупустыню.

Главный Кавказский хребет покрыт лесами, горными лугами и альпийскими коврами.

Закавказье Месхийским хребтом резко разделяется на восточное и западное. Восточное Закавказье, по направлению от Месхийского хребта к побережью Каспийского моря, становится всё более засушливым. Обширная Прикаспийская низменность покрыта полупустынями. Горные районы покрыты лесом. Западное Закавказье имеет климат с большим количеством осадков, здесь сильно развит лесной покров. Черноморское побережье представляет собой район влажных субтропиков.

Южное Закавказье — в основном область нагорных ксерофитов, но со значительным удельным весом горных лугов и горных лесов. Режим осадков всего Кавказа определяется Черным морем, и поэтому от Черного моря до Каспийского идёт постепенное убывание осадков.

Степи западной части Предкавказья занимают обширное пространство к северу от р. Кубани и отчасти к югу от неё. Эти степи являются как бы продолжением степной зоны европейской части СССР, но осадков здесь значительно больше. Приазовские степи засушливее кубанских. Степи совершенно безлесны и сплошь возделаны. Лучшие твёрдые пшеницы на земном шаре продуцируются здесь. В устье р. Кубани — рисовые поля, а восточнее этого района заложены необозримые плодовые сады. К югу от р. Кубани степь постепенно переходит в лесную нагорную зону.

Степи восточной части Предкавказья простираются на равнине, полого спускающейся к Каспийскому морю и пересекаемой рр. Кумой и Тереком. Сухая степь ковыльного типа здесь переходит постепенно в полынную и полынно-солянковую полупустыни. По течению рр. Кумы и Терека расположены приречные заросли кустарников и деревьев, состоящих из видов дуба, липы, тёрна, лоха, облепихи (Hippophaë rhamnoides), держи-дерева (Paliurus aculeatus) и др. Ныне значительная площадь здесь орошена.

Главный Кавказский хребет в западной части до субальпийской зоны весь покрыт девственными хвойными и лиственными лесами. Лиственные леса состоят в нижней зоне из видов дуба (Quercus sessiliflora, Qu. robur), затем несколько выше — из бука (Fagus orientalis), ещё выше — из берёзы (Betula alba) и клёна (Acer Trautwetteri). Хвойные леса мощные, состоят из величественной кавказской пихты (Abies Nordmanniana) и восточной ели (Picea orientalis). О первобытности пихтовых лесов, тёмных и угрюмых, с мягкими сухими подушками мохового покрова можно составить представление по ущелью р. Куначхира на дороге к Клухорскому перевалу.

Восточная часть Главного хребта, бедная осадками, менее лесиста. Влага со стороны Каспийского моря задерживается прикаспийско-дагестанским хреб-

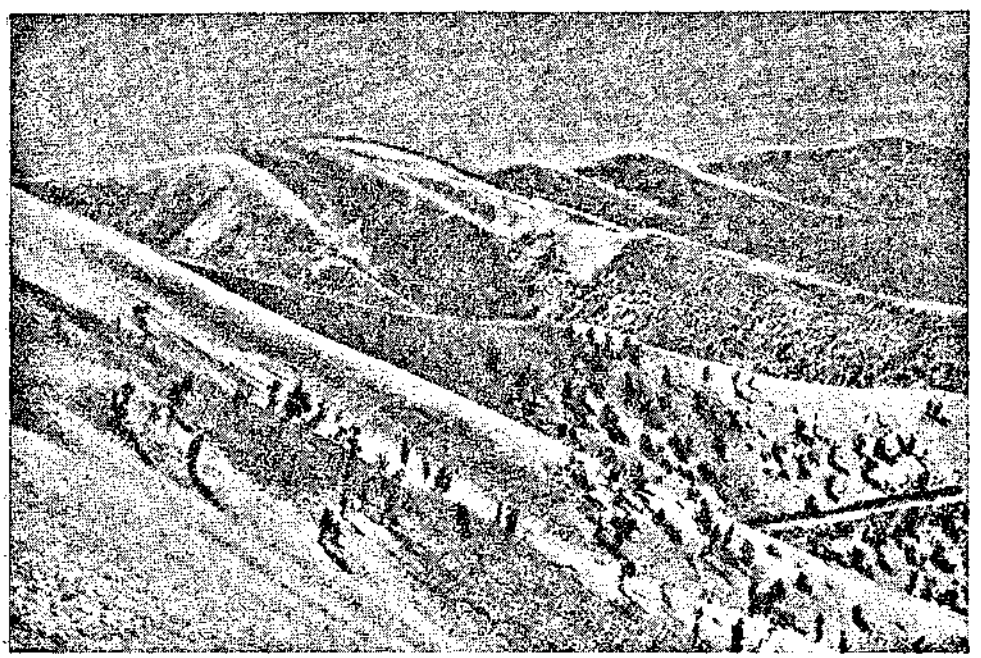


Рис. 481. Граница леса (березняка) на хребте Цхра-Цхаро в Грузии.

том, который поэтому покрыт лесом, состоящим из бука (Fagus orientalis), дуба, берёзы, граба. Внутренний нагорный Дагестан является сухим и имеет степной характер или покрыт в благоприятных районах сосновым лесом (Pinus hamata).

Западное Закавказье от Черного моря до Месхийского хребта (часть республики Грузии) представляет собой резко обособленную растительную область. Климат влажный, субтропический. На Черноморском побережье выпадает от 1800 до 2500 *мм* осадков. Со всех сторон западное Закавказье окружено горами, поэтому атмосферная влага, приносимая с Чёрного моря, задерживается в этом замкнутом пространстве. Сырой климат обусловливает развитие роскошной лесной растительности, лиственной и хвойной. Кроме кавказской пихты, восточной ели и бука, здесь впервые находим особые виды дуба (Quercus pontica, Qu. armeniaca), каштан (Castanea sativa), эндемичную для Закавказья дзелькву (Zelcova crenata), лапину (Pterocarya caucasica), кавказскую липу (Tilia multiflora), сахаристый клён (Acer Trautwetteri). Ещё более поражает наблюдателя обилие вечнозелёных пород, как самшит (Buxus colchica), рододендрон (Rhododendron ponticum) и др. Весьма характер-

ными чертами лесов средней полосы являются подлесок из вечнозелёных пород и необычайное развитие лиан. Вечнозелёная лавровишня (Laurocerasus officinalis), падуб (Ilex aquifolium), рододендрон и пр. входят в состав этого подлеска. Лианы разнообразны, характерными являются экали (сассапариль), обвойник (Periploca graeca), различные ломоносы (виды Clematis), колхидский плющ (Hedera colchica) и др. Здесь широко распространились в культуре чайное дерево, различные цитрусовые, хурма, тунговое дерево, бамбуки, пальмы, рами и многие другие субтропические растения.

В западном Закавказье получаются рекордные урожаи табака, сои, арахиса, батата, герани, кукурузы, белого люпина, различных видов фасоли, чернослива, орешника, озимых овощных растений и т. п. Здесь находятся центры советской интродукции субтропических растений — богатейшие по составу растительных форм Батумский ботанический сад и Сухумская станция субтропических культур.

К востоку от Месхийского хребта и до Каспийского моря простирается Восточное Закавказье (Восточная Грузия и Азербайджан). Количество осадков значительно меньше. В нагорных лесах уже нет вечнозелёного подлеска. Постепенно исчезают пихта и ель, каштаны, понтийский и армянский дубы, самшит, дзелькова. Перечисленные породы ещё встречаются кое-где в Восточной Грузии (Кахетия), но в Азербайджане уже отсутствуют (не считая Закатал). Леса Восточного Закавказья, покрывающие склоны гор, состоят из других пород. Здесь представлены виды можжевельника (Juniperus foetidissima и др.), гирканского и грузинского клёнов (Acer hircanum, A. ibericum), дуба (Quercus macranthera). Выделяется своими размерами клён величественный (Acer insigne), растущий в Кахетии. Только бук является крупным компонентом, свойственным лесам западного и восточного Закавказья (но в южном Закавказье он уже отсутствует).

Лесная растительность на низменности Восточного Закавказья свойственна только берегам крупных рек — Куры, Аракса, Алазани, Иоры. Это так называемые галерейные или тугайные леса. Основной породой здесь является белолистный тополь (Populus hybrida). Кроме того, здесь представлены дуб (Quercus longipes), ильм (Ulmus glabra), лох (Eleagnus angustifolius), тутовое дерево (Morus alba), ива (Salix australior), а подальше от воды — гребенник (Tamarix). На равнине Карабахской степи находятся леса кевового дерева (Pistacia mutica).

Прикаспийская низменность Азербайджана лежит по обе стороны нижнего течения рр. Куры и Аракса и состоит из Сальянской, Муганской, Мильской, Карабахской и Ширванской «степей». Эти «степи» являются полупустынями. Значительная часть территории Сальянской и Муганской полупустынь лежит ниже уровня моря [1]. Рельеф этих полупустынь ровный. Осадков выпадает мало, 200—250 *мм*. Зимой морозы бывают до — 12°Ц, иногда и более (— 20°Ц). Лето знойное, сухое; осень очень тёплая, сухая, продолжительная; вегетационный период равен 207—245 дням. Почвы сильно засолённые. Растительный покров представлен видами полыни, каперсов (Capparis herbacea), разнообразных солянок (Salsola verrucosa, S. crassa, S. nodulosa и др.); злаки представлены видами пырея и костра (Agropyrum triticetum, A. orientale, Bromus japonicus и др.).

Отдельные местности огромной Прикаспийской низменности покрыты зарослями верблюжьей колючки (Alhagi pseudoalhagi), солодки (Glycyrrhizza glabra), собачьего зуба (Cynodon dactylon), кермека (Statice Meyeri) и пр.

Значительная часть низменности орошена водой из Куры, Аракса, их притоков, и водой подземных каналов — кяризов. Орошённая площадь в по-

[1] Нормальным уровнем моря считается тот, который сообщается с океаном, поэтому в данном случае берём уровень Чёрного моря, а не Каспийского, которое является, в сущности, озером.

давляющей части используется под культуру хлопчатника. Здесь находится основная база возделывания египетских сортов хлопчатника и си-айлендов. Некоторые местности имеют развитое виноградарство.

В Восточном Закавказье резко выделяются два района: Кахетия, лежащая за Главным Кавказским хребтом в долине р. Алазани, хорошо увлажнённая область, с осадками до 1000 *мм* в год, с великолепным виноградарством, с роскошной древесной растительностью; другой район — в юго-восточном углу Азербайджана, Талыш, с узкой полосой Ленкоранской низменности и лесистым горным районом. Это район каспийских влажных субтропиков, но с засушливым летом. Здесь начинает развиваться культура чая, цитрусовых, японской хурмы и др. Талышский лес в нижней зоне состоит из граба, железного дерева (Parrotia persica), дзельквы (Zelcova crenata), шелковистой акации (Albizzia Julibrissin), величественного клёна (Acer insigne), гледичии (Gleditschia caspica), каштанолистного дуба (Quercus castanaefolia) и др. Все эти породы составляют специфическую особенность талышских лесов.

Южное Закавказье включает Армению и Нахичеванскую АССР (в пределах Азербайджана), сосредоточенные в области среднего течения р. Аракса. Климат в общем сухой. Большая часть территории лежит на значительной высоте над уровнем моря. Осадков выпадает 350—450 *мм*. Растительность Армянской ССР состоит отчасти из самобытных, а в большой мере из пришлых элементов флоры сопредельных стран. Центральная, наиболее возвышенная часть Армении характеризуется отсутствием лесной растительности. Только кое-где встречаются островки горного дуба (Quercus macranthera) или арчи (виды Juniperus). Преобладают нагорные злаковые степи, с видами ковыля и типчака, и нагорные астрагалово-акантовые степи (виды Astragalus и Acantholimon).

Субальпийские и альпийские луга состоят из разных злаков, из эндемичных видов бобовых (Onobrychis oxytropoides, Medicago dzhavachetica и др.).

Северо-восточная часть Армении является лесной областью, где в нижних зонах преобладает грузинский дуб (Quercus iberica), а в возвышенных лес является смешанным и состоит из бука (Fagus orientalis), граба, горного дуба, сахарного клёна (Acer Trautwetteri) и др. Встречаются и сосновые насаждения (Pinus hamata). На вырубках лес не возобновляется и заменяется зарослями держи-дерева (Paliurus); местами наблюдаются настоящие леса из липы (Tilia cordata). Из реликтовых видов особенно интересны тисс и кавказский рододендрон.

Юго-западная и Южная Армения, соприкасаясь с Ираном, носит отпечаток иранской флоры. Здесь сильно развита астрагалово-акантовая степь с различными ксерофитами из семейств губоцветных, гвоздичных и пр. Леса здесь встречаются в виде куртин из горного дуба. В Зангезуре часто встречаются арчовники (Juniperus oblonga, J. polycarpos и др.). Кроме того, в Зангезуре имеются леса из грузинского дуба (Quercus iberica) и заросли видов груши (Pirus syriaca, P. Raddeana и др.). Вдоль течения р. Аракса тянутся галереи из араксинского дуба (Quercus araxina). Кроме астрагалово-акантовых степей, обычны также степи из типчака, и типчака в соединении с тонконогом (Koeleria). Субальпийские и альпийские луга являются ксерофитными.

Самая восточная часть Армении лесная. Она примыкает к лесному Карабаху; леса состоят из грузинского и горного дуба с примесью реликтовых видов граба (Carpinus macrocarpa), клёна (Acer hyrcanum), дзельквы, тисса и др. Бук здесь полностью отсутствует. (Магакян).

Субальпийские луга центральной Армении чрезвычайно богаты в видовом отношении и используются как превосходные разнотравные сенокосы и пастбища.

Армения богата разнообразными культурными растениями, особенно плодовыми культурами (персик, абрикос, миндаль, яблоня, груша и пр.), виноградом, хлопчатником, кормовыми культурами и пр.

4. Типы растительности Крыма

Несмотря на незначительные размеры Крымского полуострова, растительность его разнообразна вследствие того, что он омывается со всех сторон Чёрным морем и отчасти Азовским, и вследствие неоднородного рельефа. Северная часть Крыма занята степью, в общем сходной с южной степью европейской части СССР. Почти вся крымская степь освоена земледелием. На юге степь простирается до крымских гор, образованных тремя параллельными грядами. Первая гряда ещё носит степной характер, вторая покрыта лесостепью с преобладанием среди древесных пород видов дуба (Quercus lanuginosa, Qu. robur) и небольшой примесью граба, скумпии (Cotinus cogyggria), кизила (Cornus mas), орешника (Corylus avellana) и др. Третья гряда покрыта лесом до верхнего плато, которое называется я й л о й. Яйла простирается на 70 *км* вдоль наиболее высокой гряды гор и представляет собой нагорно-ксерофитную степь с преобладанием типчаково-разнотравных и злаково-разнотравных ассоциаций. Яйла безлесна, но кое-где имеются буковые, буково-грабовые, грушевые и можжевеловые леса, приуроченные к балкам и понижениям.

Дубовые леса занимают нижнюю горную полосу. Над ними расположены буково-грабовые леса; на освещённых местах — крымская сосна (Pinus Pallasiana). Бук относится к виду Fagus orientalis. Он отличается от европейского бука (F. silvatica) плодоножкой, которая вдвое длиннее плюски, узкой кроной и пр. Безлесие представляет собой вторичное явление, вызванное ветрами, уходом воды по трещинам в недоступные глубины и нерегулируемым выпасом скота.

Со стороны Чёрного моря крымские горы крутыми отвесами спускаются к самому берегу. Защищённая высокой грядой с севера и смягчаемая влиянием моря, приморская полоса Крыма является живописным, чарующим уголком сухих субтропиков. Здесь имеются элементы средиземноморского маквиса в нижней зоне. Средняя зона занята дубовым и можжевеловым лесом с примесью разных лиственных пород. Выше расположен пояс крымской сосны и дуба (Quercus sessiliflora). Ещё выше — буковый лес, сменяемый наверху можжевеловым стланцем и каменистой окраиной яйлы.

Южный берег Крыма в нижней и средней части превращён в культурные парки. Специфическим элементом этих парков является пирамидальный кипарис. Здесь много иноземных субтропических пород, вплоть до японской веерообразной пальмы и средиземноморской карликовой пальмы. Отлично растут пробковый дуб, маслина. Здесь лучший в СССР район персика. Склоны покрыты сортами десертного винограда. Превосходные крымские табаки-дюбеки имеют высокую репутацию.

Природные растительные ресурсы Сибири, Дальнего Востока, Средней Азии, Кавказа, пригодные для использования в растениеводстве

Необозримые леса, луга и степи Советского Союза заключают в себе колоссальные дикорастущие «ресурсы». В Сибири на горных лугах Алтая и в степях Западной Сибири имеется много ценнейших кормовых растений, представляющих редкие экотипы. В лесах Сибири растёт весьма морозостойкая дикая яблоня. На Дальнем Востоке, особенно в южноуссурийских и амурских лесах, таятся исключительные растительные богатства: 1 вид груши, 2 вида яблони, 8 видов ежевики, 17 видов смородины, 2 вида винограда, 4 вида рябины, 3 вида ореха и 3 — орешника, 1 вид абрикоса, 1 вид сливы, 5 видов вишни, 3 вида актинидии, 7 видов брусники и т. д. Мичурин первый обратил внимание на растительные богатства Дальнего Востока и широко использовал их в своих скрещиваниях. Многие превосходные сорта Мичурина возникли благодаря

использованию дальневосточных и сибирских диких плодовых и ягодных растений, а именно сибирской яблони, уссурийской груши, абрикоса, вишни, сливы, актинидии и других растений.

Дикие плодовые и ягодные растения Средней Азии заключают 3 вида яблони, 5 видов груши, 3 вида сливы, 10 видов вишни, 8 видов миндаля, 3 вида рябины, 2 вида винограда, 2 вида инжира, 1 вид грецкого ореха, 10 видов смородины, 5 видов ежевики, 1 вид фисташки, 1 вид граната и т. д.

Дикие плодовые и ягодные растения Кавказа заключают 18 видов груши, 2 вида яблони, 4 вида сливы, 7 видов вишни, 6 видов миндаля, 1 вид айвы, 1 вид винограда, 3 вида инжира, 1 вид граната, 1 вид кизила, 17 видов рябины, 3 вида смородины и т. д.

Неисчерпаемы ресурсы Советского Союза в отношении диких видов клевера, люцерны, донника, лядвенца, вики, тимофеевки, овсяницы, ежи, мятликов и многих других кормовых растений. Почти неизученными остаются пока лекарственные растения, особенно алкалоидные, дикие эфиромасличные из семейств зонтичных, губоцветных; красильные растения, прядильные и др.

Перед селекционерами во весь рост стоит проблема использования видового состава полезных дикорастущих растений. Практика хозяйственных организаций давно имеет дело со сбором плодов и ягод в лесах дикорастущих плодовых деревьев, со сбором дикорастущего хмеля, тмина, белладонны, лавра и многих других полезных растений.

УКАЗАТЕЛЬ РАСТЕНИЙ И ТЕРМИНОВ

А

Аблактировка 192.
Абрикос 369*.
Авокадо 360.
Автогамия 306.
Автотрофные растения 206.
Агава 445.
Адонис 360.
Адсорбция 23, 50.
Азимина 359.
Азот 7.
Азотобактер 224.
Аир 466.
Аистник 382.
Айва 366.
Акация 373, 478*, 499.
Акклиматизация 495.
Аконит 361*.
Актинидия 424.
Актиностела 352.
Алейроновые зерна 96.
Алейроновые клетки 96.
Алкалоиды 42.
Аллелопатия 44.
Алтей 379.
Альбизия 373.
Альбумины 25.
Алыча 368.
Амарант 32, 430*.
Амарантовые 430.
Амариллисовые 445.
Амеба 24.
Амебоид 225.
Амигдалин 41.
Амилопласты 31, 32, 37.
Амилосинтеаза 37.
Аминокислоты 42.
Амитоз 54.
Амурское бархатное дерево 390.
Амфивазальные пучки 87.
Амфикрибральные пучки 87.
Амфимиксис 326.
Анабазис 430.
Анагаллис 436.
Анакардиевые 390.
Аналогичные органы 173.
Ананас 450.
Анатомия растений 18,19.
Анатомический метод в систематике растений 336.
Анатомическое строение стебля 143.
Анатропная семяпочка 298.
Анафаза 54.
Андроцей 287, 288.
Анемона 361.
Анис 394.
Анона 359.
Аноновые 348, 359.
Антеридий 202, 252.
Антибиотики 44.
Антиклинное деление 154.
Антиподы клетки 301.
Антохлор 43.
Антоцеротовые 253.
Антоциан 32, 43.
Антоцианиды 43.
Апельсин 338, 389*.
Апогамия 326.
Апомиксис 326.
Апоспория 326.
Апотеций 233, 237.
Апофиза 256.
Аппозиция 47.
Араукариевые 281.
Арахис 376.
Арбуз 413.
Ареал 337, 490.
Аристида 457.
Ароидные 466.
Аронник 466*.
Арундинария 455.
Архегониальные камеры 275.
Архегониаты 250.
Архегоний 250, 252.
Археспорий 292.
Архикарп 232.
Архимицеты 228.
Аскогенные нити (гифы) 232.
Аскомицеты 232.
Аспергилл 235*.
Ассимиляция 33.
Ассоциация 488.
Астероксилон 259, 260.
Астра 418, 481.
Астрагал 376.
Астроцветные 415.
Асфоделиевые 442.
Ауксины 30, 96, 122.
Ауксоспора 215.
Аэренхима 61*, 106.

Б

Багрянки 217.
Багульник 425.
Бадан 371.
Базальная клетка 281.
Базидиальные грибы 238.
Базидии 238, 239.
Базидиоспоры 238, 239.
Баклажан 403.
Бактерии 27, 30, 222*.
Бактериохлорофилл 34, 222.
Бальзамы 77, 90, 91.
Бамбук 454*.
Бамбуковидные 45.
Бамия 379.
Банан 450, 451*.
Банановые 450.
Банановидные 450.
Баобаб 134, 505.
Барбареа 412.
Барбарис 360.
Барбарисовые 360.
Барвинкоцветные 400.
Батат 402.
Бациллы 223.
Башмачок 448.
Безвременник 441, 442*.
Безлепестные 358.
Безхлорофильные растения 39.
Бекмания 460.
Белки 23, 24.
Белковые частицы 24.
Белладонна 402.
Белок 10, 38, 96.
Белоус 461.
Белый гриб 242.
Бенеттитовые 277.
Береза 67, 68, 397.
Березовые 396.
Бересклет 78, 392, 517.
Береслетовые 392.
Бересклетоцветные 392.
Берест 434.
Бесполое размножение 185, 200, 228.
Бетулин 67, 68.
Бешеный огурец 414.
Бинарная номенклатура 334.
Биота 285.
Биохимический метод в систематике растений 337.
Бирючинные 399.
Бирючина 399.
Биченосцы 206.
Блефаропласт 208.
Боб 329.
Бобовоцветные 372.
Бобовые 119, 372.
Бодяк 420.
Боковые корни 101.
Болиголов 394.
Бор 5.
Бородач 456.
Боршевик 395.
Борьба за существование 12.
Ботаническая география 469.
Ботридий 214*.
Ботрические (моноподиальные) соцветия 302.
Боярышник 368.

Брассика 410.
Бриония 25, 413.
Брожение 44.
Бромелиевые 450.
Брусника 425*.
Брюква 411.
Брюшная канальцевая клетка 252.
Будра 407.
Бузина 159.
Бук 398.
Буковые 398.
Букоцветные 396.
Бурачниковые 404.
Бурая ржавчина 246.
Бурые водоросли 215.
Бутень 393.
Бухарник 474.

В

Ваккария 427.
Вакуоля 22, 40, 75.
Вакциниум 425*.
Валериана 396.
Валериановые 396.
Валлиснерия 441.
Василек 420*.
Ваточник 63, 400.
Вегетативная гибридизация 15, 196.
Вегетативная клетка 276.
Вегетативная партенокарпия 327.
Вегетативное размножение 185, 186.
Вегетативное ядро 295.
Вейник 458.
Веерная пальма 465.
Веламен 175.
Вельвичия 285.
Венчик 287, 288.
Верба 438.
Верблюдка 428.
Верблюжья колючка 376.
Вересковые 425.
Верескоцветные 424.
Веретено 53, 54.
Ветвистая пшеница 463*.
Ветвление побегов 124, 172.
Ветла 438.
Ветроопыление 308, 439.
Вех 394*.
Вечнозеленые растения 151.
Вид 338.
Вика 376.
Виктория 363.
Виноград 16, 391*.
Виноградные 391.
Витаиды 24.
Витамины 28, 29.
Вишня 370.
Вместилища выделений 89, 147.
Внутривидовая конкуренция 13
Водные устьица 52.
Водокрасовые 441.
Водоносные идиобласты 147.
Водоросли 206.
Водосбор 361.
Водяной орех 40.
Возникновение жизни 8.
Воловик 405.
Волоски 61, 62, 63, 64.
Волоснец 463.
Волчки 123.
Вольвокс 208*.
Вольвоксовые 208.
Воробейник 405.
Вороний глаз 445.
Ворсянка 396.
Ворсянковые 396.
Восковой налет 61, 62.
Вошерия 211*.
Вращательное движение протоплазмы 27.
Вторичная кора 110, 166.
Вторичная ксилема 109.
Вторичная меристема 58.
Вторичная оболочка 48.
Вторичная покровная ткань 66.
Вторичная флоэма 109.
Вторичное строение стебля 156.
Вторичное строение корня 109, 111*.
Вторичный крахмал 31.
Выделительная система 87.
Выделительные клетки 88.
Выделительные ходы 89.
Выстилающий слой 292.
Высшие растения 205, 250.
Выюнковые 401.
Выюнок 16, 401*.
Вяз 434.

Г

Газообмен 135.
Гадючий лук 444.
Гайлардия 416.
Галловые цветки 311.
Галлы 41.
Галофиты 481.
Гаметангии 201.
Гаметофит 203, 293.
Гаметы 54, 185, 201.
Гаолян 455, 508.
Гаплобионт 202.
Гастеромицеты 243.
Гаустории 175, 230.
Гаусториальные клетки 276.
Гвоздика 426*, 427.
Гвоздичные 426*, 427.
Гейтеногамия 307.
Гелиантус 418.
Гелофиты 485.
Гемерокалис 442.
Гемикриптофиты 485.
Гемицеллюлоза 47, 96.
Гемоглобин 17, 119.
Генеративная клетка 276, 281.
Генеративное ядро 295.
Гентиана 501.
Географический метод в систематике 337.
География растений 18, 19.
Геокарпия 327.
Георгина 419.
Геотропизм 121.
Геофиты 485.
Гераниевые 382.
Гераниецветные 381.
Гесперидин 41.
Гетероауксин 30, 190.
Гетерогамия 202.
Гетеромерное слоевище 248.
Гетероталлизм 232.
Гетеростилия 312.
Гетеротрофные организмы 206.
Гетерофилия 141.
Гиалиновые клетки 255.
Гиалоплазма 22.
Гибискус 379.
Гибридизация 320.
Гигрофиты 471, 472.
Гидатода 66.
Гидролиз 28.
Гидролитические ферменты 28.
Гидрофиты 471, 472.
Гименциальный слой 233, 240.
Гименомицеты 240.
Гименофор 240, 241*.
Гинецей 287, 288, 296*, 297.
Гинкго 278.
Гинкговые 278.
Гиностемий 447.
Гинофор 327.
Гипантий 296.
Гипновые мхи 257.
Гипокотиль 94, 95, 101.
Гипотека 215.
Гифа 119, 226.
Главный корень 94, 95, 101.
Гладиолус 446.
Глазки 176.
Глеба 243.
Гледичия 374.
Глеокапса 220.
Гликоген 17, 39.
Глобоиды 39, 40*.
Глобулины 25.
Глобулы 77.
Глюкоза 34, 41.
Глюкозиды 41.
Годичные слои 164*.
Головневые грибы 243.
Головка 302, 303*.
Головчатая плесень 231.
Голосеменные 74, 272.
Голосумчатые 233.
Голубика 426.
Гомеомерное слоевище 248.
Гомологичные органы 174.
Гонидиальный слой 248*.
Гонидии 248.
Горец 435.
Гормоны роста 30.
Горох 16, 377*.
Гортензия 371.
Горчак 421*.
Горчица 410*.
Граб 127, 397, 513.

Грамицидин 44.
Гранат 385, 386*.
Гранатовые 385.
Гранулы 24.
Гранулярного строения гипотеза 24.
Граны 32.
Грейпфрут 388.
Гречиха 435*, 436, 508.
Гречишка 436.
Гречишноцветные 434.
Гречишные 434.
Грибы 30, 226.
Гроздовник 268.
Груша 366*.
Грушанка 424, 513*.
Грушанковые 424.
Губоцветные 406.
Гулявник 411.
Гумай 455.
Гуммоз 50.
Гусиный лук 442.
Гуттаперча 77, 78.
Гуттаперчевое дерево 78, 434.
Гуттация 66.

Д

Далматская ромашка 419.
Дарвинизм 11.
Двигательные (моторные) клетки 147.
Движение протоплазмы 25.
Двойное оплодотворение 316, 317*.
Двубратственные тычинки 374.
Двудольные 107, 346.
Двудомные растения 290.
Двухлетние травянистые растения 132.
Девясил 418.
Деление клетки 55*.
Деплазмолиз 51.
Деревей 419.
Деревья 132, 485.
Деренные 393.
Держи-дерево 498.
Дерматоген 105, 152.
Десмидиевые водоросли 212*.
Десмолитические ферменты 28.
Джут 378.
Джугара 455.
Джузгун 435, 482.
Джонсонова трава 455.
Диаграмма цветка 304.
Диастаз 28, 97.
Диатомовые водоросли 214.
Дикарион 232.
Дикностела 87, 352.
Дилленневые 424.
Диоскорейные 445.
Диоскорея 446.
Диоспироцветные 436.
Дискомицеты 232, 237.
Диссимиляция 44.
Дифференциация 143.
Дихазий 304.
Дихогамия 312.
Дихотомическое ветвление 124, 125*.
Дождевик 243.
Долговечность растений 134.
Домовый гриб 240.
Донник 375.
Донце 177.
Дорзовентральное строение 100, 254.
Драконниковые 444.
Драцена 444*.
Древесина 164.
Дрема 427.
Дрожжевые грибы 234.
Дрок 474*.
Друза 43*.
Дуб 13, 398*, 494, 504, 513*, 514*, 528.
Дубильные вещества 41.
Дурман 404.
Душистый колосок 457.
Дымянка 410.
Дымянковые 410.
Дыня 414.
Дыхание 44.
Дягиль 394.

Е

Ежа 460.
Ежевика 364.
Ежовик 456.
Ежовник 430.
Елевые 281.
Ель 282*, 504, 511.

Ж

Жабрей 407.
Жасмин 400.
Жгутики 207.
Жгутиковые 206.
Железистые волоски 63, 64*, 88, 89.
Железистые чешуйки 89, 90*.
Железо 7, 37.
Жёлтая акация 378.
Желтая ржавчина 246.
Живая материя 9.
Живица 89.
Живокость 361.
Жизненные формы 485.
Жилкование 140.
Жирные масла 40.
Жиры 38.
Житняк 461.
Журавельник 382.

З

Заболонь 166.
Завиток 304.
Завязь 288, 295.
Заменяющие волокна 161, 162.
Замкнутый пучок 87.
Замыкающие клетки 61, 64, 148.
Замыкающие пленки 48.
Запасающие клетки 37.
Запасный крахмал 37, 38.
Запасные вещества 38.
Заразиха 407*, 408.
Заразиховые 408.
Зародыш семени 95*, 316.
Зародышевая муфта 287.
Зародышевый мешок 299, 300, 301*.
Заросток 269.
Звездчатка 426*, 427.
Зеленые водоросли 207
Зеленые мхи 256.
Земляника 187*, 364, 365*.
Зерновка 330.
Зигнемовые водоросли 212.
Зигогамия 214, 233*.
Зигомицеты 230.
Зигоморфные цветки 289.
Зигоспора 232.
Зигота 54, 185, 301.
Зимовниковые 441.
Злаки 451.
Злакоцветные 451.
Змееголовник 406.
Зона делящихся клеток 105.
Зона роста 105.
Зона специализации 105.
Зонтик 302, 303*.
Зонтикоцветные 392.
Зонтичные 393.
Зооспорангии 185, 200.
Зооспоры 16, 24, 54, 184, 200.
Зубровка-колосок 457.
Зябра 407.

И

Ива 438*.
Ивовые 438.
Ивоцветные 438.
Иглица 445.
Идиоплазма 13.
Избирательная проницаемость 50.
Избирательность в оплодотворении 318.
Извилина 304.
Изидии 250.
Изменчивость 11, 12.
Изогамета 202.
Изогамия 202.
Изолатеральный лист 146.
Изоморфные поколения 251.
Изопрен 77.
Изотерма 476.
Ильм 13, 434.
Инвертаза 28.
Индузий 269, 276.
Инжир 431, 432*.
Интегументы 275, 298.
Интеркалярный рост 123.
Интина 294.
Интродукция 496.
Интуссусцепция 47.
Инулин 37, 41.
Иод 46.

Иномея 402.
Ирга 368.
Ирис 446*.
Ирный корень 466.
Испарение 64.

К

Кабачки 414.
Какао 380*.
Кактусоцветные 436.
Кактусы 474.
Каламитовые 266.
Калий 8.
Каллюс 189.
Каллёза 75.
Калужница 31, 360.
Кальцефильные растения 481.
Кальцефобные растения 481.
Кальций 8, 49.
Камбиальное кольцо 109.
Камбий 58, 81, 83, 109, 110, 160.
Камбиформ 167.
Каменистые клетки 49, 84*.
Камнеломковые 371*.
Камфорное дерево 359.
Камыш 449.
Канареечник 456.
Канатник 379.
Кандым 435.
Капельконосные 423.
Капселла 412.
Капуста 411.
Капустная кила 226.
Карагач 434.
Кариокинез (митоз) 56.
Кариоплазма 26.
Каркас 434.
Каротин 29, 31, 38.
Каротиноиды 31, 38.
Карпогон 219.
Карпоспора 219.
Картофель 38, 403*.
Касатик 446.
Касатиковые 446.
Кассия 373.
Ката 43.
Каталаза 28.
Катализаторы 27.
Каузарина 347.
Каузариновые 347.
Каулерпа 211*.
Каулифлория 311, 380*.
Каучук 77, 114.
Каучуконосы 78.
Качающиеся пыльники 308.
Качающиеся соцветия 308.
Каштан 398.
Кедр 284.
Кейтонии 342.
Кенаф 82, 170, 379.
Кендырь 82, 170, 400, 488.
Кизил 393.
Кизильник 366.
Кипарис 285.
Кипарисовые 284, 285.
Кирказоновые 396.
Кислица 382.
Кисличные 382.
Кислород 6, 8.
Кистевик 204.
Кисть 302, 305*.
Кладодии 267.
Кладофора 211.
Классификация покрытосеменных 357.
Клевер 375.
Клейковина 96.
Клейстогамные цветки 307.
Клейстокарпий 233, 234.
Клен 13, 32, 390.
Кленовые 390.
Клетка 21, 26*, 31, 38, 55.
Клетки-спутницы 70, 75.
Клеточная оболочка 33, 45.
Клеточная стенка 46.
Клеточная теория 55.
Клеточный сок 22, 40, 44, 75.
Клетчатка 46.
Клещевина 40, 383, 385*.
Клиноплистные 265.
Клостерий 262.
Клубника 365.
Клубеньки 119, 121*, 179.
Клубеньковые бактерии 119.
Клубни 37, 176, 177.
Клюква 426, 510*.
Каогуляция 24.
Коацерваты 9.
Ковыль 457, 458*.
Кожица 64, 65*, 105.
Козлец 456.
Козлобородник 422.
Кокаин 42.
Коканновые 382.
Кокки 233.
Кокорыш 394.
Кокосовая пальма 465.
Кок-сагыз 113, 422*.
Кола 43.
Колеоптиле 95, 96.
Коллатеральные пучки 86.
Колленхима 79, 80, 147.
Коллоиды 23.
Колокольчик 415, 478.
Колокольчиковые 414.
Колокольчикоцветные 414.
Колонка 256, 447.
Колос 302, 303*.
Колосковые чешуи 452.
Колпачок 257.
Колхикум 31.
Конкуренция 12.
Конидиеносцы 228.
Конидии 228, 234.
Конопля 22, 80, 82, 169, 432, 433*.
Конус нарастания 95, 104, 122.
Концентрический пучок 88.
Концептакул 217.
Конъюгация 212.
Копулировка 192.
Копуляция 208.
Кора 31.
Кордаиты 278.
Корень 100.
Корень боковой 102, 108.
Корень стержневой 101, 102.
Корешок 94, 95.
Корзинка 302, 303*.
Кориандр 394.
Коричник 359.
Корка 58, 61, 168.
Корневой волосок 105*, 106.
Корневище 37, 101, 104, 179.
Корневищные злаки 453.
Корневой чехлик 95, 105, 106.
Корневые волоски 59.
Корневые клубни 174*.
Корневые утолщения 37.
Корневые отпрыски 187.
Корнеплоды 115, 174.
Корни воздушные 175.
Корни досковидные 175.
Корни дыхательные 175.
Корни мочковатые 101*.
Корни придаточные 103*.
Корни ходульные 175.
Коробочка 256, 329.
Коровяк 405.
Корпус 152.
Комарий 212.
Костер 461, 488.
Костянка 331.
Костянка ложная 332.
Кофе 395.
Кохия 429.
Кохлеария 410.
Крапива 22, 25, 31, 63, 82, 433.
Крапивные 433.
Крапивоцветные 431.
Красные водоросли 217.
Крахмал 28, 37, 38, 46.
Крахмальные зерна 38.
Крахмалоносное влагалище 153.
Кремний 8, 49.
Кресс 410.
Крестовик 420.
Крестоцветные 410.
Кривоцвет 405.
Кристаллоиды 23, 40*.
Кристаллы 44.
Кровохлебка 365.
Кроцин 446.
Кроющие чешуи 452.
Круговорот веществ 5.
Крушина 391.
Крушинные 391.
Крушиноцветные 390.
Крылатка 330.
Крым-сагыз 422.
Крыжовник 371*, 372.
Ксантофилл 31, 38.
Ксеногамия 307.
Ксерофиты 471.
Ксилема 85, 87.
Кубышка 363.
Кувшинка 65, 363.
Куколь 426*, 427.
Кукуруза 38, 455*.
Кукушкин лен 256.

Кумарин 41.
Кунжут 406*.
Кунжутные 406.
Купальница 360.
Купена 455.
Купырь 393.
Куриное просо 456.
Куропаточья трава 365.
Кустарники 132, 485.
Кутикула 61, 62.
Кутин 49, 62.
Кутинизация 49.
Кутровые 400.
Кущение злаков 132.

Л

Лабазник 365.
Лаванда 407.
Лавр 359.
Лавровые 359.
Лавровишня 371.
Лаллеманция 407.
Ламинарин 216.
Ламинария 216.
Ландыш 445.
Лапчатка 365.
Ластовень 400.
Ластовневые 400.
Латекс 76, 77.
Латук 421*, 422.
Лебеда 429.
Левкой 412.
Лейкопласты 30, 31, 75.
Лен 22, 80, 82, 168, 381*.
Леновые 381.
Лепестки 287.
Лепидодендрон 264.
Лептоспорангиаты 269.
Леса 496, 500.
Лесной папоротник 296*.
Лещина 397.
Лжеакация 376.
Лианы 130, 478, 485, 497*.
Либриформ 81, 84, 110, 162, 165*.
Лигнин 49, 83.
Лигнификация 49.
Лизогенные вместилища 89.
Ликоперсикум 403.
Ликопин 38.
Лилейные 34, 441.
Лилиевые 443.
Лилиецветные 441.
Лилия 31, 443.
Лимон 22, 30, 388, 389*.
Лимонник 360.
Лимонниковые 360.
Линейная ржавчина 224.
Липазы 28, 97.
Липа 378.
Липовые 378.
Липоиды 23, 24.
Лисохвост 458.
Лист 135, 139.
Лиственница 284.
Листовая мозаика 142.
Листовая пластинка 451.
Листовая пазуха 121.
Листовка 329.
Листовое влагалище 135, 451.
Листовой след 87, 155.
Листовой цикл 128.
Листорасположение 128.
Листостебельные мхи 257*.
Лихенин 249.
Лишайники 248.
Лобелия 415.
Лодикули 452.
Лодочка 374.
Ложные плоды 332.
Ложнодихотомическое ветвление 126.
Ломонос 361.
Лотос 363.
Лоховые 384.
Лох 384.
Луб 82.
Лубяные волокна 81, 83*, 168.
Луговик 459.
Лук 178*, 442, 443*.
Луковица 177, 178.
Луковые 442.
Льнянка 406*.
Люпин 374, 375.
Лютик 361.
Лютиковые 360.
Люцерна 375.
Люффа 413.
Лядвенец 376.

М

Магний 7.
Магнолиевые 348, 358.
Магнолия 358.
Маис 455.
Мак 408*.
Маквис 498.
Маковые 409.
Макоцветные 408.
Малина 364, 365*.
Мальва 378*, 379.
Мальвовые 378.
Мальвоцветные 378.
Мальтоза 95.
Мандарин 31, 388.
Мандрагора 404.
Манжетка 365.
Манихот 384.
Мараттиевые 268.
Маргаритка 418.
Маревые 428.
Мареновые 395*.
Мареноцветные 395.
Маршанциевые 254.
Маршанция 254.
Марь 428*.
Марьянник 406.
Маслина 400*.
Маслинные 399.
Масляная пальма 465.
Мать-мачеха 420.
Матэ 43.
Махсбели 396.
Махорка 404.
Махровость 313.
Мацерация 45, 55.
Мачок 409.
Медуница 405.
Мегаспорангии 264, 273, 298.
Мегаспорогенез 299.
Междоузлия 121.
Межклеточные полости 41, 58, 59.
Межпучковый камбий 58.
Мезокарпий 327.
Мезофилл 143.
Мезофиты 471, 472.
Ментор 197.
Мейоз (мейозис) 56, 200.
Меристема 58, 66, 105.
Месекретный каучук 77.
Метаморфозы 18.
Метаморфозы корня 174.
Метаморфозы листа 181.
Метаморфозы побега 175.
Метаксилема 108.
Метафлоэма 108.
Метафаза 53.
Метелка 303*.
Метлица 458.
Методы систематики растений 236, 237.
Микориза 119, 120*, 227.
Микроманипулятор 26, 84.
Микропиле 275, 316.
Микроспора 275, 293.
Микроспорангий 264.
Микроспорогенез 291.
Микроспоролистик 272, 288.
Миксамеба 225.
Миксомицеты 225.
Мильдью 230.
Мимоза 16, 373.
Мимозовые 373.
Миндаль 369.
Минерализация 223.
Миртовые 384.
Миртоцветные 384.
Митоз 54, 55*.
Мицелий (грибница) 226.
Мицеллы 23, 46.
Млечники 76, 77*, 113, 167.
Млечный сок 76.
Многолетние травянистые растения 133.
Многоплодниковые 347, 355, 358.
Могар 456.
Можжевельник 284*.
Мозаичность листа 141.
Мозолистое тело 75.
Молокан 422.
Молочай 383, 384*.
Молочайные 382.
Монокарпические растения 57.
Моноподиальное ветвление 124, 125.
Моносахариды 34, 37.
Моноспора 217.
Монохазий 304.
Мордовник 420.
Морковник 394.
Морковь 31, 111, 395*.
Морошка 364, 510*.

Морфин 42.
Морфология растений 18.
Мотыльковые 374.
Мохообразные 252.
Мукоровые 231.
Муравьиная кислота 63.
Мутовчатое листорасположение 128.
Мухоловка 16.
Мухомор 243.
Мучнисторосые 235.
Мучнистая роса 236.
Мучнистые 450.
Мушмула 368.
Мхи 255.
Мята 34, 407.
Мятлик 460.
Мятликовидные 455.
Мыльнянка 428.
Мышатник 374.
Мышей 456.
Мышиный горошек 377*.

Н

Надсемядольное колено 94, 95.
Наперстянка 406.
Нарцисс 445.
Насекомоопыление 308,439.
Насекомоядные растения 17, 181.
Наследственность 11, 12.
Настурция 31.
Натурализация 496.
Незабудка 405.
Незеленые бактерии 7.
Нектар 52, 309.
Нектарники 90, 309.
Немалион 219.
Непентес 16.
Несовершенные грибы 246.
Низшие растения 205, 206.
Никотин 42.
Никотиновая кислота 29.
Нимфейные 363.
Нитрофильные растения 481.
Новозеландский лен 442.
Номенклатура растений 339.
Норичниковые 405*.
Норичникоцветные 405.
Носток 220.
Нуклеарный тип развития эндосперма 322.
Нуклеиновые кислоты 27.
Нут 376.
Нуцеллус 275, 298.

О

Обкладочные клетки 146.
Облепиха 384, 527.
Облигатные паразиты 227.
Облигатные сапрофиты 227.
Оболочка клетки 21, 47, 55.
Овес 38, 459*.
Овсец 459.
Овсюг 459.
Овсяница 461, 488.
Огурец 414*.
Однобратственные тычинки 374.
Однодольные 346, 439.
Однодомные растения 290.
Однолетние растения 132.
Однопокровные 346.
Одревеснение оболочки 49, 161.
Одуванчик 421*, 422.
Ожика 447.
Оидии 227.
Окаймленные поры 72*.
Окислительные ферменты 28.
Околоплодник 327.
Околоцветник 288, 296.
Окопник 404*, 405.
Окулировка 193.
Октанты 324.
Олеандр 400.
Олений лишайник 249*.
Ольпидий 228.
Ольха 397.
Онтогенез 93, 344.
Оогамия 202.
Оогоний 202.
Оомицеты 229.
Ооспора 211.
Опенок 243.
Опиум 42.
Оплодотворение 276, 315, 316*.
Опорные клетки 84.
Опробковение 49.
Опыление 305.
Органические кислоты 42.
Орех 330, 399*.
Орешек 330, 332.
Орляк 271.
Ортостиха 128.
Ортотропные органы 100.
Орхидея 31.
Орхидные 447*.
Орхидноцветные 447.
Осина 439.
Ослизнение 50.
Осмотическое давление 50, 52.
Основные функции листа 149.
Осока 449*.
Осоковые 448.
Осокоцветные 448.
Осот 420, 423.
Осциллярия 219*.
Отбор 11, 12.
Отводки 186.
Отделяющий слой 152.
Открытый пучок 86.
Очередное листорасположение 128.

П

Пальмы 464, 465*.
Пальмоцветные 464.
Панданоцветные 467.
Папаверин 42.
Папоротники 203, 267, 270*, 272.
Папоротникообразные 258.
Папоротники водные 271.
Паразитные растения 206, 207.
Парафизы 233.
Паренхимаассимиляционная (хлоренхима) 60.
Паренхима вазицентрическая 162.
Паренхима воздухоносная (аэренхима) 61.
Паренхима губчатая 60, 144, 146.
Паренхима древесинная 110, 161, 165*.
Паренхима коровая 106, 111.
Паренхима лубяная 82, 167.
Паренхима палисадная 60, 143.
Паренхиматический массив 287.
Партеногенез 326.
Партенокарпия 326.
Партикуляция 114.
Парус 374.
Парусность плодов и семян 494.
Паслен 403*.
Пасленовые 34, 402.
Пасока 74.
Пастернак 394.
Педиаструм 210.
Пезизовые 237.
Пектины 42, 45.
Пеларгония 382.
Пенициллин 44.
Пенистого строения гипотеза 24.
Пеон 361.
Пепсин 17.
Первичная кора стебля 67.
Первичная кора корня 105, 106.
Первичная меристема 58.
Первичная оболочка 46, 47.
Первичные бугорки 122.
Первичное строение корня 104.
Первичное строение стебля 152.
Первичносумчатые 239.
Первичный крахмал 37.
Первоцвет 436.
Первоцветные 436.
Перекрестное опыление 307.
Переноспоровые 229.
Перец 31, 403.
Перечные 347.
Периблема 105, 152.
Перидерма 69*, 113.
Перидий 225.
Периклинное деление 154.
Перилла 32.
Период покоя семян 98.
Периплазмодий 292.
Перисперм 95, 323.
Перисporиевые 235.
Перистом 257.
Перитеций 233, 236.
Перифизы 245.

Перицикл 58, 106, 107, 108*, 150.
Пероксидазы 28, 97.
Персик 369*.
Пестик 268, 295.
Пестролистность 37.
Петров крест 39.
Петрушка 394.
Печеночники 254.
Пивные дрожжи 234.
Пигменты 31, 32, 43.
Пикниды 245.
Пикноспоры 245.
Пикульник 407.
Пиния 477*.
Пиннулярия 215.
Пиреноиды 207.
Пиронема 232.
Пиреномицеты 236.
Пихта 282.
Плагиотропные органы 100.
Плазма (см. цитоплазма) 27.
Плазмодесмы 26, 48, 54.
Плазмодий 16, 225.
Плазмолемма 23, 51.
Плазмолиз 51, 52*.
Планозигота 229.
Пластидули 32.
Пластиды 21, 30, 31.
Пластидный крахмал 96.
Пластинка листа 135.
Пластинниковые 242.
Платан 363.
Платановые 363.
Плауновидные 261.
Плауновые 261.
Плаун 261, 262*.
Плацента 270, 298.
Плевел 460.
Плейохазий 304.
Плектасковые 234.
Плектенхима 226.
Плесневые грибы 26.
Плети 131.
Плод 100, 286, 492*, 493*.
Плодовое тело гриба 225, 233.
Плодолистики 287.
Плодосумчатые 234.
Плодушки 130.
Плотнокустовые злаки 453.
Плюска 332.
Побег 121.
Повилика 401*, 402.
Погремок 406.
Подвой 192.
Подвесок 323.
Подземные побеги 175.
Подмаренник 396.
Подорожник 408.
Подорожниковые 408.
Подсемядольное колено 94, 95.
Подснежник 445.
Подсолнечник 417*, 419.
Подчашие 288.
Пойкилоксерофиты 473.
Покрывальце 269.
Покрытосеменные 286, 345.
Полевица 458.
Полевичка 460.
Ползучие стебли 131.
Поленика 364.
Полигамные растения 291.
Полисахариды 41.
Полистеличный стебель 270.
Полицентрическое строение 115.
Полиэмбриония 326.
Поллиний 293, 447.
Поллинозы 308.
Половое воспроизведение 135, 207.
Половое спороношение 228.
Половые типы растений 290.
Половые клетки 54.
Полуксерофиты 473.
Полукустарник 132.
Полупроницаемые мембраны 50.
Полярность 50, 97.
Полынь 419.
Померанцевые 387.
Порогамия 317.
Поросль корневая 187.
Поровые каналы 48.
Портулак 426.
Портулаковые 426.
Поручейник 394.
Поры 48, 70.
Початкоцветные 465.
Початок 302, 303*.
Почка верхушечная 94, 121.
Почка пазушная 122.
Почка придаточная 122.
Почка спящая 122, 166*.
Почка зародыша 94, 95.
Почкование 227.
Предзародыш 323.
Прививки 191.
Привой 192.
Придаточные корни 101.
Прилистник 135, 138.
Примордиальные листья 32, 122.
Прицветник 287.
Пробка 61, 67, 68*, 168.
Пробковый камбий 11, 58, 66, 67.
Пробковый дуб 67.
Провитамин 31.
Проводниковая ткань 297.
Проводящие пучки 85, 154.
Продольная бороздка 95.
Прозенхимные клетки 22.
Происхождение высших растений 250.
Происхождение ядра 27.
Прокамбиальный цилиндр 157.
Прокамбий 59, 81, 87, 106, 154.
Пролеска 444.
Прорастание семян 97.
Пропускные клетки 107, 108*.
Проросток 98.
Просо 456, 508.
Просовидные 455.
Простые поры 72*.
Протандрия 312.
Протеазы 28.
Протеины 24.
Протейноцветные 426.
Протеиновые зерна 39, 40*.
Протеолитические ферменты 97.
Протогения 312.
Протококковые 209.
Протонема 257.
Протоксилема 108.
Протоплазма 22, 55.
Протостела 85, 352.
Протофлоэма 108.
Профаза 52, 200.
Псаммофиты 482, 524.
Псевдантовая теория 346.
Псилофиты 258, 259*.
Псилот 260*.
Птицемлечник 444.
Пузырчатая головня 244.
Пузырчатка 16.
Пупавка 419.
Пустырник 407.
Пучковый камбий 58, 87, 154.
Пушица 449.
Пшеница 38, 462*, 463*.
Пятна Каспари 107, 110*.
Пыльная головня 244.
Пыльник 293*.
Пыльца 47, 275, 314.
Пыльцевая камера 275.
Пыльцевая клетка 293.
Пыльцевая трубка 315.
Пыльцевход 275, 316.
Пыльцевые гнезда 276.
Пырей 461.

Р

Равножгутиковые 208.
Радиальные лучи 109, 162.
Радиальный проводящий пучок 87.
Раздельнолепестные 358.
Размножение 52, 185.
Разножгутиковые 214.
Разнолистность 142.
Разностолбчатость 212.
Разноэкологические скрещивания 321.
Райграс 460.
Ракита 438.
Рак корневой шейки 246.
Рами 22, 80, 169, 433.
Раналиевые 358.
Раневая пробка 69.
Рапс 411.
Растительные сообщества 469.
Раструб 139.
Растяжение клетки 52.
Растяжимый белок 96.
Рафиды 43*, 44.
Раффлезиевые 396.
Рдест 441.
Рдестовые 441.
Регенерация 185.

Редукционное деление 56, 200, 201*.
Редька 111, 412.
Резак 394.
Рекапитуляция 344.
Репа 411.
Репяшок 393.
Ржавчинные 244.
Рибофлавин 29.
Ризоиды 211.
Ризосфера 224.
Ринния 259.
Рис 38, 456, 457*.
Рогоз 467*.
Рогозовые 467.
Род 338.
Родина культурных растений 507.
Рододендрон 425.
Рожковое дерево 373, 374*.
Рожь 461, 462*.
Роза 365, 366*.
Розанные 363.
Розовые 364.
Розоцветные 363.
Ромашка 419.
Росичка 456.
Рост и развитие 182.
Росянка 16.
Рубчик 94, 95.
Румянка 405.
Рутовые 387.
Рутоплодные 387.
Рыжик 412.
Рыльце 284, 285.
Рыхлокустовые злаки 453.
Рябина 367.
Ряска 466.
Ясковые 466.

С

Саванны 499.
Саговник 274, 275*.
Саксаул 430, 474.
Сальвиния 271.
Самооплодотворение 306.
Самоопыление 306, 439.
Самшит 384.
Самшитовые 384.
Сапонины 41.
Сапролегния 229*.
Сапропель 222.
Сапрофиты 206, 227.
Сассапариль 445.
Сафлор 420.
Сахарная свекла 117.
Сахарный тростник 456.
Сахароза 37.
Свекла 32, 115, 427*, 428.
Световая стадия 182.
Световой порог 150.
Световые растения 150, 479.
Свинорой 459.
Свободное образование клеток 54, 323.
Связник 288.
Секвойя 284.
Селагинелла 263, 264.
Селагинелловые 263.
Сельдерей 394.
Семезачаток 298.
Семя 93, 94*, 95, 286.
Семявход 94.
Семядоля 93, 94, 95.
Семянка 330.
Семяножка 298.
Семяносец 298.
Семяпочка 273, 275, 276*, 298.
Сенна 373.
Сенсибилизатор 36, 37, 38.
Сера 7.
Сердцевина 85, 153.
Сережка 302, 303*.
Серодиагностический метод в систематике 337.
Сигиллярия 264.
Сикониум 431.
Симбиоз 100, 120, 248.
Симметрия 99.
Симподиальные соцветия 303.
Синангии 273.
Сине-зеленые водоросли 27, 30, 219.
Синергиды 301.
Сирень 400.
Систематика растений 18, 19, 205, 333.
Ситник 447.
Ситниковые 446.
Ситниковидные 441.
Ситовидные трубки 71, 74, 76*, 77*, 167.
Сифоновые водоросли 211.
Сифоностела 85, 352.
Скабиоза 396.
Скафидии 217.
Скерда 422.
Склериды 84*.
Складчатая хлоренхима 149.
Склеротиния 237.
Склероций 227.
Скрещивание 320.
Скорцонера 423.
Слива 368.
Сливовые 368.
Слизевики 21, 24, 30, 223.
Сложноцветные 43, 415.
Сложная кисть 303*.
Сложный зонтик 303*.
Сложный колос 303*.
Сложный лист 138.
Сложный щиток 303*.
Слоевище 207.
Смена фаз 445.
Смоковница 431.
Смолевка 427.
Смолы 91.
Смоляные ходы 89, 90*, 148.
Смородина 371.
Сморчок 338*.
Сныть 394.
Соланин 43.
Солерос 488, 521.
Солодка 376.
Соломина 130, 451.
Солянка 428.
Соплодие 328, 332.
Сорго 455.
Середин 249.
Сорусы 267, 270.
Сосна 272, 282.
Сосуды 70, 72*, 73*, 106, 162.
Сосущая сила 52.
Соцветие 302.
Соя 377.
Спайнолепестные 358.
Спаржа 444.
Спаржевые 444.
Спермогоний 245.
Спермаций 219, 295.
Сперматозоид 16, 202.
Спирейные 364.
Спирея 364.
Спирилла 223.
Спирогира 27, 212.
Спора 185, 223.
Спорангиеносец 230.
Спорангий 185, 200, 253.
Спорогенная ткань 200.
Спорогоний 253.
Споролистики 262.
Спорофиллы 372.
Спороношение 290.
Спорофит 203.
Спорынья 236, 237.
Срединная пластинка 45, 47.
Стадийное развитие 15, 182.
Стадия деления клеток 61.
Стадия детерминации 61.
Стадия роста 61.
Стадия яровизации 182.
Стаминодий 288.
Статолиты 153.
Створки 330.
Стебель 130, 152.
Стеблевые узлы 121.
Стела 85, 153, 274.
Стенкосеменные 412.
Стереом 79.
Стеригмы 235, 239.
Стеркулиевые 380.
Стилодии 297.
Стимулятивная партенокарпия 327.
Столбик 288, 295.
Столоны 176.
Стратификация 97.
Стратоносток 220.
Страусник 267.
Стрелка 130.
Стрелолист 440.
Стрихнин 42.
Стробил 274.
Стробиллярная теория 351.
Строение протоплазмы 24.
Строма 32.
Строчок 238.
Стручок 329.
Стручочек 329.
Стыдливая мимоза 16.
Суберин 49, 67.
Субэдификаторы 488.
Суданская трава 455.
Суккулентные растения 474, 485.

Султан 458.
Сумах 390.
Сумахоцветные 387.
Сумка 232.
Супротивное листорасположение 128.
Суреница 411.
Сусак 440.
Сусаковые 440.
Сущеница 418.
Сфагновые мхи 255*.
Сферокристаллы 38.
Сферотека 235.
Схизогенные вместилища выделений 89.
Сцеплянки 212.
Сыть 448.

Т

Табак 404*.
Таволга 364.
Тайнобрачные 18.
Таксодиевые 284.
Таллом 207, 211.
Тамарикс 413.
Тамариксовые 413.
Тапетум 292.
Татарник 420.
Тау-сагыз 113, 423, 424, 476.
Твердая головня 243.
Телейтоспоры 246.
Телорез 441.
Телофаза 54.
Теневые растения 150, 479.
Теория возрастной цикличности 126.
Теория стадийного развития 126.
Термофильные организмы 25.
Терофиты 485.
Терн 368.
Тетрада 293.
Тетраспора 217.
Техническое волокно 82.
Тиамин 29, 30, 120.
Тимонуклеиновые кислоты 27, 53, 54.
Тиллы 74, 75*.
Тимофеевка 458*.
Типчак 460.
Типы плодов 327, 328.
Типы семяпочек 292.
Типы растительного покрова 496.
Тисс 281.
Тиссовые 281.
Ткани 57.
Ткань механическая 59, 79, 162, 167.
Ткань основная 59.
Ткань образовательная 58, 59*.
Ткань покровная 59, 60, 66.
Ткань пробковая 58, 66.
Ткань проводящая 59, 69, 162.
Тмин 394.
Тоддалиевые 390.
Тонконог 460.
Тонопласт 23, 40, 77.
Топинамбур 419.
Тополь 438*, 439.
Тор 287.
Торус 71.
Торф 256.
Травянистые растения 132.
Традесканция 25, 31.
Транспирация 135, 150.
Трансплантация 191.
Трахеи 70.
Трахеиды 66, 70, 73, 74, 162, 165*.
Трепелы 215.
Третичное строение корня 115.
Трехдомные растения 291
Трехорешковые 382.
Триостренник 441.
Трихогина 219, 232.
Трищетинник 459.
Тропизмы 16.
Тростник 460, 493.
Трофоплазма 13.
Трофофиллы 272.
Трубкоцветные 401, 418.
Трутовик 228, 241*.
Трутовиковые 240.
Туевые 285.
Тунг 40, 383*.
Туника 152.
Тургор 51, 64.
Турнепс 411.
Тута 431*.
Тутовые 431.
Туя 285.
Тюльпанное дерево 359.
Тюльпан 443.
Тыква 414*.
Тыквенные 16, 413*.
Тыквоцветные 413.
Тычинки 287, 288, 291.
Тычиночная нить 288.
Тычиночная трубка 288.

У

Углеводы 33.
Углекислая известь 63.
Углекислый газ 6, 33, 34.
Ужовник 268.
Ужовниковые 268.
Узел кущения 133*.
Укороченные побеги 129.
Укроп 394.
Улотрикс 210.
Улотриксовые 210.
Уредоспоры 245.
Урна 256.
Устьице 33, 62, 64, 65*.
Устьице водное 52, 66*.
Усики 180.
Усы 131.
Ушки 138.

Ф

Фанерофиты 485.
Фармакогнозия 337.
Фасоль 38, 377.
Фасциации 130.
Фейхоа 385.
Феллоген 66.
Феллодерма 67.
Фенология 486.
Ферменты 27, 97.
Ферула 395.
Фибоначчи ряд 128.
Фибриллы 77, 83.
Фибриллярная гипотеза 26.
Фиброзный слой 292.
Физиология растений 18, 19.
Фикомицеты 229.
Фикус 431, 432*.
Филлодий 181.
Филлокладии 180.
Филогенез 344.
Филодендрон 466.
Филогенетическое значение признаков 346.
Филостахис 455.
Финиковая пальма 465.
Фисташка 30, 390.
Фитобентос 207, 221.
Фитонциды 44.
Фитогормоны 30.
Фитопланктон 207, 220.
Фитофтора 230.
Флора 490.
Флористические области 503.
Флоэма 48, 81, 83, 85.
Формальдегид 33.
Формула цветка 304, 305*.
Фосфор 7, 24.
Фосфотаза 97.
Фотопериодизм 150.
Фотосинтез 4, 34, 135, 149.
Фототрофные 206.
Фрагмобазидиомицеты 243.
Фрагмобазидия 239.
Фузариум 246.
Фруктоза 41.
Фукоксантин 215.
Фуникулус 198.

Х

Хазмогамные цветки 307.
Халаза 298.
Халазогамия 317.
Хамамелисцветные 363.
Хамеропс 465.
Хамефиты 485.
Хара 213.
Хвойные 73, 278.
Хвойник 285.
Хвойниковые 285.
Хвощ 265.
Хвощевидные 265.
Хвоя 148.
Хевея 384.
Хемосинтез 224.
Хемотропизм 318.
Хинин 42.
Хинное дерево 395.
Хитин 226.
Хламидомонада 21, 208*.
Хламидоспора 227.
Хлопчатник 22, 63, 379*, 380.

Хлоренхима 66.
Хлороз 37.
Хлорококк 209.
Хлоропласты 17, 30, 34.
Хлорофилл 4, 17, 30, 32, 33, 35, 37.
Хлорофиллины 33.
Хмель 432.
Холобазидия 239*.
Холобазидиомицеты 239.
Хондриозома 21, 30, 31.
Хондриозомный крахмал 96.
Хондриоконты 32.
Хорнеа 259.
Хохлатка 409*, 410.
Хрен 410.
Хроматин 27, 53.
Хроматоплазма 219.
Хроматофор 30, 31, 55, 207.
Хромопласты 30, 31, 55.
Хромозома 13, 14, 53, 200.
Хурма 437*.

Ц

Цветение 305, 307.
Цветок 286, 287*.
Цветки актиноморфные 289.
Цветки зигоморфные 289.
Цветковые растения 286.
Цветковые чешуи 452.
Цветки воронковидные 417.
Цветки ложноязычковые 416.
Цветки трубчатые 416.
Цветки язычковые 417.
Цветоложе 287.
Цветоножка 287.
Цезальпиниевые 373.
Целлюлоза 47, 83.
Ценобии 219.
Центросемянные 426.
Центральный цилиндр 107, 110*, 153.
Церкоспора 246.
Цикадовые 26.
Цикорий 422.
Цимозные соцветия 302, 303.
Цистолиты 30.
Цитобластема 55.
Цитокинез 53, 54.
Цитоплазма 21, 22, 23, 24, 47.
Цитрус 388.
Цитрусовые 387.

Ч

Чай 424.
Чайные 424.
Частуха 440*.
Частуховые 440, 472.
Частухоцветные 440.
Чашелистик 287.
Чашечка 287.
Чемерица 441, 442*.
Череда 419.
Чередование поколений 186, 201, 203*, 258*, 263.
Черемуха 370, 371.
Черемша 443.
Черенки 188, 189, 190.
Черешня 370.
Черешок 135, 139.
Черная ножка 228.
Черника 425*.
Чертополох 420.
Чеснок 443.
Чечевица 376.
Чечевичка 31, 68*, 69.
Чешуи 178, 279.
Чий 457.
Чина 376.
Чинар 363.
Чистотел 409.
Чистец 63, 407.
Членистые 265.
Чувствительность растений 16.
Чумиза 456.
Чуфа 449.

Ш

Шалфей 311, 407.
Шампиньон 342.
Шантрансия 217.
Шафран 446.
Шейковые канальцевые клетки 252.
Шелковица 431*.
Шилица 268.
Шилицевые 268.
Шиповник 365, 366*.
Шишка 279*.
Шпажник 446.
Шпергель 427.
Шпинат 428*, 429.

Щ

Щавелевокислая известь 44.
Щавелек 435.
Щавель 43, 435*.
Щиток 95, 96, 302, 303*.
Щетинник 456.
Щучка 459.

Э

Эбеновые 437.
Эвантиевая теория 347.
Эволюция водорослей 218.
Эволюция стелы 352.
Эвкалипт 385, 386*.
Эвспорангиаты 268.
Эгилопс 461, 491.
Эдификаторы 488.
Эйкомиевые 434.
Эйкомия 78.
Экали 529.
Экзина 294.
Экзоасковые 234.
Экзокарпий 237.
Экзодерма 106.
Экология 19, 469.
Экзотрофная микориза 119.
Экотип 339, 485.
Экологический ряд 489.
Эктокарпус 216.
Эластический белок 96.
Элатеры 266.
Элементарные волокна 81.
Элайрос 495.
Элодея 25, 441.
Эмбриология 19, 337.
Эндемические виды 491.
Эндодерма 107, 108*, 153.
Эндосперм 41, 95, 275, 279, 316, 322, 323.
Эндотрофная микориза 119.
Энзимы 27.
Энтомофильные растения 308.
Эпибласт 95, 452.
Эпидермис 61, 63, 65*.
Эпикотиль 94.
Эпиплазма 233.
Эпитека 215.
Эпитема 66.
Эргостерин 29.
Эриантус 456.
Эремурус 442.
Эспарцет 376.
Эталий 225.
Этиолированные растения 39.
Эустела 352.
Эфемерные растения 103.
Эфемероиды 473.
Эфирные масла 63, 90.
Эцидии 245.
Эцидиоспора 245.

Ю

Югландовые 399.
Юкка 444.
Юнгерманиевые 254.

Я

Яблоневые 366, 367*.
Яблоня 367.
Ягода 330.
Ягода ложная 330.
Ядерная оболочка 26, 53, 54.
Ядерный сок 53.
Ядерная пластинка 53.
Ядро клетки 21, 26, 40.
Ядровая древесина 164.
Ядрышко 27, 53, 54.
Язычковые 422.
Язычок 138.
Яйцеклетка 202, 213, 252, 301.
Яровизация 182, 183.
Ярусные категории 141.
Ярутка 410.
Ясень 13, 399, 513.
Ясменник 396.
Яснотка 407.
Ятрышник 447.
Ячмень 463, 464*.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

A

Abies 91, 134, 282, 283*, 512, 522.
Abietaceae 281.
Abutilon 379.
Acacia 373, 478*, 499, 504.
Acantholimon 475, 530.
Acer 65, 142, 390, 513, 517, 522, 529.
Aceraceae 390.
Achillea 419.
Aconitum 361*.
Acorus 109, 466.
Acroptilon 420, 421*.
Actinidia 424, 503.
Adansonia 134.
Adonis 360.
Aegilops 461, 491.
Aegopodium 394.
Aethalium 225.
Aethusa 89, 394.
Agaricaceae 242.
Agathis 281, 505.
Agave 147, 445, 508.
Agriophyllum 521.
Agropyrum 179, 461.
Agrostemma 426*, 427.
Agrostis 459, 489.
Ailanthus 141.
Aizoaceae 507.
Albizzia 337, 530.
Alchimillá 326, 365.
Alectoria 250.
Alectorolophus 406.
Aleurites 383*, 503.
Algae 206.
Alhagi 101, 103, 376, 473.
Alisma 440*.
Alismatales 440.
Alismataceae 440, 472.
Allioideae 442.
Allium 178, 442, 443*, 508.
Alnus 397, 512.
Alopecurus 452, 458, 489.
Alsine 510.
Alsinoidae 427.
Althaea 144, 379.
Alyssum 412, 503.
Amanitha 243.
Amaranthaceae 430.
Amaranthus 142, 430*.
Amelanchier 368.
Ammaryllidaceae 445, 507.
Ammobium 415.
Ammodendron 524.
Amygdalus 144, 313, 321, 369, 491.
Anabasis 430, 503, 521.
Anacardiaceae 398.
Anacardiales 387.
Anagallis 436.
Ananas 450.
Anchusa 405.
Andreales 256, 354.
Andromeda 514.
Androsace 510.
Andropogon 456.
Anemone 361, 479, 513*.
Angelica 394.
Angiospermae 286, 345.
Anona 359.
Anonaceae 348, 359, 502.
Anthemis 419.
Anthophyta 286.
Anthocerotes 253.
Anthoxanthum 457.
Anthriscus 393.
Anthoceros 259.
Anthurium 506.
Apera 458.
Apetalae 358.
Apium 394.
Apocynaceae 400.
Apocynum 400, 488.
Aquilegia 361.
Araceae 466, 472.
Arachis 333, 376.
Araucaria 281.
Araucariaceae 281.
Arbutus 498.
Archangelica 139.
Archimycetes 228.
Areca 43.
Aristida 103, 147, 457, 504, 521.
Aristolochiales 396.
Aristolochiaceae 396.
Armeniaca 321.
Armillaria 243.
Arrhenatherum 459.
Artemisia 65, 419, 473, 503, 523.
Arum 466*.
Arundinaria 455.
Asclepiadaceae 159, 400.
Asclepias 63, 400.
Ascomycetes 232.
Asimina 359.
Asparagoideae 444.
Asparagus 444*.
Aspergillus 235.
Asperula 396.
Asphodeloideae 442.
Aspidium 270.
Aster 481, 504.
Asterales 415.
Asteroxylon 259, 353.
Astragalus 88, 376, 476, 524, 530.
Athyrium 354.
Atriplex 429, 503, 521.
Atropa 402.
Aurantioideae 387.
Avena 459*, 508.
Azotobacter 224, 482.

B

Bacyllariophyceae 214.
Bacteria 222.
Bambusa 155.
Bambusoideae 454.
Barbarea 412.
Basidiomycetes 238.
Beckmannia 460.
Bellis 418.
Benettitales 277.
Berberidaceae 360
Berberis 360.
Bergenia 371.
Bertholetia 506.
Beta 115, 118, 427*, 428.
Betula 397, 503, 516, 513, 521.
Betulaceae 396.
Bidens 419.
Bignonia 492.
Biota 285.
Boehmeria 83, 433.
Boletus 242.
Bombacaceae 502.

Borraginaceae 404.
Botrychium 268.
Botrydium 214*.
Brassica 411, 508.
Bromeliaceae 450, 505.
Bromus 461, 488.
Broussonetia 100.
Bryales 256.
Bryonia 25, 130.
Bryophyllum 191.
Bryophyta 252.
Butomaceae 440.
Butomus 440.
Buxaceae 384.
Buxus 384, 528.

C

Cactaceae 502, 505.
Cactales 436.
Caesalpinia 150, 166.
Caesalpinioideae 373.
Calamagrostis 458, 510.
Calamariaceae 266.
Calathospermum 273.
Calligonum 103, 435, 474, 482, 492.
Callistephus 418.
Callithamnion 217.
Calluna 120, 510, 512.
Caltha 360.
Camelina 412.
Camellia 90, 503.
Campanula 142, 415, 478.
Campanulaceae 414, 415*.
Campanulales 414.
Cannabis 432, 433*.
Capparis 326, 529.
Capsella 324, 412.
Capsicum 403, 505, 508.
Caragana 67, 378.
Cardamine 177, 307, 412.
Carduus 420.
Carex 129, 449, 524.
Carica 508.
Carpinus 397, 513, 522, 530.
Carpoasci 234.
Carthamus 420.
Carum 394, 489.
Carya 500.
Caryophyllaceae 427.
Cassia 373.
Castanea 134, 398, 481, 528.
Castilloa 506.
Castanopsis 503.
Catha 45.
Caucalis 393, 493.
Caulerpa 58, 211*.
Caytoniales 342.
Cedrus 134, 284, 488.
Celastraceae 392.
Celastrales 392.
Celtis 434.
Centaurea 420*.
Centranthus 100.
Centricae 215.
Centrospermae 348, 426.
Cephalaria 396.
Cerasus 134, 370.
Ceratocarpus 429, 493, 495.
Ceratonia 373.
Cercis 311.
Cereus 180.
Ceroxylon 62.
Cetraria 250, 510.
Chaerophyllum 393.
Chamaerops 465, 502.
Chantransia 217.
Chara 213*.
Charales 213.
Cheiranthus 412.
Chelidonium 409.
Chenopodiaceae 118, 428.
Chenopodium 428*.
Chlamydomonas 21, 208.
Chlorococcales 209.
Chlorococcum 209.
Chlorogonium 208.
Chlorophyceae 207.
Chorypetalae 358.
Chrysanthemum 89, 419.
Chrysophyceae 206.
Cicer 376, 491.
Cichorium 422.
Cicuta 394.
Cinchona 395, 505.
Cinnamomum 359, 498, 503.
Cirsium 103, 420.
Citrullus 413, 505.
Citrus 388, 503, 508.
Cladonia 250, 510.
Cladophoraceae 211.
Cladophora 211.
Clasterosporium 246.
Claviceps 236.
Clematis 130, 158, 361, 529.
Closterium 212.
Clostridium 509.
Cobresia 527.
Cochlearia 410.
Cocos 465.
Coffea 395.
Cola 43.
Colchicum 179, 441, 473.
Coluria 90.
Comarum 365.
Compositales 415.
Compositae 415.
Coniferales 278.
Coniferophyta 278.
Conium 394.
Conjugales 212.
Contortae 400.
Convallaria 445, 492.
Convolvulaceae 401.
Convolvulus 401*.
Copernicia 64.
Corchorus 378.
Cordaitales 272.
Cordyline 147, 492.
Coriandrum 394.
Corispermum 429.
Cormophyta 250.
Cornaceae 393.
Cornus 531.
Corydalis 409*, 410, 479, 514.
Corylus 308, 397*, 503, 513, 531.
Cosmarium 212.
Cotoneaster 366.
Crambe 174, 412, 494.
Crassula 191.
Crassulaceae 129.
Crataegus 368.
Crepis 422.
Crocus 179, 446, 473.
Cruciferae 410*.
Cucubalus 330.
Cucumis 414*.
Cucurbita 73, 414, 505, 508.
Cucurbitaceae 414*.
Cucurbitales 413.
Cunningamia 503.
Cupressaceae 284.
Cupressus 134, 285, 503.
Cupressoideae 285.
Cuscuta 401*, 402.
Cyanophyceae 219.
Cycadaceae 505.
Cycadales 274.
Cycadophilicales 272.
Cycadophyta 272.
Cycas 274, 275*.
Cydonia 366.
Cynanchum 400.
Cynodon 188, 459, 529.
Cyperaceae 448.
Cyperales 448.
Cyperus 448.
Cyphomandra 193.
Cypripedium 448.
Cytisus 180.

D

Dactylis 460.
Dahlia 175, 419, 505.
Danthonia 504.
Daphne 311.
Datura 404, 491.
Daucus 395*.
Delphinium 361.
Deschampsia 459, 489.
Desmidiaceae 212.
Desmidium 16.
Dianthus 426*, 427.
Dicotyledoneae 345.
Dictyota 216.
Dictamnus 89, 310.
Digitalis 66, 406.
Digitaria 456.
Dilleniaceae 424.
Dionaea 16, 181.
Dioscorea 446.
Dioscoreaceae 445.
Diospyros 503.
Dipsacaceae 396.
Dipsacus 396.
Dipterocarpaceae 505.
Discomycetes 237.
Draba 339, 412, 503.
Dracaena 444*, 504.
Dracaenoideae 444.
Dracocephalum 407.
Drimys 363.
Drosera 16, 182, 501.
Dryas 365, 510.
Durio 505.

E

Ebenaceae 437.
Ebenales 436.
Ecballium 414.
Echinocactus 180.
Echinochloa 133, 456.
Echinops 415, 420.
Echinospermum 63.
Echium 405.
Ectocarpus 216.
Elaeis 465, 505.
Eleagnaceae 384.
Eleagnus 64, 384, 508, 529.
Elymus 463, 521.
Embryophyta 250.
Empetrum 510.
Ephedra 104, 285.
Equisetales 265.
Equisetum 265.
Eragrostis 460, 505, 508, 524.
Eremocitrus 390.
Eremopyrum 524.
Eremosparton 524.
Eremurus 442.
Erianthus 456.
Ericaceae 120, 425, 472.
Erica 507.
Eriophorum 449, 476.
Erodium 382, 495.
Eryngium 494.
Erysiphaceae 235.
Erysiphe 236.
Erythroxylaceae 382.
Erytroxylum 382.
Eucalyptus 134, 141, 385, 386, 506.
Eucommia 291, 434.
Eucommiaceae 434.
Eufilicales 269.
Eugenia 90, 505.
Euonymus 116, 392.
Euphorbia 383, 384*.
Euphorbiaceae 382.
Eusporangiatae 267.
Evonymus 78, 513.
Exoascales 234.

F

Fagaceae 398.
Fagales 396.
Fagopyrum 435*, 436.
Fagus 134, 398, 512, 513, 517, 528.
Falcaria 394.
Farinosae 450.
Feijoa 385, 508.
Ferula 395, 494.
Festuca 460, 488, 510, 517, 520.
Ficus 311, 431, 432*, 505.
Ficaria 493.
Filicales 348.
Filipendula 64, 365, 517, 518.
Flagellatae 206.
Fomes 241.
Fragaria 291, 364, 365*.
Framentes 242.
Fraxinus 513, 399, 517, 522.
Fucus 216*.
Fusarium 246.
Fumaria 410, 503.
Fumarioideae 410.
Funaria 257, 258.
Fungi 226.
Fungi imperfecti 246.

G

Gagea 442, 473.
Gaillardia 416.
Galanthus 445.
Galeopsis 407.
Gallium 396.
Gasteromycetales 243.
Gentiana 500.
Geraniaceae 382.
Geraniales 381.
Geranium 382.
Geum 304.
Ginkgo 140, 278.
Ginkgoales 278.
Gladiolus 179, 446.
Glaucium 409, 503.
Gleditschia 374, 530.
Glechoma 407.
Gleocapsa 220.
Glycine 377.
Glycyrrhiza 376, 429.
Gnaphalium 418.
Gnetaceae 285.
Gnetales 285, 354.
Gossypium 325, 338, 379*, 380, 508.
Gramineae 451.
Graminales 451.
Grewilea 506.
Grossularia 271*, 272.
Guizotia 508.
Guttiferales 423.
Gymnoasci 233.
Gymnospermae 272.
Gypsophila 476.
Gyromitra 238.

H

Haematoxylon 166.
Hamamelidales 363.
Halocnemum 521.
Haloxylon 430, 474, 524.
Hedera 131, 175, 500, 513, 517.
Helianthemum 481.
Helianthus 317, 416, 417*, 418, 505.
Helichrysum 416.
Helminthosporium 246.
Helodea 441.
Hemerocallis 442.
Hepaticae 250, 254.
Heracleum 141, 395.
Hesperis 412.
Heterokontae 214.
Hevea 78, 384, 508.
Hibiscus 330, 379.
Hierochlo 457.
Hipopphaoe 384, 527.
Holobasidiomycetes 239.
Hordeum 106, 179, 463, 464*.
Hornea 259, 353.
Humulus 517.
Hydrangea 371.
Hydrangeoideae 371.
Hydrocharitaceae 441.
Hydropteridales 240.
Hymenomycetales 240.
Hyoscyamus 402*.
Hypericum 329.
Hypnaceae 257.
Hyssopus 407.

I

Ilex 45, 506, 529.
Inula 83, 418.
Impatiens 329.
Ipomea 402.
Iridaceae 446.
Iris 446*.
Isokontae 208.
Isoetales 268.

J

Jasminum 400.
Juglandaceae 399.
Juglandales 399.
Juglans 134, 317, 399*, 450, 503, 526.
Juncaceae 446.
Juncaginaceae 441.
Jungermaniales 254.
Juncus 447.
Juniperoideae 284.
Juniperus 134, 284*, 483, 498, 512, 529.

K

Kochia 429*, 473, 503, 520.
Koeleria 460, 517.
Koelpinia 524.

L

Labiatae 80, 406.
Laburnum 164.
Lactuca 421*, 422.
Laminaria 217.
Laminariaceae 217.
Landolfia 505.
Lappa 493.
Larix 134, 284, 511, 513*.
Lasiagrostis 457, 523.
Lathraea 40.
Lathyrus 79, 367, 376.
Lauraceae 359.
Laurocerasus 371, 529.
Laurus 359, 498.
Lavandula 407.
Ledum 425, 510.
Leguminosae 108, 119, 372, 373*.
Leguminosales 372.
Lemna 466.

Lemnaceae 466.
Lens 376.
Lepidium 142, 344, 410.
Lepidodendraceae 264.
Leptosporangiatae 267.
Libanotis 481.
Liguliflorae 422.
Ligustrales 399.
Ligustrum 399.
Liliaceae 441.
Liliiflorae 441.
Lilioideae 443.
Lilium 179, 443.
Limosella 323.
Linaceae 381.
Linaria 307, 406*.
Linosiris 520.
Linum 81, 330, 381*, 382.
Liriodendron 359.
Lithocarpus 503.
Lithospermum 405.
Lobelia 415.
Lolium 460.
Lophanthus 407.
Lotus 376.
Luffa 413.
Lupinus 97, 374, 375*, 500.
Luzula 447.
Lychenes 248.
Lycoperdon 243.
Lycopersicum 403, 506.
Lycopodiales 261.
Lycopodium 261.
Lycopsida 261.
Lycopsis 405.

M

Machilis 503.
Macrosporium 246.
Magnolia 358, 503.
Magnoliaceae 348, 358.
Magnoliales 355.
Majanthemum 513.
Malcolmia 503, 524.
Malva 378*, 379.
Malvaceae 378.
Malvales 378.
Malus 103, 134, 187, 321, 367*, 508, 526.
Mandragora 404.
Manihot 76, 384.
Marattiales 268.
Marchantia 254*.
Marchantiales 254.
Matricaria 419.
Matthiola 313, 412.
Medicago 146, 375, 473, 493, 518.
Melampyrum 406.
Melandrium 291, 427.
Melanthioideae 441.
Melilotus 133, 375.
Mentha 407.
Mespilus 368.
Microsphaera 236*.
Mimosa 373.
Monarda 407.
Monochlamydeae 346.
Monocotyledoneae 345, 439,
Monotropa 120.
Monstera 131, 466.
Moraceae 431.
Morchella 237.
Morinda 493.
Morus 338, 431*, 503.
Mucor 231*.
Mucorales 231.
Mulgedium 421*, 422.
Muretia 394.
Musa 450, 451*, 508.
Musaceae 450.
Muscari 444.
Musci 255.
Mutisia 416.
Myosotis 405.
Myristica 505.
Myrtaceae 160, 384, 506.
Myrtales 384.
Myrtus 498.
Myxophyta 225.

N

Narcissus 445.
Nardus 461, 492.
Nasturtium 412.
Nelumbium 363.
Nepenthaceae 505.
Nepenthes 16, 181.
Nepeta 407.
Nerium 400, 474.
Nicotiana 198, 305, 404*, 506.
Nigella 309.
Nostoc 220.
Nothofagus 505.
Nuphar 363.
Nymphaea 65, 363.
Nymphaeaceae 363.

O

Ocimum 90, 407.
Odyssaea 504.
Olea 400, 474, 491, 498.
Oleaceae 399.
Olpidium 228.
Onoclea 267, 270*.
Onobrychis 376, 530.
Oomycetes 229.
Ophioglossales 268.
Ophioglossum 268.
Orchidaceae 447.
Orchidales 447.
Orchis 448.
Orcodoxa 506.
Ornithogalum 444.
Orobanchaceae 408.
Orobanche 407*, 408.
Oryza 456, 457*.
Oscillatoria 219*.
Oxalidaceae 282.
Oxalis 146, 307, 382, 493.
Oxycoccus 426.

P

Padus 371.
Paeonia 361.
Palaquium 80.
Paliurus 498, 527, 530.
Palmae 464.
Palmales 464.
Pandanaceae 506.
Pandanales 467.
Panicum 290, 456.
Papaver 157, 408*, 409.
Papaveraceae 374.
Parietales 412.
Papilionaceae 374.
Paris 445.
Parrotia 84, 530.
Parthenium 418, 506.
Paspalum 456.
Pastinaca 394.
Paullinia 43.
Pedaliaceae 406.
Pediastrum 210.
Pedicularis 81, 406.
Pelargonium 89, 90, 382, 505.
Pennatae 215.
Penicillium 234.
Pennisetum 504.
Peplis 323.
Perenosporaceae 229.
Periploca 529.
Perisporiales 235.
Persea 360, 508.
Persica 369*.
Petasites 141.
Petroselinum 139, 394.
Petrosimonia 521.
Peziza 238.
Phaeophyceae 215.
Phalaris 456.
Phaseolus 130, 377.
Phellodendron 68, 390, 522.
Philadelphus 67.
Phleum 458*.
Phoenix 465, 504.
Phormium 147, 442, 492.
Phragmites 460, 493.
Phragmobasidiomycetes 243.
Phycomycetes 228.
Phyllitis 271.
Phyllostachys 454.
Phyllocladus 505.
Physalis 287.
Phytophtora 230*.
Picea 91, 134, 504, 511, 512, 513.
Pilayela 217.
Pimpinella 31, 394, 508.
Pinaceae 281.
Pinnularia 215.
Pinus 102, 134, 279, 477*, 498, 504, 506, 512, 543.
Piper 508.
Piperaceae 347, 502, 505.
Pirola 424, 512, 513.
Pirolaceae 424.
Pirus 134, 366*.
Pistacia 390, 491, 525, 529.
Pisum 307, 377*.

Plantaginaceae 408.
Plantago 408.
Plasmodiophora 226.
Plasmopara 230.
Platanaceae 363.
Platanus 134, 363.
Plectascales 234.
Poa 179, 460, 489, 510, 520, 523.
Pollinia 456.
Polycarpicae 347, 358.
Polygala 307.
Polygonaceae 434.
Polygonales 434.
Polygonatum 445.
Polygonum 130, 188, 435, 472.
Polypodiaceae 269.
Polypodium 271.
Polyporaceae 240.
Polyporus 228, 241.
Polytrichum 256, 521.
Pomoideae 366.
Poncirus 390.
Populus 134, 438*, 439, 511, 512, 513.
Portulaca 131, 426.
Portulacaceae 426.
Potamogeton 441.
Potamogetonaceae 441.
Potentilla 365.
Primula 313, 436.
Primulaceae 436.
Primulales 436.
Proteaceae 506.
Proteales 426.
Protoascales 234.
Prunoideae 368.
Prunus 321, 368*, 503, 508.
Psalliota 242.
Psilophytales 258.
Psilopsida 258.
Psilotales 258.
Psilotum 260.
Pteridium 271, 354.
Pteridophyta 258.
Pterocarya 528.
Pteropsida 267.
Puccinia 244, 246*.
Pueraria 130, 496.
Pulmonaria 313, 405, 513.
Punica 385, 386*.
Punicaceae 385.
Pyrenomycetales 236.
Pyrethrum 520.
Pyronema 232.

Q

Quercus 67, 104, 134, 396*, 494, 498, 504, 513, 514*, 528, 529, 530, 531.

R

Rafflesiaceae 396.
Ranales 355, 358.
Ranunculaceae 360.
Ranunculus 65, 361.
Raphanus 412.
Raphia 141, 147, 505.
Restionaceae 506.
Rhamnaceae 391.
Rhamnales 391.
Rhamnus 391, 517.
Rheum 180, 435.
Rhizophora 175.
Rhododendron 425, 528.
Rhodophyceae 217.
Rhus 390.
Rhynia 259, 352.
Roeadales 408.
Ribes 371.
Ribesoideae 371.
Ricinus 40, 157, 373, 375*.
Robina 67, 75, 138, 376.
Rosa 134, 365, 366.
Rosaceae 363.
Rosales 363.
Rosoideae 364.
Rubiaceae 80, 395.
Rubiales 395.
Rubus 364, 365*, 503, 510*.
Rumex 79, 101, 291, 435*.
Ruscus 180, 445.
Rutaceae 387.
Rutoideae 387.

S

Saccharomycetes 234.
Saccharum 456, 505, 526.
Sagittaria 440, 472.
Salicaceae 438.
Salicales 438.
Salicornia 481, 488, 521.
Salix 291, 438*, 503, 510, 513.
Salsola 428, 494, 503, 523.
Salvia 90, 311, 407, 473.
Salvinia 271*.
Sanguisorba 365.
Saponaria 159, 291, 428.
Sapotaceae 78.
Saprolegnia 229*.
Saprolegniaceae 229.
Sasa 454, 455.
Saxifragaceae 371*.
Saxifragoideae 371.
Scabiosa 296.
Schizandra 107, 130, 291, 360, 500.
Schizandraceae 360.
Scilla 444, 471, 473, 513.
Scirpus 449.
Scitaminales 450.
Sclerotinia 237.
Scorzonera 423, 424*.
Scrophulariaceae 405*.
Scrophulariales 405.
Secale 461, 462*, 505.
Sechium 174.
Sedum 65.
Selaginella 263.
Selaginellaceae 263.
Sempervivum 129, 186, 510.
Senecio 503.
Sequoia 134, 498.
Sesamum 406*.
Setaria 456.
Sigillariaceae 264.
Sigillaria 264.
Silene 291, 427, 483, 510.
Silenoideae 427.
Sinapis 411.
Siphonales 211.
Sisymbrium 411, 494.
Sium 395.
Smilacoideae 445.
Smilax 107, 445, 500.
Soja 377.
Solanaceae 160, 402, 505.
Solanum 403, 505.
Soldanella 471.
Solidago 180, 504.
Sonchus 423, 492.
Sorbaria 364.
Sorbus 367, 503, 512, 517.
Sorghum 188, 493.
Spartium 180, 474.
Spergula 305, 427.
Spathiflorae 465.
Sphaerotheca 235.
Sphagnales 255.
Sphagnum 255*.
Sphenopsida 265.
Sphenophyllales 265.
Spinacia 428*, 429.
Spinifex 507.
Spiraea 67, 364.
Spiraeoideae 364.
Spirogyra 212.
Stachys 63, 407.
Statice 529.
Stellaria 426*, 427.
Sterculiaceae 380.
Sternbergia 307.
Stipa 457, 458*, 473, 499, 517.
Stratiotes 441.
Stratonostoc 220.
Streptochaeta 452.
Sympetalae 358.
Symphytum 304, 404*, 405.
Suaeda 503.
Syringa 400, 503.

T

Tamaricaceae 413.
Tamarix 413, 529.
Taraxacum 421*.
Taxaceae 281.
Taxodium 175, 284, 496, 504.
Taxodiaceae 284.
Taxus 134, 281, 513.
Tectona 505.
Tetracentron 363.
Thea 424*.
Theaceae 424.
Theobroma 380*, 506.
Thermopsis 374.
Thlaspi 410, 520.
Thuja 285.
Thuioideae 285.
Thymus 65.

Tilia 134, 378, 513, 517.
Tiliaceae 378.
Tilletia 243.
Toddalioideae 390.
Trachycarpus 51, 465.
Tragopogon 422, 492.
Tragus 456.
Trapa 40, 493.
Tribulus 495.
Tricoccae 382.
Trifolium 375*, 508, 518.
Triglochin 441.
Triodia 507.
Trisetum 459.
Triticum 462*, 463*, 508.
Trollius 360.
Tropaeolaceae 505.
Tsuga 504.
Tubiflorae 348, 401, 418.
Tulipa 178, 443.
Tussilago 420.
Typha 293, 467*.
Typhaceae 467.

U

Ulmaceae 434.
Ulmus 434, 522.
Ulothrichales 210.
Ulothrix 210*.
Ulva 210.
Umbellales 392.
Umbelliferae 393.
Umbillicus 493.
Uredinales 244.
Urtica 63, 433.
Urticaceae 433.
Urticales 431.
Urticularia 182.
Ustilaginales 243.
Ustilago 244.
Usnea 250.
Utricularia 16.

V

Vaccaria 427.
Vaccinium 425*, 492, 510.
Valeriana 390.
Valerianaceae 396.
allisneria 441.
anilla 175.
aucheria 211*.
eratrum 441.
erbascum 64, 309, 405, 473.
erpa 238.
iburnum 153.
icia 307, 376.
ictoria 363.
iola 307, 413, 479.
Violaceae 413.
Viscum 66.
Vitaceae 391.
Vitis 134, 195, 290, 391*, 526.
Volvocales 208.
Volvox 208*.

W

Welwitchia 285.
Wistaria 130.

X

Xeranthemum 416.
Xanthium 181, 418, 491.
Xanthophyceae 214, 506.

Y

Yucca 444.

Z

Zea 455*.
Zelcova 528, 530.
Ziziphora 407.
Zygnemaceae 212.
Zygomycetes 230.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 2
Введение 3
Роль растения в природе (3). — «Круговорот веществ» в природе при посредстве растений (5). — Закон развития в природе. Возникновение жизни на земле (8). — Учение Дарвина об эволюции организмов (10). — Новый этап биологии — советский творческий дарвинизм (13). — Растения и животные (15). — Ботаника и ее разделы (18).

Глава I. Растительная клетка 21
Клетка (21). — Цитоплазма (22). — Химический состав цитоплазмы (25). — Ядро (26). — Ферменты (27). — Витамины (28). — Фитогормоны (30). — Пластиды и хондриозомы (30). — Крахмал, белки и жиры в виде запасных веществ клетки (38). — Вакуоли, клеточный сок и его вещества (40). — Антибиотики (44). — Дыхание (44). — Клеточная оболочка (45). — Видоизменения клеточной оболочки (49). — Поступление веществ в растительную клетку (50). — Тургор и плазмолиз (51). — Размножение клетки (52). — Амитоз (54). — Свободное образование клеток (54). — Другие случаи образования новых клеток (54). — История изучения клетки (55).

Глава II. Ткани 57
Образовательные ткани (меристемы) (58). — Основные ткани (59). — Покровные ткани (61). — Вторичная покровная ткань (66). — Проводящие ткани (69). — Млечники (76). — Механические ткани (79). — Проводящие пучки (85). — Выделительная система (87).

Глава III. Вегетативные органы растений, их строение и функции 93
Формирование основных органов цветкового растения (93). — Семена без эндосперма (бобовые растения и др.) (94). — Семена с крахмалистым и белковым эндоспермом (95). — Семена с маслянистым эндоспермом (96). — Семена с запасным веществом в виде гемицеллюлозы и др. (96). — Ферменты семян (97). — Условия прорастания семян (97). — Морфология проростков (98). — Рост проростка (98). — Некоторые закономерности морфологического строения вегетативных органов (99).

Корень 100
Типы корней по характеру роста (102). — Анатомическое строение корня. Первичное строение (104). — Вторичное строение корня (109). — Млечники корня. Строение корня кок-сагыза (113). — Третичное строение корня (115). — Физиологические функции корня (118). — Клубеньки на корне. Микориза (119).

Побег 121
Понятие о побеге. Почки (121). — Ветвление побегов (124). — Листорасположение (128). — Укороченные и удлинённые побеги (129). — Форма и длина стебля (130). — Кущение злаков (131). — Классификация растений в связи с типами побега и продолжительностью жизни (132). — Возраст и высота деревьев (134).

Лист 135
Морфология листьев. Жилкование («нерватура») (140). — Величина листа (141). — Ярусные категории (141). — Гетерофилия. Мозаичность (141). — Анатомическое строение листа (143). — Особенности анатомического строения листа злаков (147). — Строение хвои (148). — Основные физиологические функции зелёного листа (149). — Долговечность листьев. Листопад (151).

Стебель 152

Понятие о стебле (152). — Первичное строение стебля (152). — Строение стебля однодольных (155). — Особые случаи утолщения стебля у однодольных (156). — Вторичное строение стебля (156). — Камбий (160). — Элементы вторичной древесины (161). — Элементы вторичной коры (167). — Пробка и корка (168). — Случаи особого строения стебля двудольных (171). — Прохождение пучков в стебле двудольного и хвойного растений (171). — Схема строения стебля на различных разрезах (171). — Физико-механические принципы строения стебля (теория Раздорского) (171).

Метаморфоз вегетативных органов растения 173

Органы аналогичные и гомологичные (173). — Метаморфозы корня (174). — Метаморфозы побега (175). — Метаморфозы листа (181). — Рост и развитие растения (182). —
Теория Лысенко о стадийном развитии организмов (182).

Глава IV. Способы размножения растений 185

Размножение как одно из основных свойств живых организмов (185).

Вегетативное размножение 186

Размножение отводками, порослью, луковицами, клубнями, корневищами (186). — Размножение черенками 188). — Прививки (трансплантация) и методы их применения (191). — Учение Мичурина о взаимовлиянии подвоя и привоя, и о менторе. Понятие о вегетативной гибридизации (196).

Бесполое размножение 200

Типы спор (200). — Редукционное деление ядра (200).

Половое воспроизведение 201

Гаметы и зигота. Понятие о чередовании поколений (201).

Глава V. Система растительного мира и его эволюция 205

Основные типы растений (205).

I. Низшие растения 206

Водоросли (Algae) 206
Бактерии (Bacteria) 222
Слизевики или миксомицеты (Myxophyta) 225
Грибы (Fungi) 226
Лишайники (Lychenes) 248

II. Высшие зародышевые растения (Kormophyta, Embryophyta) . . 250

Мохообразные (Bryophyta) 252
Папоротникообразные (Pteridophyta) 258
Голосеменные (Gymnospermae) 272

Покрытосеменные, цветковые. Цветок, семя и плод 286

«Половые» типы цветков и растений (290). — Строение тычинки. Микроспорогенез (291). — Строение пыльцевой клетки и начало развития мужского гаметофита (293). — Пестик (плодник), его строение и значение (295). — Семяпочка (семязачаток) (298). — Мегаспорогенез. Развитие зародышевого мешка (299). — Типы соцветий (302). — Диаграммы и формулы цветка (304). — Цветение и опыление (305). Самоопыление. Работы Лысенко (306). — Анемофильные, или ветроопыляемые, растения (308). — Энтомофильные, или насекомоопыляемые, растения (308). — Дихогамия. Гетеростилия (312). — Махровость (313). — Физиология пыльцы (313). — Оплодотворение покрытосеменных растений (315). — Избирательность в оплодотворении (318). — Искусственная половая гибридизация растений. Учение и работы Мичурина. Развитие семени и плода (320). — Апомиксис, полиэмбриония, партенокарпия (326). — Геокарпия (327). — Типы плода и семени (327).

Систематика покрытосеменных растений 333

История классификации растений (333). — Современные методы систематики растений (336). — Дифференциальная систематика растений. Понятие

о виде (338). — Номенклатура растений (339). — История растительного мира (340). — Филогенез и онтогенез (344). — Классы покрытосеменных (345). — Происхождение и первичные формы покрытосеменных. Филогенетическое значение признаков (346). Эволюция стелы (352). — Эволюция проводящих тканей (353).

Глава VI. Классификация покрытосеменных 357

Класс Двудольные (Dicotyledoneae) 357

Порядок Многоплодниковые (Polycarpicae) или Раналиевые (Ranales) . . . 358
Сем. Лютиковые (Ranunculaceae), Барбарисовые (Berberidaceae), Нимфейные (Nymphaeaceae).

Порядок Хамамелиецветные (Hamamelidales) 363
Сем. Платановые (Platanaceae)

Порядок Розоцветные (Rosales) 363
Семейства: Розанные (Rosaceae); Камнеломковые (Saxifragaceae)

Порядок Бобовоцветные (Leguminosales) 372
Сем. Бобовые (Leguminosae)

Порядок Мальвоцветные (Malvales) 378
Семейства: Липовые (Tiliaceae); Мальвовые (Malvaceae); Стеркулиевые (Sterculiaceae)

Порядок Гераниецветные (Geraniales) 381
Семейства: Леновые (Linaceae); Кисличные (Oxalidaceae); Гераниевые (Geraniaceae); Кокаиновые (Erythroxylaceae)

Порядок Трехорешковые (Tricocceae) 382
Семейства: Молочайные (Euphorbiaceae); Самшитовые (Buxaceae)

Порядок Миртоцветные (Myrtales) 384
Семейства: Лоховые (Eleagnaceae); Миртовые (Myrtaceae); Гранатовые (Punicaceae)

Порядок Сумахоцветные (Anacardiales) 387
Семейства: Рутовые (Rutaceae); Сумаховые (Anacardiaceae); Кленовые (Aceraceae)

Порядок Крушиноцветные (Rhamnales) 390
Семейства: Крушиновые (Rhamnaceae); Виноградные (Vitaceae)

Порядок Бересклетоцветные (Celastrales) 392
Сем. Бересклетовые (Celastraceae)

Порядок Зонтикоцветные (Umbellales) 392
Семейства: Деренные (Cornaceae), Зонтичные (Umbelliferae)

Порядок Мареноцветные (Rubiales) 395
Семейства: Мареновые (Rubiaceae); Валерьяновые (Valerianaceae) Ворсянковые (Dipsacaceae)

Порядок Кирказоноцветные (Aristolochiales) 396
Семейства: Кирказоновые (Aristolochiaceae); Раффлезиевые (Rafflesiaceae)

Порядок Букоцветные (Fagales) 396
Семейства: Берёзовые (Betulaceae); Буковые (Fagaceae)

Порядок Орехоцветные (Juglandales) 399
Сем. Ореховые (Juglandaceae)

Порядок Бирючинные (Ligustrales) 399
Сем. Маслинные (Oleaceae)

Порядок Скрученные (Contortae) 400
Семейства: Кутровые (Apocynaceae); Ластовневые (Asclepiadaceae)

Порядок Трубкоцветные (Tubiflorae) 401
Семейства: Вьюнковые (Convolvulaceae); Бурачниковые (Borraginaceae); Паслёновые (Solanaceae); Норичниковые (Scrophulariaceae); Кунжутные (Pedaliaceae); Губоцветные (Labiatae); Заразиховые (Orobanchaceae); Подорожниковые (Plantaginaceae).

Порядок Макоцветные (Rhoeadales) 408
Семейства: Маковые (Papaveraceae); Крестоцветные (Cruciferae)

Порядок Стенкоположные (Parietales) 412
Семейства: Фиалковые (Violaceae); Тамариксовые (Tamaricaceae)

Порядок Тыквоцветные (Cucurbitales) 413
Сем. Тыквенные (Cucurbitaceae)

Порядок Колокольчикоцветные (Campanulales) 414
Сем. Колокольчиковые

Порядок Астроцветные (Asterales) 415
Сем. Сложноцветные (Compositae)

Порядок Капельконосные (Guttiferales) 423
Семейства: Диллениевые (Dilleniaceae); Чайные (Theaceae)

Порядок Верескоцветные (Ericales) 424
Сем. Вересковые (Ericaceae)
Порядок Протейноцветные (Proteales) 426
Сем. Протейные (Proteaceae)
Порядок Центросемянные (Centrospermae) 426
Семейства: Портулаковые (Portulacaceae); Гвоздичные (Caryophyllaceae); Маревые (Chenopodiaceae); Амарантовые (Amaranthaceae)
Порядок Крапивоцветные (Urticales) 431
Семейства: Тутовые (Moraceae); Крапивные (Urticaceae); Ильмовые (Ulmaceae); Эйкоммиевые (Eucommiaceae)
Порядок Гречишноцветные (Polygonales) 434
Сем. Гречишные (Polygonaceae)
Порядок Кактусоцветные (Cactales) 436
Сем. Cactaceae
Порядок Первоцветные (Primulales) 436
Сем. Первоцветные (Primulaceae)
Порядок Диоспироцветные (Ebenales) 436
Сем. Эбеновые (Ebenaceae)
Порядок Ивоцветные (Salicales) 438
Сем. Ивовые (Salicaceae)

Однодольные (Monocotyledoneae) 439
Порядок Частухоцветные (Alismatales) 440
Семейства: Частуховые (Alismataceae); Сусаковые (Butomaceae); Водокрасовые (Hydrocharitaceae); Рдестовые (Potamogetonaceae)
Порядок Лилиецветные (Liliiflorae) 441
Семейства: Лилейные (Liliaceae); Амариллисовые (Amaryllidaceae); Диоскорейные (Dioscoreaceae); Ирисовые (Iridaceae); Ситниковые (Juncaceae)
Порядок Орхидноцветные (Orchidales) 447
Сем. Орхидные (Orchidaceae)
Порядок Осокоцветные (Cyperales) 448
Сем. Осоковые (Cyperaceae)
Порядок Мучнистые (Farinosae) 450
Сем. Бромелиевые (Bromeliaceae)
Порядок Банановоцветные (Scitaminales) 450
Семейства: Имбирные (Zingiberaceae); Банановые (Musaceae); Канновые (Cannaceae)
Порядок Злакоцветные (Graminales) 451
Сем. Злаки (Gramineae)
Порядок Пальмоцветные (Palmales, Principes) 464
Сем. Пальмовые (Palmae)
Порядок Початкоцветные (Spathiflorae) 465
Семейства: Ароидные (Araceae); Рясковые (Lemnaceae)
Порядок Пандановоцветные (Pandanales) 467
Семейства: Пандановые (Pandanaceae); Рогозовые (Typhaceae)

Глава VII. Элементы ботанической географии 469

Основные факторы экологии растений 469
Понятие о растительных сообществах 487
Флористическая география растений 490
Флористические области земного шара 501
Растительность Советского Союза. 1. Европейская часть. 2. Азиатская часть. 3. Основные типы растительности Кавказа. 4. Типы растительности Крыма.
Природные растительные ресурсы Сибири, Дальнего Востока, Средней Азии, Кавказа, пригодные для использования в растениеводстве 531
Указатель растений и терминов 533
Указатель латинских названий растений 543

Редактор *В. В. Кудряшов.* Наблюдал за производством *П. Е. Гольман.*

Подписано к печати 1/IX 1949 г. М-24267. Объем 34½ п. л. Уч.-изд. л. 57,2. Тираж 15 000 экз. Зак. № 181.

2-я типография «Печатный Двор» им. А. М. Горького Главполиграфиздата при Совете Министров СССР. Ленинград, Гатчинская, 26.