

БОТАНИКА

Справочные материалы

v.0.8

Гимназия № 1543

Москва
2001

Оглавление

Введение	4
Часть I. Анатомия растений	5
Глава 1. Клетка растений	6
Клеточная стенка	6
Деление и вакуолизация клеток	7
Глава 2. Ткани растений	8
Меристемы	8
Рост и дифференцировка	8
Локализация роста	8
Апикальная меристема побега	10
Развитие листа	11
Апикальные меристемы корня	11
Латеральные меристемы	11
Основные ткани (паренхимы)	12
Фотосинтетическая ткань	12
Запасаящая ткань	12
Покровные ткани	12
Эпидерма	12
Пробка	13
Проводящие ткани	14
Ксилема	14
Флоэма	15
Трансфузионная ткань хвойных	16
Ткани лучей	16
Эндодерма	16
Выделительные ткани	16
Механические ткани	17
Колленхима	17
Склеренхима	17
Глава 3. Органы растений	18
Типы строения тела растений	18
Органы и системы органов корнепобеговых растений	18
Псевдоциклы на примере флоральных единиц	19
Метаморфозы — видоизменения органов	20
Модульность	21

Глава 4. Корень	23
Зона растяжения	23
Анатомическое строение в зоне дифференцировки	23
Видоизменения корней	24
Глава 5. Стебель	25
Строение стебля древесных растений	25
Строение стеблей древесных растений	28
Строение стебля травянистых растений	28
Глава 6. Лист	29
Типичное строение листа	29
Морфологические признаки листа	29
Жилкование листьев	30
Типы зубцов	30
Эпидермис	30
Мезофилл	30
Проводящие пучки	31
Листья злаков	31
Листья хвойных	31
Адаптации к абиотическим факторам в строении листа	31
Экологические группы высших растений	31
Адаптации к режиму освещенности	32
Адаптации к режиму газообмена	34
Адаптации к водному режиму	36
Смена и расширение функций листа	38
Листопад	39
Глава 7. Строение побега, ветвление и листорасположение	40
Общее строение побега	40
Ветвление	41
Листорасположение	42
Глава 8. Жизненные формы и архитектурные модели	44
Классификация Раункиера	44
Архитектурные модели по Алле, Олдеману и Серебряковой	45
Другие классификации	46
Глава 9. Жизненные циклы растений	48
Глава 10. Цветок	57
Органы цветка	57
Объяснение обозначений в формулах цветка	57
Типы пыльцевых зерен	58
Соцветия	58
Классификации соцветий	58
Плоды	60
Классификация	60

Часть II. Систематика растений	61
Глава 11. Введение в систематику	62
Основные понятия систематики	62
Ранги таксонов и названия таксонов различного ранга	62
Сокращения в латинских названиях видов	63
Глава 12. Культурные растения	64
Классификация культурных растений	64
Глава 13. География растений	66
Флористические царства Земли	66
Центры происхождения культурных растений по Вавилону и Жуковскому	67
Глава 14. Покрытосеменные растения	70
Отличия покрытосеменных растений	70
Магнолииды	71
Теории происхождения цветка и покрытосеменных растений	71
Порядок Кувшинковые (Nymphaeales)	73
Порядок Лютиковые (Ranunculales)	76
Однодольные	80
Порядки Арековые и Частуховые (Arecales, Alismales)	80
Порядок Мятликовые (Poales)	83
Розиды	88
Избранные семейства розид	88
Астериды	94
Порядок Кизиловые (Cornales)	94
Порядок Ворсянковые (Dipsacales)	97
Порядок Астровые (Asterales)	98
Глава 15. Классификация живого	101
Четырехцарственная система органического мира	101

Введение

*Памяти дорогой
Татьяны Валентиновны Кузнецовой,
с благодарностью*

Справочные материалы были подготовлены в 1996–2001 гг. Д. А. Александровым, Т. Ю. Браславской и А. Б. Шипуновым. Они предназначаются прежде всего для слушателей курсов «Ботаника», «Анатомия и морфология растений» и «Систематика растений», но могут быть использованы также и при подготовке к экзаменам в ВУЗ.

Часть I

Анатомия растений

Глава 1

Клетка растений

Размер клетки растений существенно выше (в среднем более чем в 10 раз) размера клетки животных, а в некоторых случаях (мякоть плодов грейпфрута, сладкого перца) достигает нескольких сантиметров; такие клетки хорошо заметны невооруженным глазом. Клетки же прокариот (за исключением водорослеподобных цианобактерий) значительно меньше растительных — в 10–1000 раз.

Клеточная стенка

Основу клеточной стенки высших растений составляет остов из **целлюлозных микрофибрилл**. Микрофибриллы погружены в основное вещество клеточной стенки — **матрикс**, состоящий из **пектина и гемицеллюлозы**

Стенки механических и некоторых проводящих клеток пропитываются **лигнином** (одревесневают). Жироподобные вещества — **кутин, суберин и воска́** выполняют защитную функцию. **Суберин** пропитывает, например, стенки клеток **пробки** (опробковение = суберинизация). **Кутин** образует слой на поверхности эпидермальных клеток (**кутикулу**), защищая их от избыточного испарения, перегрева и других повреждений. **Воска́** встречаются в комбинации с суберином и кутином и часто образуют на поверхности кутикулы гранулярную структуру (**эпикуткулярный воск**).

Формирование клеточной стенки начинается на стадии *телофазы*: мембранные пузырьки из *диктиосом* выстраиваются по экватору делящейся клетки от центра к периферии и сливаются. Содержимое пузырьков составляет **пектин**. Мембраны слившихся пузырьков образуют новую плазматическую мембрану, а содержимое — **пектиновую пластинку**. На ней клетка начинает откладывать фибриллы *целлюлозы*, формируя **первичную клеточную стенку**. Микрофибриллы откладываются в поперечном, по отношению к оси роста, направлении, но затем, по мере растяжения клетки, приобретают косое и, даже почти продольное направление.

Между пузырьками диктиосом, входящими в состав пластинки, сохраняются промежутки, через которые соседние клетки соединяются плазматическими мостиками, называемыми **плазмодесмами** (греч. *десмос* — лента, связь). На поперечных срезах при достаточно высоком разрешении видно, что плазмодесмы состоят из двойной мембраны, окружающей узкую полость. Наружная мембрана соответствует плазмалемме, возникающей из пузырьков, а внутренняя является мембраной эндоплазматического ретикулула. Между ними находится тонкий слой цитоплазмы. Полость плазмодесмы соответствует полостям ЭПР.

В тех местах, где присутствует пучок плазмодесм, первичная клеточная стенка очень тонкая и образует так называемые **первичные поровые поля**. Правда, плазмодесмы могут соединять клетки и вне первичных поровых полей, в отдельно лежащих порах.

Первичная клеточная стенка довольно пластична и клетки с активным обменом веществ ограничиваются только ей.

Некоторые клетки откладывают между плазмалеммой и первичной стенкой **вторичную**, очень толстую клеточную стенку, в которой выделяют три слоя с разным направлением ориентации микрофибрилл.

Часто вторичная клеточная стенка пропитывается **лигнином** (одревеснение клеточной стенки). На первичных поровых полях вторичная клеточная стенка не откладывается — в результате образуются **поры**. Срединная пластинка с двумя первичными оболочками составляют **поровую мембрану**. Вторичная оболочка может «нависать» над порой, делая ее **окаймленной**. У **окаймленных пор** в середине поровой мембраны есть непроницаемая «бляшка» — **торус**, служащая клапаном для защиты от закупорки водопроводящих сосудов воздухом.

Деление и вакуолизация клеток

Рост любого органа определяется двумя клеточными процессами: **делением** клеток и увеличением их размеров. В апикальных зонах деление локализовано ближе к верхушке, а увеличение размеров клеток происходит немного дальше от нее. В органах с закрытым ростом эти процессы разделены не в пространстве, а во времени.

Увеличение размеров клетки происходит за счет **вакуолизации** (поглощения воды и увеличение размеров вакуоли).¹ Цитоплазма и ядро при этом оттесняются к клеточным стенкам и образуют пристенный слой.

Дочерние клетки делятся не все. На определенном расстоянии от апекса клетки вакуолизируются и начинается процесс *дифференцировки*. Размеры клеток увеличиваются довольно существенно. Например, клетки кончика корня лука удлиняются при вакуолизации от 17 до 30 мкм, а объем увеличивается в 30 раз. У других растений увеличение объема может достигать до 150 раз. Конечно, кроме накачки воды в вакуоль, при увеличении размеров клетки идет синтез веществ клеточной стенки.

Вакуолизирующаяся клетка сохраняет свою форму за счет **тургора** — давления жидкости изнутри вакуоли, которое передается на мембрану клетки, встречая сопротивление клеточной оболочки. Ткань растения, поддерживаемую тургором, можно уподобить стопке мокрых картонных коробок, в каждую из которых вложен воздушный шарик — вакуоль. Если же успела отложиться вторичная оболочка, то без тургора можно и обойтись.

¹Увеличение размеров делящейся клетки от митоза до митоза происходит за счет синтеза цитоплазматических веществ

Глава 2

Ткани растений

Ткани растений делятся на недифференцированные (образовательные) — меристемы и дифференцированные — покровные, основные, проводящие, механические и секреторные (выделительные). Иногда в пределах основных тканей выделяют также фотосинтезирующие, запасающие ткани и ткани проветривания.

Появление тканей у растений напрямую связано с выходом их предков на сушу (в отличие от животных, у которых многотканевость формировалась в связи с активным движением и питанием). Вот схема, отражающая основные процессы формирования тканей и органов у растений:

Важными отличиями тканей растений от тканей животных являются:

- 1) отсутствие межклеточного вещества;
- 2) способность некоторых («сложных») тканей содержать несколько типов клеток.

Меристемы

Рост и дифференцировка

На протяжении почти всей своей жизни растения растут. В развитии растения можно выделить две составляющие: рост и дифференцировка. **Ростом** мы называем количественные необратимые изменения размеров клеток, органов и всего организма во время развития. Дифференциальный рост по разным осям дает определенную форму тела растения. **Дифференцировкой** же мы называем качественные изменения клеток (приобретение различий между ними) в процессе развития. Иначе говоря, мы называем дифференцировкой тот случай, когда меристематические клетки дают начало двум и более типам клеток, тканей, органов, качественно отличающихся друг от друга. Дифференцировку можно рассматривать на разных уровнях. На клеточном и тканевом уровне этим занимается анатомия растений. Так же можно рассматривать дифференцировку тела растения на побег и корень, переход к репродукции также является примером дифференцировки.

Локализация роста

Растения поглощают из внешней среды молекулы неорганических веществ и синтезируют органические вещества для построения собственного организма. Клетка растет,

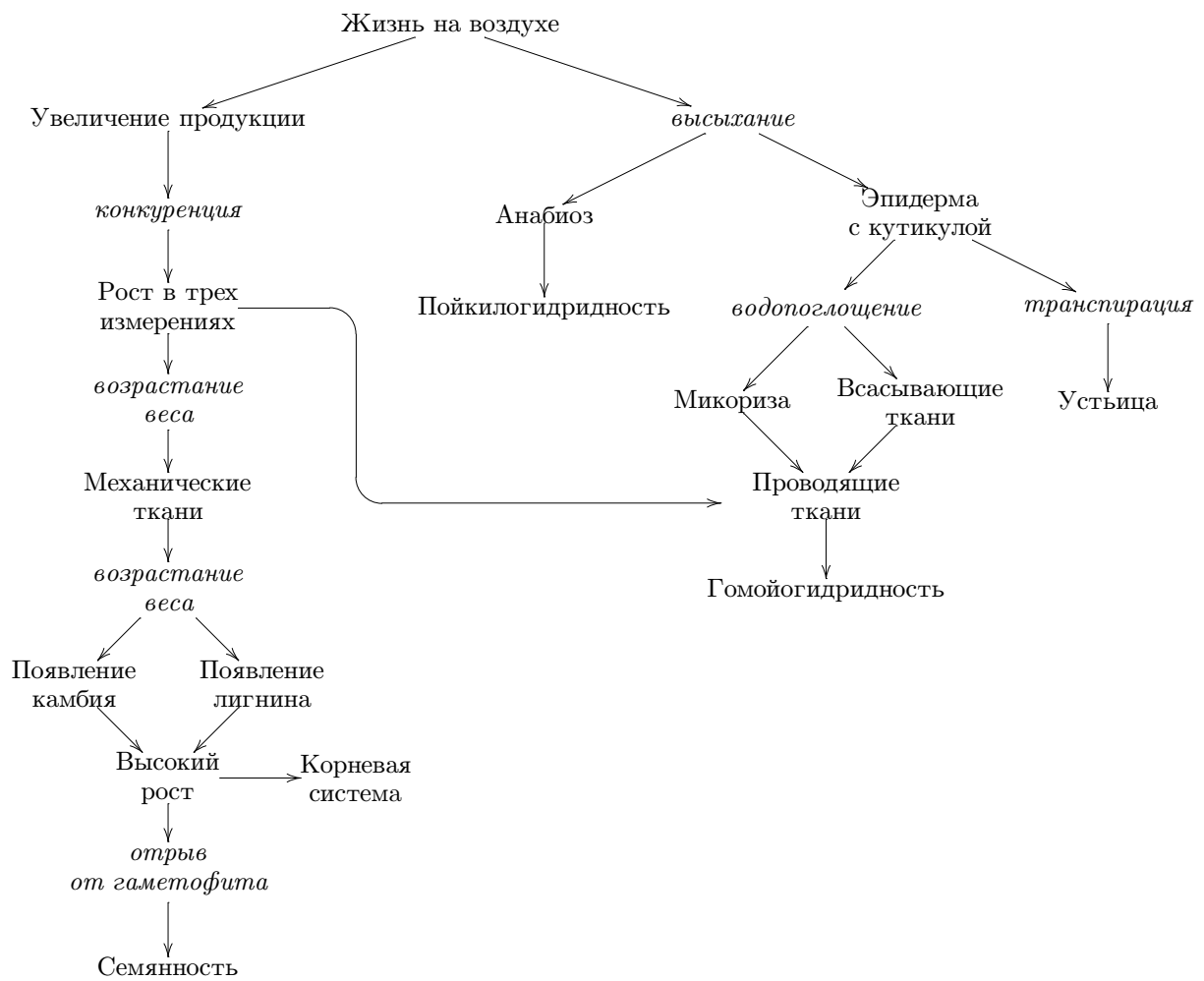


Рис. 2.1. Происхождение тканей

увеличиваясь до определенных размеров, затем делится. У одноклеточных этим, собственно, рост и ограничивается. У растений рост происходит только в определенных точках — **меристемах**.

По-видимому, то обстоятельство, что зрелые растительные клетки имеют твердую толстую клеточную стенку, а многие функционируют уже неживыми, затрудняет согласованный рост и растяжение всех клеток стебля, корня и др. У животных рост не локализован. Это связано, по всей видимости, с различием по способу питания. Растения — сухопутные автотрофы, воду и минеральные соли всасывают из почвы, для чего имеют специализированные органы — корни и ведут прикрепленный образ жизни. Животные питаются активно. Для этого им нужно обладать мобильностью, что обеспечивается гибкостью тела. Растения, наоборот, имеют жесткое тело, приспособленное для выноса листьев к свету. Жесткость и прочность тела растения зависят от относительно толстых и твердых клеточных стенок. Клетки могут быть как неживыми, так и живыми. В последнем случае более важную роль в жесткости играют не клеточные стенки, а внутреннее давление клеточного сока. У водных растений, которые поглощают вещества из окружающей среды всем телом и плотность среды высока, механические ткани, обеспечивающие жесткость тела, почти не развиты.

Меристемы бывают нескольких типов. Осевые органы нарастают в длину за счет апикальных (верхушечных) меристем. **Апикальные** меристемы стебля и корня «работают» неопределенно долго (почти всю жизнь растения) и, поэтому, называются неопределенными (*недетерминированными*). А такой тип роста называется *открытым*. Меристемы листа, цветков (флоральные) «работают» только до определенного момента (как у животных) и называются определенными (*детерминированными*). А такой тип роста называется *закрытым*. Поэтому форма листьев и цветков (по крайней мере, число элементов) более точна и определена, чем число и расположение осей. Рост стебля и корня в толщину обеспечивается **латеральными** меристемами — *камбием и феллогеном* (пробковым камбием). У растений, имеющих стебель типа соломина (например у злаков), после превращения апикальной меристемы во флоральную, стебель нарастает участками около узлов, где расположена **интеркалярная** меристема.

Апикальная меристема побега

Побег споровых растений нарастает в результате деления *одной* апикальной клетки — **инициали**, представляющей собой тетраэдр, три внутренние поверхности которого отчленивают дочерние клетки, *производные инициали*, делящиеся дальше и формирующие ткани побега.

В начале XIX века ученые считали, что у покрытосеменных и голосеменных рост происходит так же, как и у споровых. Но детальные микроскопические исследования срезов точек роста покрытосеменных показали, что инициаль не едина. Можно выделить *два слоя*: внешний — **тунику**, в котором преобладают **антиклинальные** деления (с ориентацией веретена параллельно поверхности) и внутренний — **корпус**, где происходят также **периклинальные** деления (с ориентацией веретена перпендикулярно поверхности). У голосеменных деление на тунику и корпус выражено слабее. Более пристальные исследования выявили несколько более сложную структуру апикальной меристемы побега. В центре туники находятся **инициальные клетки** — группа клеток, которая активно делится *антиклинально*, а нижние клетки еще и периклинально. Под ними расположена компактная группа более крупных клеток, названных **центрально-**

ми материнскими клетками, которые имеют низкую скорость деления. Деление на границе материнской зоны дает начало: (1) зоне активно делящихся клеток, которые формируют *боковые* стороны апекса и называются периферической (**фланговой**) меристемой; (2) зоне клеток, которые делятся главным образом *вдоль оси* побега и дают начало продольным рядам клеток *первичной коры* и *сердцевины*, и называются **колончатой** меристемой.

Развитие листа

Развитие листа происходит в три фазы: (1) образования листового бугорка, (2) образование оси листа — примордия и (3) образование пластинки листа.

Вначале во фланговой меристеме начинаются периклиналильные деления, которые в сочетании с растяжением образуемых клеток приводят к образованию выступа, или **листового бугорка**, в то время как на апексе возникают новые центры делений. Во время формирования бугорка под молодым листовым зачатком появляются тяжи *зачаточной проводящей системы* — **прокамбия**. Бугорок растет в длину и превращается в листовой **примордий**. На нем по бокам от оси вскоре появляются зоны меристематической активности, начинающие формировать листовую пластинку — **маргинальные** (краевые) меристемы. Осевой рост листа верхушкой непродолжителен. Лист увеличивается в длину главным образом за счет **интеркалярного** роста, т. е. делений и (в основном) растяжений клеток всей пластинки. По мере удлинения примордия тяж проводящей системы все дальше проникает в него, образуя систему *крупных жилок*, отходящих от главной, или *средней жилки* листа.

Апикальные меристемы корня

Три основные зоны дифференцированного корня — эпидерма, кортекс и осевой цилиндр происходят из определенных **групп инициальных клеток** (у папоротников — из *одной* клетки), расположенных в главной зоне клеточного деления, **промеристеме**. Число и расположение групп различно в разных отделах и классах растений. Существует мнение, что активно делятся только периферические слои этих групп. Центральные же образуют так называемый **покоящийся центр**.

Латеральные меристемы

Активность латеральных меристем приводит к *вторичному росту* — отложению большого количества вторичной ксилемы (= **древесины**), которая совершенно изменяет первичную структуру стебля и составляет характерную особенность деревьев и кустарников.

Известно два типа латеральной меристемы — **васкулярный (сосудистый) камбий**, из которого образуется новая проводящая ткань, и пробковый камбий, или **феллоген**, который развивается позднее, замещая эпидерму, разрывающийся при утолщении тела растения.

Раневые меристемы возникают путем *дедифференцировки* (клеток постоянных тканей (как и феллоген) вокруг поврежденного места.

Основные ткани (паренхимы)

Термином «**паренхимы**» объединяют все типы тканей, сложенные *живыми*, более или менее *изодиаметрическими* (паренхимными) клетками с *неутолщенными* клеточными стенками. Такие ткани могут выполнять функции фотосинтеза, запасаания, представлять собой массу клеток заполняющую какой-то орган (в последнем случае — в основном для аэрации), и т. д. Соответственно функциям среди паренхим выделяют **фотосинтетическую ткань** (хлоренхиму, например, мезофилл листа) и **запасающую ткань** (запасающая паренхима).

Фотосинтетическая ткань

Состоит из клеток, содержащих хлоропласты. Форма клеток может быть либо цилиндрической — клетки плотно прилегают друг к другу, либо неправильной формы, лопастные, складчатые, рыхло расположенные с крупными межклетниками, благоприятствующими более активному газообмену со средой. Оболочка клеток тонкая, первичная.

Хлоренхима располагается под эпидермой листьев, стеблей, молодых плодов, некоторых частей цветка, или некоторых типов корней.

Запасающая ткань

Состоит из паренхимных клеток, в которых запасается вода или питательные вещества. Последние запасаются: углеводы (в растворимой форме) — в клеточном соке в вакуолях, крахмал — в лейкопластах (**амилопласты**), белки — в мелких вакуолях, образуя **алеироновые зерна**; жир — в виде капелек в цитоплазме.

Эта ткань может находиться в специальных органах вегетативного размножения, в плодах и семенах. Клетки с запасующими функциями могут входить в другие комплексы тканей.

Покровные ткани

Покровные ткани располагаются на границе тела растения и внешней среды и выполняют *защитную* функцию, а также служат для *регуляции газообмена и испарения*. По происхождению эти ткани бывают *первичные и вторичные*.

Эпидерма

Первичная покровная ткань — **эпидерма**. Образуется из самого внешнего слоя туники. Клетки эпидермы чаще всего уплощенные, плотно примыкающие друг к другу, с утолщенными наружными стенками, покрыты снаружи слоем кутикулы, которая вместе с гранулами кутикулярного воска образует сложную *микроскульптуру* поверхности.

Чаще всего эпидермы однослойная, но у некоторых растений она *многослойная*, выполняющая еще и *водозапасающую* функцию. Форма клеток эпидермы листа у однодольных правильная, приближающаяся к прямоугольной, у других покрытосеменных неправильная и стенки клеток извилистые. На некотором расстоянии друг от друга по поверхности листа рассеяны особые, специализированные клетки эпидермы — **закрывающие клетки устьиц**. Расположены они всегда парами и между ними видно

отверстие — **устычная щель**. Замыкающие клетки могут быть окружены так называемыми *побочными* клетками. Устьица обеспечивают возможность газообмена при фотосинтезе и дыхании, поэтому их больше всего в эпидермы листьев, хотя встречаются они и на стебле.

В зависимости от количества и конфигурации побочных клеток различают следующие основные типы устьичного аппарата:

Парацитный — две побочные клетки параллельно замыкающим клеткам устьиц (например, у злаков и прочих семейств порядка Мятликовые, а также у Мареновых);

Анизоцитный — имеются три неравные побочные клетки (у многих розид, например, у представителей семейства Крестоцветные);

Аномоцитный — побочные клетки отсутствуют (у Магнолиид, например, у Лютиковых);

Диацитный — две побочные клетки перпендикулярны замыкающим (у Розид, например, у Гвоздичных).

Некоторые клетки эпидермы образуют выросты в виде тонких волосков — **трихом** (они могут быть одноклеточные и многоклеточные), выполняющие разнообразные функции: *корневые волоски*, всасывающие воду с минеральными солями; *крючочки* на стебле, помогающие цепляться за опору... В основном они выполняют *защитную* функцию: защиту от потери воды, от поедания и т. п. У растений, живущих в условиях дефицита азота в почве (растения сфагновых болот), *железистые* (от слова железá) волоски могут выделять клейкую жидкость для улавливания насекомых и выделять *пищеварительный фермент*. У других растений железистые волоски содержат ароматные *эфирные масла* и служат для привлечения опылителей (например, лаванда).

Особый тип эпидермы — это клетки поверхности всасывающей зоны корня (так называемая **ризодерма**). Клетки ризодермы приспособлены к поглощению воды и минеральных солей за счет создания осмотического давления (последнее достигается обычно за счет накопления органических кислот). Клетки ризодермы бывают двух типов — **трихогенные** (корневые волоски) и **атрихогенные**.

Пробка

Вторичная покровная ткань — пробка (**феллема**) откладывается *снаружи* от пробкового камбия, тогда как с *внутренней* стороны он формирует один или два слоя паренхимы. Слои паренхимы неотличимы от первичной коры и образуют **феллодерму**. Феллоген, пробка и феллодерма в совокупности образуют **перидерму**.

Стенки клеток феллемы пропитываются *суберином* и *воском*, не пропуская воду и газы. Газообмен же идет по межклетникам паренхимы, клетки которой откладывает наружу феллоген. Такие участки паренхимы называют **чечевичками**.

Работа одного слоя феллогена непродолжительна. Под старой перидермой закладываются новые слои феллогена. У большинства деревьев умеренного пояса новые слои феллогена закладываются участками (дугами), захватывающими вторичную флоэму с лубяными волокнами. Тогда соседние слои перидермы, соединенные между собой и с

участками луба лубяными волокнами, не слущиваются и на стволе возникают глубокие трещины. Слои перидермы с зажатými между ними участками луба называются **коркой (ритидомом)**.

Экзодерма часто развивается на корнях растений и занимает временную «нишу» между ризодермой и вторичными покровными тканями. Клетки экзодермы развиваются преимущественно из клеток первичной коры (кортекса).

Веламен образуется на корнях тропических эпифитных орхидей и служит для всасывания воды из насыщенного парами воздуха. Клетки веламена мертвые, оболочки пронизаны многочисленными порами, что способствует поглощению воды.

Проводящие ткани

В растениях имеются два типа проводящей ткани — **ксилема и флоэма**, состоящие из клеток нескольких типов. По ксилеме движутся, в основном, вода и минеральные соли в восходящем направлении — от корней к другим частям растения, а по флоэме — главным образом органические вещества, поступающие из листьев и движущиеся как вверх, так и вниз по растению. Вторичную ксилему, разрастающуюся иногда очень сильно, называют древесиной. Ксилема и флоэма имеются у двух главных групп растений — у споровых (кроме мхов) и у семенных, которые вместе составляют группу сосудистых растений.

Ксилема

Ксилема выполняет две функции — проведение и опора. Ксилема состоит из четырех типов клеток: **трахеиды, сосуды, паренхимные клетки и волокна**.

Трахеиды

Трахеиды — *одиночные* лигнифицированные (пропитанные лигнином) клетки веретеновидной формы с заостренными концами. Концы соприкасающихся трахеид перекрываются. Трахеиды — мертвые клетки. У просто устроенных сосудистых растений это единственные водопроводящие клетки. Из трахеиды в трахеиду вода переходит через поры.

Сосуды

Сосуды (характерные проводящие элементы ксилемы *покрытосеменных*) представляют собой очень длинные трубки, образовавшиеся в результате слияния *ряда клеток*, соединяющихся «конец в конец». Каждая из этих клеток называется **члеником сосуда**. Членики сосуда короче и шире трахеид. Первая ксилема, появляющаяся в растении в процессе развития, называется *первичной* и закладывается в корнях и на верхушках побегов. В результате разрушения перегородок между соседними члениками образуется сосуд.

Первые по времени образования сосуды — **протоксилема**. Вокруг нее клетки еще продолжают вытягиваться и зрелые сосуды протоксилемы тоже могут растягиваться вместе с ними, так как лигнин здесь откладывается лишь *кольцами или по спирали*. С

ростом органа появляются новые сосуды ксилемы, более лигнифицированные — **метаксилема**. Первые сосуды к тому времени растягиваются и разрушаются. Зрелые сосуды метаксилемы не способны растягиваться и расти. У них обнаруживается три типа утолщений: *лестничные, сетчатые и точечные*.

Древесная паренхима

Древесная паренхима содержится и в первичной и во вторичной ксилеме. В последней ее больше и роль ее важнее. Как и любые паренхимные клетки, клетки древесной паренхимы имеют тонкие целлюлозные стенки и живое содержимое. **Лучевая паренхима** образует радиальные слои ткани (*сердцевинные лучи*), пронизывающие сердцевину радиально, служащие запасанию, радиальному транспорту и газообмену по межклетникам.

Отдельные паренхимные клетки выделяют камедь, смолу, в них откладываются кристаллы органических солей.

Древесинные волокна

Древесинные волокна очень напоминают волокна **склеренхимы**. Они придают ксилеме дополнительную прочность.

Флоэма

Флоэма составлена *живыми* клетками, не несущими механической функции. Различают пять типов клеток: **членики ситовидных трубок, клетки-спутницы, паренхимные клетки, волокна и склереиды**.

Ситовидные трубки и клетки-спутницы

Ситовидные трубки — это длинные трубчатые структуры, образующиеся путем соединения конец в конец клеток, которые называются **члениками ситовидных трубок**. Первая возникающая флоэма, называемая **протофлоэмой**, появляется в зоне роста и растяжения корня или стебля. По мере того как растут окружающие ее ткани, протофлоэма растягивается и значительная ее часть отмирает. Одновременно образуется новая флоэма, называемая **метафлоэмой**. Членики ситовидных трубок имеют тонкие клеточные стенки, состоящие из целлюлозы и пектиновых веществ, их ядра при созревании отмирают, а от цитоплазмы остается тонкий пристенный слой. Членики ситовидных трубок, таким образом, остаются живыми, но их существование зависит от примыкающих к ним **клеток-спутниц**, развивающихся из одной с ними меристематической клетки. Членик ситовидной трубки и его клетка-спутница составляют вместе одну функциональную единицу. У клетки-спутницы цитоплазма очень густая и отличается высокой активностью.

Характерной чертой ситовидных трубок является наличие **ситовидных пластинок**, возникающих в месте соединения торцевых стенок двух соседних члеников ситовидных трубок. Вначале через клеточные стенки проходят плазмодесмы, но затем их каналы расширяются и образуют поры, так что торцевые стенки приобретают вид сита, через которое раствор перетекает из одного членика в другой.

Вторичная флоэма, развивается, как и вторичная ксилема, из пучкового камбия и постоянно обновляется. По своему строению она сходна с первичной флоэмой, но в ней видны тяжи *одревесневших волокон* и *сердцевинные лучи паренхимы*.

Лубяная паренхима, лубяные волокна и склереиды

Лубяная паренхима и лубяные волокна у однодольных отсутствуют. Функции у лубяной и древесинной паренхимы одни и те же. Лубяные волокна ничем не отличаются от волокон склереинхимы. Склереиды во флоэме, особенно в более старой, представлены весьма обильно.

Трансфузиональная ткань хвойных

Эта ткань осуществляет связь между проводящими пучками и мезофиллом в передаче воды и продуктов фотосинтеза. Состоит трансфузиональная ткань из клеток паренхимы и трансфузионных трахеид и встречается только в листьях хвойных растений.

Ткани лучей

Лучи пронизывают стебель в радиальном направлении. Клетки лучей, в общем, аналогичны обычным клеткам флоэмы и ксилемы, за тем исключением, что лучевые клетки служат не для вертикального, а для *горизонтального* транспорта.

Эндодерма

Эндодерма развивается на границе первичной коры (кортекса) и центрального цилиндра и представляет собой пропускную ткань, которая регулирует поступление воды в центральный цилиндр и из него. Клетки эндодермы снабжены так называемыми **поясками Каспари**, которые закрывают доступ воды через оболочки клеток (апопластический транспорт). Симпластический же транспорт находится под контролем клеток эндодермы. Это позволяет, затрачивая соответствующее количество энергии, создавать так называемое корневое давление.

Выделительные ткани

Выделительные ткани бывают экзогенными (например, железистые волоски, нектарники и гидатоды) и эндогенными. Гидатоды находятся преимущественно на листьях и отвечают за **гуттацию** — выделение излишков воды, создающихся в результате активной работы корней в те периоды жизни растения, когда транспирации (испарения воды) почти не происходит (например, ночью).

Эндогенные выделительные ткани являются, по сути, почками накопления. Они расположены внутри различных тканей и представлены специализированными клетками (наполненными крахмальными зёрнами, белковыми гранулами, кристаллами оксалата Са, млечным соком), членистыми млечниками (цепочками клеток) и ходами (наполненными слизью, камедями или смолами).

Механические ткани

Механическую функцию в растении выполняют отдельные клетки в разных тканях, но есть две специализированные механические ткани, состоящие из *живых* (**колленхима**) и *мертвых* (**склеренхима**) клеток.

Колленхима

Во многом колленхима напоминает основную ткань — паренхиму, но для нее характерно *дополнительное отложение целлюлозы* в углах клеток, или даже по всей стенке, в ней также могут быть заметные межклетники. Соответственно различают *уголковую, пластинчатую и рыхлую* колленхиму.

Клетки колленхимы вытягиваются параллельно длинной оси органа, в котором развивается ткань, и служат опорой этому органу. Особо важную роль колленхима играет в молодых растениях, в травянистых растениях и в органах, где отсутствует вторичный рост (например, в листьях). В осевых органах она образует ребра под эпидермы (как в мясистых черешках листьев борщевика — *Heracleum sibiricum*, или в ребристых стеблях — *Betonica officinalis*). Во многих листьях колленхима окружает среднюю жилку и служит опорой проводящим пучкам.

Склеренхима

Созревание клеток склеренхимы наступает лишь после того, как закончится вытягивание живых клеток, которые их окружают. Зрелые клетки склеренхимы мертвы. Различают два типа клеток склеренхимы: **волокна**, имеющие вытянутую форму, и **склереиды**, форма которых ближе к сферической. У клеток обоих типов стенка сильно утолщена отложениями лигнина. Склеренхимные волокна образуют продольные тяжи, идущие на очень большие расстояния, поскольку концы клеток перекрываются и оказываются сцепленными друг с другом.

Глава 3

Органы растений

Типы строения тела растений

Современные растения сложены весьма по-разному. Можно выделить три основных типа организации тела высших растений:

Талломный — без дифференцированных органов, как у всех гаметофитов папоротникообразных и семенных и молодых гаметофитов мохообразных (а у антоцеротовых и маршанциевых печеночников и взрослых гаметофитов); таллом может расти в разных плоскостях, то есть быть одно- (нить), дву- (сеть) и трехмерным (пластина);

Побеговый — без дифференцированной корневой системы, как у гаметофитов листостебельных мохообразных (юнгерманниевых печеночников, бриевых, сфагновых, политриховых, такакиевых и андреевых) и у спорофитов псилотовых; роль корней при этом выполняют волоски-ризоиды;

Корнепобеговый — с дифференцированной подземной (корневой) и надземной (побеговой) системами осей, а также (часто) дифференцированной системой генеративных осей, как у большинства папоротникообразных и семенных.

Органы и системы органов корнепобеговых растений

Последний тип, как наиболее широко распространенный, нуждается в более подробном рассмотрении. За исключением некоторых сложных случаев (такие как папоротник *Stromatopteris*, пузырчатка, ряска и другие водные растения, например, из семейства *Podostemonaceae*, а также растения-паразиты), в теле корнепобегового растения всегда можно выделить следующие органы:

- Лист. Боковой орган побега. Лист часто редуцируется и/или замещается другими органами. Существуют два типа листьев — *эпации* (то есть выросты стебля), как у мохообразных и плауновых; и *кладодии*, как, по-видимому, у остальных папоротникообразных и семенных.
- Стебель. Осевой орган побега.
- Корень. Основной подземный орган растения.
- Флоральная единица (ФЕ), или фруктификация. Флоральной единицей может быть любая генеративная структура, проявляющая целостность. Эта целостность может проявляться, например, в процессе эволюционных преобразований различных ФЕ.

Кроме того, растения могут развивать специфические образования — **псевдоорганы**, главными признаками которых является их временность и комплексная структура:

- Гипокотиль, или подсемядольное колено — орган проростка, который расположен между главным корнем и первым (семядольным) узлом и имеет переходную между корнем и стеблем анатомическую структуру.
- Эпикотиль, или надсемядольное колено — первое междоузлие растения.
- Зародыш — молодой спорофит семенных растений.
- Почка — зачаточный побег.
- Плод — зрелый цветок.
- Семя — химерический псевдоорган, сочетающий несколько различных генотипов (семенная кожура, зародыш и эндосперм).

С другой стороны, тело корнепобегового растения можно поделить на три системы:

- Вегетативная побеговая система
- Генеративная побеговая система
- Корневая система

Очень любопытно составить таблицу, описывающую обе эти классификации. Получается, что, за исключением листьев, никогда не образующихся на корнях, и ФЕ, никогда не возникающих в генеративной побеговой системе, все остальные сочетания встречаются в природе. Таким образом, классификации равноправны.

Псевдоциклы на примере флоральных единиц

ФЕ обладают псевдоциклическим сходством, или **самоподобием** — способностью образовывать сложные иерархические комплексы, где на каждом уровне повторяется определенная модель организации. Они могут включать спорангии, оси и покровные элементы в различных сочетаниях. Плод цветковых растений — просто временное состояние ФЕ.

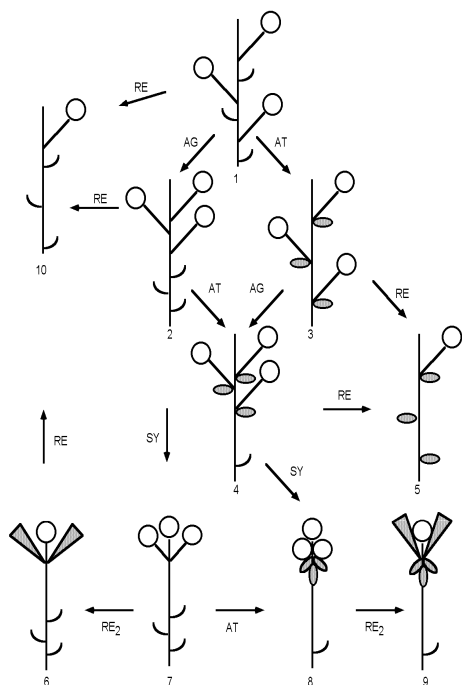


Рис. 3.1. Типы преобразования флоральных единиц (ФЕ)

Метаморфозы — видоизменения органов

Все органы подвержены **видоизменениям**, то есть приспособлениям к какой-либо специальной функции, серьезным образом меняющим строение органа. Можно выделить следующие основные видоизменения главных вегетативных органов:

Функция	Метафора	Корень	Лист	Стебель
Фотосинтез	пластина	Фотосинтезирующие корни орхидных	Основная функция	Кладодии
Всасывание	сеть	Основная функция	Нет	Нет
Всасывание	губка	Корни с веламеном	Всасывающие листья бромелиевых	Нет
Опора-несение	ось	Корни-подпорки пандануса	Ложный стебель банана	Основная функция
Опора-поддержка	ванты и контрфорсы	Досковидные корни	Нет	Нет
Опора-поддержка	поплавки	Пневматофоры болотного кипариса	Черешки листьев чилима	Нет

Функция	Метафора	Корень	Лист	Стебель
Опора-поддержка	крючки	Нет	Листья бигнонии	Нет
Опора-поддержка	лассо	Нет	Листовые усики (горох)	Побеговые усики (огурец)
Опора-поддержка	присоски	Корни плюща	Нет	Побеги ампелоциссуса
Защита от фитофагов	липушка	Нет	Лист жирянки	Стебель смолки
Защита от фитофагов	колючки	Корневые колючки у пальм	Листовые колючки (падуб)	Побеговые колючки (гледичия)
Защита от фитофагов	панцирь	Корневой чехол на стебле древовидных папоротников	Листовые чешуи (лук)	Корка (ритидом)
Защита от фитофагов	наемники	Нет	Вздутые черешки у цекропии	Стеблевые муравейники у мирмекодии
Накопление	мешок	Корневые шишки георгина и т.п.	Сочные листья	Сочные стебли
Накопление	кувшин	Нет	Листовые резервуары у дисхидии	Бутылочные деревья
Ловля насекомых	капканы	Нет	Листья венеиной мухоловки	Пузырьки-ловушки пузырчатки
Подтягивание	канаты и блоки	Контрактильные корни луковичных	Нет	Нет
Привлечение	плакат	Нет	Прицветные листья	Нет

Видоизменения могут образовывать также части органов, скажем эпидерма (эпидермальные колючки) или черешки (филлокладии), прилистники (колючки).

В таблицу не включены видоизменения, которые служат для вегетативного размножения, например, дочерние луковички у мятликов, почконосные листья каланхоэ и т.п.

Некоторые видоизменения (например, луковицу) лучше считать особой жизненной формой.

Модульность

Тело растения обладает свойством **модульности**, т.е. способностью повторять свои участки (близкий термин в зоологии — метамерия). Растение, таким образом, можно

сравнить с бычьим цепнем или колонией полипов.

Глава 4

Корень

Зона растяжения

Выше зоны деления в корне выделяют **зону растяжения**. Рассмотрим подробнее некоторые функции этой зоны. Именно она отвечает за активное *продвижение* корня в почве. Если положить корень горизонтально, то клетки, оказавшиеся сверху, станут растягиваться сильнее, чем нижележащие и корень повернется вниз. Когда корень, продвигаясь в почве, должен обогнуть какое-либо препятствие или еще почему-либо *изменить направление роста* — за это тоже отвечает зона растяжения. Было выяснено, что, натолкнувшись на препятствие, кончик корня начинает *совершать вращательные движения*.

Это было изучено на растении из семейства Cruciferae — Резуховидке Таля (*Arabidopsis thaliana*). На корень были нанесены метки по вертикальной оси одна под другой. В конце опыта метки выше и ниже зоны растяжения не изменили своего расположения, а в зоне растяжения расположились по спирали. Оказалось также, что время от времени корень у Резуховидки меняет направление вращения [23].

Анатомическое строение в зоне дифференцировки

Выше зоны растяжения лежит **зона дифференцировки**, которую легко распознать по многочисленным *корневым волоскам*. Корневые волоски представляют собой специализированные клетки эпидермы корня, поглощающие из окружающей среды воду и минеральные соли. Клетки корневых волосков выделяют в среду атомы водорода взамен поглощенных катионов, а поглощая анионы — малат или углекислоту (карбонат). Вода же поглощается под действием осмотического давления.

Под эпидермой лежит несколько слоев клеток, называемых корой. Самый внутренний слой клеток — это эндодерма. Эндодерма задерживает ионы *внутри центрального цилиндра*, что создает *разницу концентраций* между клетками коры и центрального цилиндра — это является причиной осмотического давления, под действием которого происходит передвижение воды в растении.

Центральный цилиндр (стела) представлен ксилемой и флоэмой. Ксилема развивается с краев центрального цилиндра, но затем занимает его центральную часть, имея вид дву- или многолучевой звезды. Флоэма представлена тяжами, расположенными между «лучами» ксилемы. В зависимости от числа лучей центральный цилиндр может быть ди-, три-, ... полиархным.

Между ксилемой и флоэмой может находиться латеральная меристема — камбий, производящий вторичную ксилему и флоэму при *вторичном утолщении* (у многолетних

корней), а также *запасающую паренхиму* — более рыхлую и обильную во флоэмной части. Корень растёт в толщину, эпидерма и кора лопаются, отслаиваются и погибают. Для их замещения по краю центрального цилиндра (в **перицикле**) возникает пробковый камбий — **феллоген**, откладывающий кнаружи пробку (суберинизирующиеся клетки), а внутрь слой живых клеток, передающих питательные вещества от флоэмы к пробковому камбию.

Зачатки боковых корней возникают на границе эндодермы и цилиндра — в наружном слое клеток стелы — перицикле, пробивают кору и выходят наружу, уже имея корневой чехлик, апикальную меристему и боковые меристемы.

Видоизменения корней

Корни могут выполнять различные функции. Некоторым растениям необходимо на период неблагоприятных условий заглубить подземные органы. У них мы находим корни, которые значительно толще обычных, в конце вегетационного сезона они как бы сжимаются в гармошку — это **контрактильные корни**, которые, сокращаясь, *втягивают* луковицу или клубнелуковицу глубоко под землю.

Корни могут выполнять *запасающую* функцию. Тогда камбий откладывает кроме ксилемы и флоэмы *запасающую паренхиму*.

Растения, живущие в субстрате, обеднённом воздухом (на заболоченных местах) развивают дыхательные корни — **пневматофоры**, торчащие из болотной почвы.

Корни некоторых растений, обитающих в тропиках, выполняют *опорную* функцию, вырастая от веток до земли и, укореняясь, подпирают огромные ветки, не давая им упасть. В результате из одного растения образуется целая роща.

Корни могут прикреплять растение к опоре, как у плюща (*Hedera helix*), превращаясь в *присоски*, как у растений-паразитов и полупаразитов, а также, видоизменяясь, поселять в себе симбиотические грибы (**микориза**) и бактерии (клубеньки у бобовых).

Растениям, обитающим во влажных тропических лесах и живущих на коре деревьев нужно впитывать *конденсированную влагу* из воздуха. Корни этих растений имеют *специализированную эндодерму* — веламен, составленную из множества мертвых клеток, впитывающих воду как губка.

В корне синтезируются некоторые вещества, например **цитокнины**, регулирующие рост растения, *никотин* и т. п.

Глава 5

Стебель

Строение стебля древесных растений

Различают *первичную* и *вторичную* структуру стебля. Первичная структура возникает в результате деятельности апикальных меристем, интеркалярных меристем и прокамбия, и последующей дифференцировки их производных.

Первичное строение стебля

Вторичное строение стебля

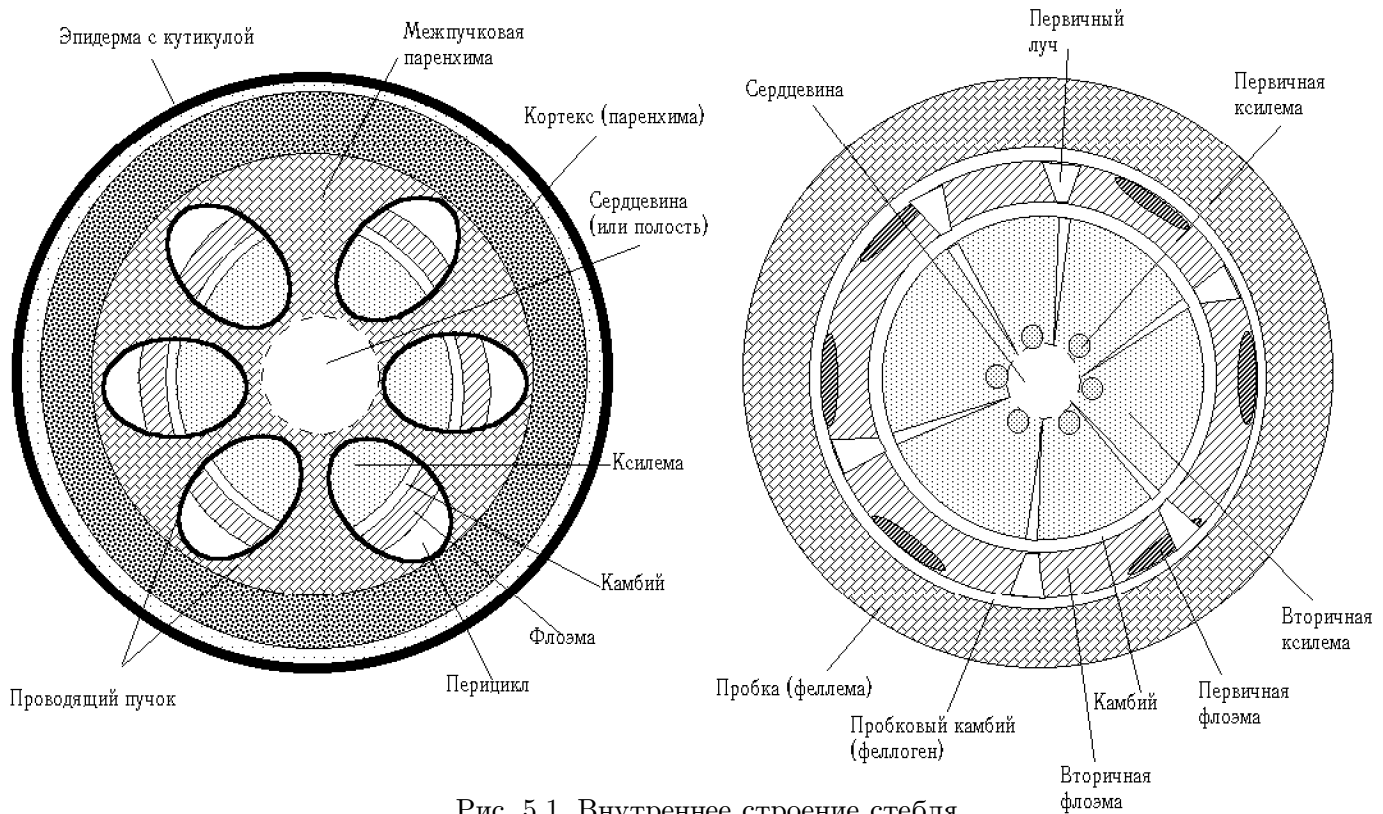


Рис. 5.1. Внутреннее строение стебля

В первичной структуре стебля на поперечном сечении различают *эпидерму*, *кортекс* (*первичную кору*) и *стелу* (*стель*). Между корой и стелой лежит 1–2 слоя клеток — внутренний слой коры — *эндодерма*, в которой иногда накапливается крахмал. В состав первичной коры входит паренхима (которая может играть роль фотосинтеза или запасаения), армированная тяжами колленхимы и склеренхимы. **Стела** — центральная зона осевых органов, состоящая из ксилемы и флоэмы. Стела четко отграничена от коры эндодермой и лежащими внутри от нее паренхимными клетками — *перидиклом*.

Основные типы стелы у растений (см. рисунок):

Протостела без сердцевины, ее варианты:

- гаплостела — только у мохообразных и ископаемых риниевых;
- актиностела — у плауна-баранца;
- плектостела — у остальных плауновидных.

Сифностела диктиостела с сердцевинной и часто с отдельными проводящими пучками, ее варианты:

- эустела — у папоротников, примитивных семенных и двудольных;
- атактостела — у однодольных.

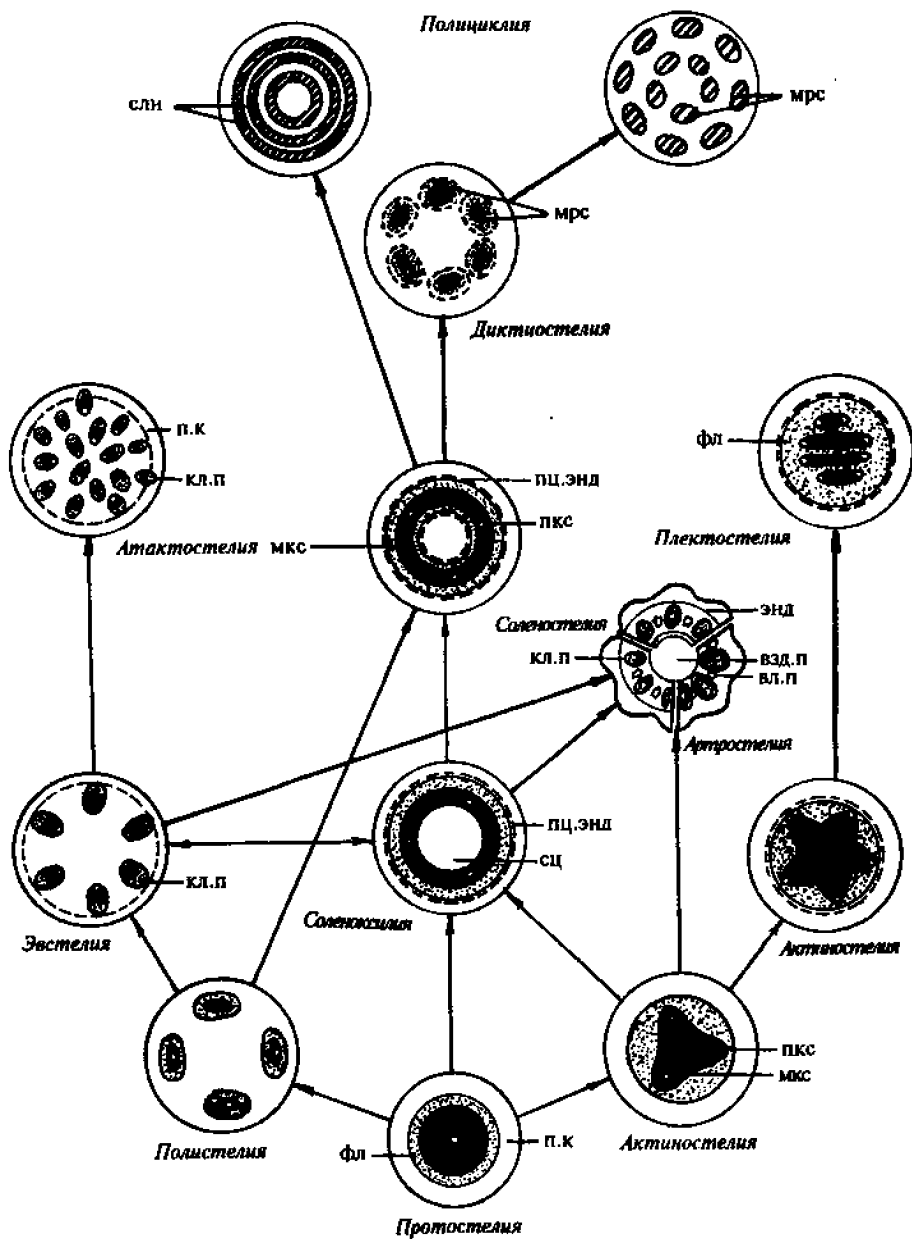


Рис. 5.2. Типы стел и их эволюционная взаимосвязь

Благодаря деятельности камбия стебель древесных растений утолщается: возникают *вторичные ткани*. Проводящие ткани располагаются закономерно, образуя существенную часть стелы. До вторичного утолщения стела может быть представлена кольцом пучков, или, чаще, — сплошным цилиндром из ксилемы и флоэмы с прослойкой камбия между ними. В результате вторичного утолщения отдельные пучки сливаются в сплошное кольцо: это происходит из-за вторичного разрастания пучков и деятельности межпучкового камбия.

Строение стеблей древесных растений

Для стеблей древесных растений характерна мощная древесина, отделенная от коры прослойкой камбия. Основная масса стеблей древесных и кустарниковых растений состоит из тканей, возникших в результате деятельности камбия.

Снаружи от камбия находится кортекс, в котором различают живую ткань (флоэму), находящуюся ближе к камбию и состоящую в основном из ситовидных трубок. Среди ситовидных трубок встречаются клетки коровой (лубяной) паренхимы и элементы механической ткани (лубяные волокна). Снаружи от живой части коры находится корка, состоящая из множества слоев пробки и других тканей. Корка является результатом деятельности пробкового камбия — феллогена.

Кнутри от пучкового камбия находится древесина. В массе древесины выделяют живые элементы, играющие роль запасания органических веществ, проводящие элементы — трахеиды и сосуды и механические элементы — волокна либриформа¹. Среди живых элементов различают сердцевинные лучи, древесную паренхиму и заменяющие волокна. Наиболее постоянны сердцевинные лучи.

Сосуды и трахеиды вместе встречаются у покрытосеменных, у голосеменных же — только трахеиды. В силу этого проводящие элементы у голосеменных одного размера и располагаются правильными радиальными рядами. В древесине покрытосеменных этот порядок нарушается сосудами, которые имеют очень крупные просветы и нарушают правильность расположения трахеид.

В течение года камбий образует все вышеперечисленные элементы в определенной последовательности. В каждом годичном кольце можно видеть две различные по строению древесины — тонкостенную раннюю (весеннюю) и толстостенную позднюю. Если в начале годичного кольца находятся сосуды в несколько раз шире последующих (дуб, вяз), то такая древесина называется кольцесосудистой. Если же диаметр сосудов на протяжении годичного кольца заметно не меняется (береза, липа), то такая древесина называется рассеянососудистой.

Элементы древесины функционируют определенное время и затем теряют способность проводить воду. Одновременно отмирают и паренхимные элементы, так что функционируют только прилегающие к камбию годичные кольца — эту древесину называют *заболонь*. Внутри от нее лежит древесина, не способная проводить воду и отличающаяся от заболонной по цвету: ядровая, отличающаяся от заболони по цвету (дуб) или спелая, не отличающаяся от заболони (береза).

Строение стебля травянистых растений

Стебли травянистых растений лишены вторичного утолщения, вызванного деятельностью камбия, а проводящие пучки, если нет центральной полости, распределены равномерно по всей толще стебля. Апикальная меристема злаков (Gramineae) уже в юном возрасте дифференцируется во флоральную и поэтому основной рост злаков происходит за счет активности интеркалярных меристем, расположенных в области узлов.

¹Либриформ — элементы склеренхимы в древесине.

Глава 6

Лист

Типичное строение листа

Независимо от формы, листья покрытосеменных являются *специализированными органами фотосинтеза* и, как корни и стебли, состоят из систем **покровных, основных и проводящих тканей**.

Морфологические признаки листа

1) общие признаки (лист в целом):

- а) прилистники (есть / нет, интрапетиолярные / экстрапетиолярные, опадающие / остающиеся);
- б) основание (форма рубца, рубцы соединены/нет, количество следов, влагалище / нет, влагалище открытое / закрытое, язычок / нет и пр.)

2) итеративные признаки (на всех уровнях расчленения):

а) форма:

- тип фигуры (эллипс / прямоугольник / ромб / треугольник);
- отношение длины к ширине;
- положение наибольшей ширины (посередине / вверху / внизу)

б) расчленение:

- степень (цельный, лопастной, раздельный, рассеченный);
- тип (единичный, двойчатый, тройчатый, пальчатый, парноперистый (двойчатоперистый), непарноперистый (тройчатоперистый));
- количество частей;
- порядок (однажды, дважды и т.п.)

в) черешок (размер, структура)

3) конечные признаки (листочки и прилистники):

- а) основание (округлое, прямое, клиновидное, сердцевидное, стреловидное);
- б) верхушка (округлая, с остrokонечием, треугольная, оттянутая, вогнутая);
- в) край (цельный, зубчатый, пильчатый, городчатый, порядок расчленения);
- г) поверхность (цвет, опушение и т.п.);
- д) жилкование.

Жилкование листьев

Главные / боковые жилки	Нет	Одна	Несколько
Нет	Аподромное	Гифодромное	Акродромное
Несколько	Акродромное	Птеродромное	Актинодромное

Типы зубцов

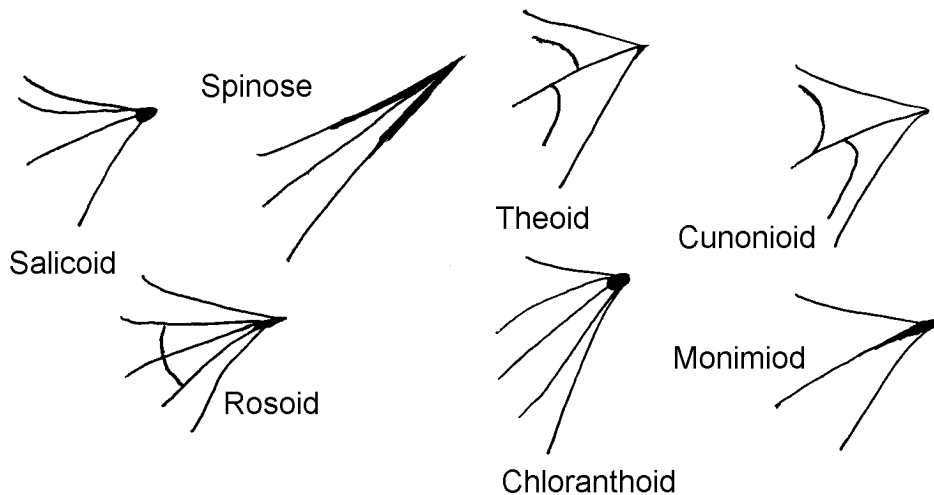


Рис. 6.1. Разнообразие зубцов

Эпидермис

Клетки эпидермы расположены плотно и покрыты **кутикулой**, снижающей потери воды. Устьица могут быть на обеих сторонах, но чаще всего на *нижней*. Эпидермальные волоски, или *трихомы*, могут встречаться на любой поверхности листа или на обеих сразу, своим густым покровом снижая отдачу влаги. У листьев многих покрытосеменных устьица рассеяны беспорядочно и рядом могут находиться формирующееся и уже зрелое устьица. У однодольных устьица расположены рядами, параллельными оси листа, и развиваются от верхушки к основанию.

Мезофилл

Мезофилл — основная ткань листа с крупными межклетниками и многочисленными хлоропластами, наиболее специализированная для фотосинтеза. Межклеточные пространства связаны с атмосферным воздухом через устьица, обеспечивающие быстрый газообмен, необходимый для эффективного фотосинтеза. У мезофитов мезофилл дифференцирован на **палисадный**, составленный цилиндрическими клетками, расположенными перпендикулярно поверхности листа (другое название — *столбчатый*) и **губчатый**, составленный более или менее изодиаметрическими клетками с крупными межклетниками (см. разд. 2).

Проводящие пучки

Мезофилл листа густо пронизан многочисленными проводящими пучками, или **жилками**, связанными с проводящей системой стебля. Жилки содержат ксилему и флоэму. Окончания жилок часто содержат только трахеальные элементы, хотя до их концов могут доходить и флоэмные элементы. Обычно ксилема в пучке находится ближе к верхней стороне листа, а флоэма — к нижней.

Листья злаков

Эпидерма листьев злаков состоит из клеток различного типа. Большинство клеток узкие и вытянутые. Некоторые, выделяющиеся крупными размерами и называемые **пузыревидными**, располагаются рядами и, как предполагают, участвуют в складывании (скручивании) и разворачивании (раскручивании) листьев. Толстостенные замыкающие клетки устьиц связаны с **побочными клетками**.

Листья хвойных

Листья хвойных чаще всего имеют **ксероморфное**¹ строение: эпидерма сложена мелкими толстостенными клетками, покрыт толстым слоем кутикулы. Устьица погружены в углубления. Под эпидермой — 1–3 слоя удлинённых толстостенных клеток **гиподермы**, придающей листу жесткость. У некоторых родов хвойных мезофилл дифференцирован на палисадный и губчатый. У многих хвойных в мезофилле расположены смоляные каналы. Проводящие пучки окружены так называемой **трансфузионной тканью** (обкладкой), стенки клеток которой содержат многочисленные окаймленные поры. Между мезофиллом и трансфузионной тканью находится слой клеток с утолщенными стенками — **эндодерма**. В проводящих пучках некоторых хвойных (например, Веймутовой сосны — *Pinus strobus*) есть лучи паренхимы. Большинство родов хвойных хорошо отличаются по строению устьичного аппарата. Более подробно с этим можно ознакомиться в [9, Том 4, с. 322].

Адаптации к абиотическим факторам в строении листа

Экологические группы высших растений

Разные виды растений нередко заселяют сходные биотопы и приспосабливаются к одинаковым условиям среды. Это обусловило выработку ряда одинаковых особенностей строения и отношений к факторам среды, что составляет основу для выделения экологических групп высших растений. Наиболее часто признают следующие группы:

Гидрофиты — настоящие водные растения, вегетативное тело которых целиком погружено в воду (*Elodea canadensis*, некоторые виды *Potamogeton*). Некоторые гидрофиты свободно взвешены в толще воды (*Lemna trisulca*, *Ceratophyllum*), большинство укореняются в грунте. К гидрофитам же относятся растения, целиком плавающие по поверхности воды и растения, у которых по поверхности воды плавают только отдельные органы (листья);

¹Т. е. имеют приспособления для уменьшения испарения — как у ксерофитов

Гелофиты — растения, всегда укореняющиеся в грунте на мелководье или регулярно заливаемых местах (*Typha, Phragmites australis*);

Гигрофиты — чисто наземные виды, живущие в биотопах с избыточно увлажненным субстратом и высокой влажностью воздуха (Осоки и др.);

Мезофиты — наземные растения, приспособленные к жизни в условиях средних значений влажности субстрата и воздуха;

Ксерофиты — виды, обитающие в биотопах с недостаточным водоснабжением и способные переносить длительный дефицит влаги в почве и воздухе. Одни из них запасают большое количество воды в мясистых органах, их называют суккуленты. Другие обладают «тощими» органами без серьезных запасов воды и сильно склерифицированными тканями, их называют склерофитами;

Психрофиты — обитатели холодных биотопов с влажными почвами. Населяют плоскогорья и высокие широты, где количество осадков превышает испарение;

Криофиты — обитатели холодных и сухих биотопов. Многие из них имеют подушечную форму роста;

Скиофиты (умброфиты) — виды, способные к существованию в условиях сильного затенения. Скиофитами по существу являются и многие гидрофиты, развивающиеся целиком в воде, которая сильно снижает освещенность;

Гелиофиты наоборот, приспособлены к существованию при полном солнечном освещении.

Существуют также группы растений, выделяемые по отношению к *химическому и физическому составу* субстрата. **Растения-паразиты** и **насекомоядные** растения выделяются в отдельные группы.

Надо иметь в виду, что ситуация, когда растение приспособляется только к одному фактору в природе почти не встречается. На самом деле факторы всегда действуют *в комплексе*. Например, растения, обитающие на склонах меловых холмов, приспособляются к специфическому химическому составу субстрата, а также обладают ксероморфными признаками, поскольку меловой субстрат не задерживает воду, и еще гелиоморфными, так как этот субстрат интенсивно отражает солнечный свет, подсвечивая растение снизу.

Адаптации к режиму освещенности

C₃-путь фотосинтеза

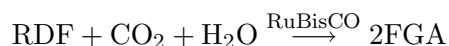
Когда квант света возбуждает молекулу хлорофилла, один из электронов переходит на более высокий энергетический уровень, затем передается молекуле-акцептору, запуская поток электронов, и за долю секунды возвращается в исходное энергетическое состояние. Часть энергии, приобретенной на мгновение электроном и отдаваемой им при возвращении на исходный энергетический уровень, превращается в химическую энергию, движущую процесс синтеза органических веществ из углекислого газа, воды и минеральных солей.

Строение и работу системы, воспринимающей кванты света и превращающей их энергию в химическую мы здесь рассматривать не будем, т. к. это предмет подробного курса физиологии растений. Работа такой системы называется **световой стадией** фотосинтеза, поскольку по определению требует для своей работы свет. Процесс же *фиксации углекислого газа и синтеза углеводов*, как выяснилось, отделен от световой стадии и в пространстве (световая стадия проходит на *мембранах хлоропластов*, а темновая — в *матриксе*) и во времени (вторая стадия может проходить в темноте, поэтому называется **темновой**). *Темновая стадия* фотосинтеза может проходить *несколькими путями*, которые отражаются на анатомическом строении листьев и имеют определенное приспособительное значение.

Впервые темновые реакции фотосинтеза были определены в США *Кальвином, Бенсоном и Бэссемом* в период с 1946 по 1953 г. В 1961 г. Кальвину была присуждена за эту работу Нобелевская премия. С тех пор эти реакции называют **циклом Кальвина**.

Последовательность реакций, изученных Кальвином такова:

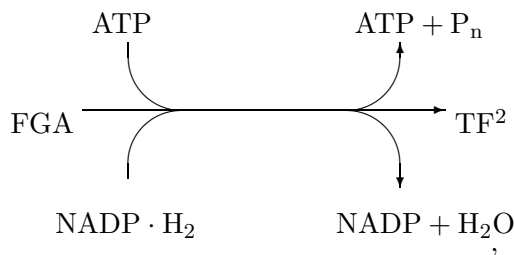
(1) Фиксация углекислого газа:



где RDF — рибулозобисфосфат, пятиуглеродный сахар; FGA — фосфоглицериновая кислота, трехуглеродное соединение, *первый продукт фотосинтеза*.

Акцептором CO_2 служит пятиуглеродный сахар **рибулозобисфосфат** (рибулоза с двумя фосфатными группами). Реакция присоединения CO_2 к тому или иному веществу называется **карбоксилированием**, а фермент, катализирующий такую реакцию, — **карбоксилазой**. Фермент **рибулозобисфосфат-карбоксилаза** (RuBisCO) содержится в матриксе хлоропластов в большом количестве — это фактически самый распространенный в мире белок. Образующийся шестиуглеродный продукт неустойчив и сразу распадается на *две трехуглеродных молекулы фосфоглицериновой кислоты* (ФГК). Поэтому такой путь ассимиляции углекислого газа был назван **C_3 -путь**.

(2) Восстановительная фаза:



где TF — трехуглеродный сахар.

В этой фазе из ФГК с затратой энергии вещества АТФ и восстановительной силы соединения НАДФ·Н₂ получается **триозофосфат** (трехуглеродный сахар). АТФ и НАДФ·Н₂ образуются в *световой фазе фотосинтеза*, поэтому цикл Кальвина функционирует только в светлое время суток.

Часть триозофосфата (ТФ) должна израсходоваться на регенерацию рибулозобисфосфата, используемого в первой реакции. При этом расходуется также вся оставшаяся энергия, запасенная в световой стадии. *Остальная часть триозофосфата идет на образование других продуктов, самые известные из которых — глюкоза, сахароза и*

крахмал.

Кроме того, свет, попадающий в фотосинтезирующую клетку, вызывает фотохимическую реакцию *окисления рибулезобисфосфата*. В результате этой реакции *выделяется углекислый газ*, поэтому она была названа **фотодыханием**. Оно происходит потому, что фермент, катализирующий присоединение углекислого газа на первом этапе цикла Кальвина (RuBisCO) способен катализировать также **реакцию присоединения кислорода к рибулезобисфосфату с образованием гликолата**. Такая реакция называется **оксигенацией**, поэтому полное название фермента **рибулезобисфосфат-карбоксилаза-оксигеназа**. *В результате фотодыхания теряется ассимилированный в ходе фотосинтеза углерод.*

При увеличении освещенности углерод теряется в результате фотодыхания быстрее, чем накапливается в результате усиления фотосинтеза. Из-за этого растения должны были выработать приспособления, как к наиболее полному улавливанию света, так и к *защите от его избытка*.

Скиофиты, произрастающие в условиях низкой освещенности, приспособились улавливать *максимальное* количество световой энергии. Они располагают хлоропласты максимально близко к освещаемой поверхности, часто даже в клетках эпидермы, причем по возможности наиболее тонким слоем, чтобы отдельные хлоропласты не затеняли друг друга. Это обуславливает *отсутствие (полное или частичное) палисадного мезофилла* в листьях скиофитов.

Напротив, **гелиофитам** важно в определенные часы суток *экранировать хлоропласты* от слишком яркого света. Для этого они располагают их *друг под другом* рядами, *перпендикулярными* освещаемой поверхности. В таких рядах приповерхностные хлоропласты затеняют нижележащие, благодаря чему фотосинтетическая ассимиляция углерода преобладает над его потерями в результате фотодыхания. В листьях тропических гелиофитов встречаются дополнительные структуры, ослабляющие свет, поступающий к мезофиллу: гляцевая кутикула, отражающая падающий на нее свет, многослойный эпидерма и специализированная водоносная ткань, располагающаяся под эпидермой — **гиподерма**.

В ряде случаев скиоморфную и гелиоморфную структуру можно видеть на листьях одного растения, например, внутри и снизу кроны дерева — скиоморфную, а снаружи и сверху — гелиоморфную. Различия могут выражаться в форме и плотности расположения клеток и числе их слоев. При этом различия затрагивают и признаки, связанные с особенностями водного режима растения: плотность мелких жилок, частота устьиц, толщина кутикулы и др.

Адаптации к режиму газообмена

Газообмен тканей листа растения происходит только путем *диффузии*. Поэтому доступность газов растению определяется: (1) общим содержанием газов в среде, (2) скоростью диффузии их в этой среде, (3) сопротивляемостью диффузии структур самого растения, находящихся на пути молекул газа от внешней среды к хлоропластам.

Листья **погруженных гидрофитов** поглощают углекислый газ всей поверхностью листьев. В водной среде молекулы CO₂ диффундируют в 10,000 раз медленнее, чем в воздухе. Низкая скорость диффузии лимитирует интенсивность поглощения CO₂, что, в свою очередь лимитирует удельный объем фотосинтезирующей ткани в листьях. Поэтому у погруженных листьев гидрофитов очень низкое отношение объема фотосинте-

зирующей ткани к площади поверхности листа. Достигается это либо *малой толщиной* пластинок, либо *рассечением ее на нитевидные доли*.

У гидрофитов, погруженные листья которых довольно толстые, основной объем листа занимают огромные *межклетники, заполненные воздухом*. По этим межклетникам газы диффундируют со скоростью в 10,000 раз большей, нежели в водной среде. У погруженных гидрофитов по системе воздухоносных ходов в листьях передается кислород от клеток мезофилла к тканям других, нефотосинтезирующих органов, являющихся его потребителями. Напротив, углекислый газ, выделяемый тканями корней и стеблей, по системе межклетников подается к мезофиллу.

Физиологической адаптацией к низкой скорости диффузии CO₂ в воде является присущий ряду погруженных гидрофитов особый тип ассимиляции углекислого газа — САМ-метаболизм (с. 35), коррелирующий с развитием крупных вакуолей в клетках фотосинтезирующей ткани.

У наземных растений, в силу высокой скорости диффузии газов в воздухе, интенсивность газообмена ограничивается только сопротивлением диффузии структур самого листа и типами ассимиляции углекислоты.

Реально наземные растения поглощают CO₂ *исключительно через устьица*, число которых, таким образом, определяет максимально возможную интенсивность поглощения углекислого газа листом. Движущей силой диффузии углекислого газа по листу является *разность его концентраций* между областью устьиц и областью клеток мезофилла, создаваемая за счет поглощения поступающего туда CO₂.

В 60-х годах австралийскими исследователями **Хэтчем и Слэком** был открыт другой путь ассимиляции углекислого газа. Они показали, что растения с этим типом фотосинтеза гораздо эффективнее (в 500–1000 раз) связывают CO₂, чем C₃-растения. Это делает фотодыхание *практически незаметным*. Такой тип фотосинтеза был назван путем **Хэтча-Слэка** или **C₄-типом** фотосинтеза, поскольку первыми продуктами такого пути, как было выяснено, являются не трехуглеродные, а *четыреуглеродные кислоты — яблочная (малат), цавелевоуксусная (оксалоацетат) и аспарагиновая (аспартат)*. Это путь, связанный с транспортовкой CO₂ из клеток мезофилла в клетки обкладки проводящего пучка. С этим связано специфическое анатомическое строение листьев C₄-растений: все проводящие пучки у них окружены двойным слоем клеток. Хлоропласты клеток внутреннего слоя — обкладки проводящего пучка — отличаются по форме от хлоропластов в клетках мезофилла, из которых состоит наружный слой. Эти клетки окружают проводящий пучок как бы «венцом» (нем. корень *kranz*), поэтому такое строение листа назвали **кранц-анатомией** листа.

CO₂ фиксируется в цитоплазме клеток мезофилла трехатомным *фосфоенолпируватом (ФЕП)*, а не рибулозобисфосфатом, а вместо RuBisCO катализирует эту реакцию *ФЕП-карбоксилаза*. Этот фермент имеет много преимуществ перед RuBisCO: он лучше связывается с CO₂ и **не взаимодействует с кислородом**, а, следовательно, *не участвует в фотодыхании*. Образующийся *оксалоацетат* превращается в *малат или аспартат*. Через плазмодесмы в клеточных стенках малат переходит в клетки *обкладки проводящих пучков*, где в хлоропластах используется для образования CO₂, водорода и пирувата. Пируват возвращается в клетки мезофилла и используется там для регенерации ФЕП. Затем CO₂ повторно фиксируется RuBisCO в обычном C₃-пути.

Для некоторых растений характерно не пространственное (как у C₄-растений), а *временное разделение процессов акцепции и ассимиляции углекислого газа*. В темное время суток у таких видов в пластидах клеток мезофилла происходит поглощение CO₂

и синтез малата (и некоторых других кислот). Эти кислоты депонируются в вакуолях тех же клеток, следствием чего является повышение кислотности (концентрации ионов H^+) клеточного сока ночью. Днем, на свету, малат вновь возвращается в пластиды, где из него выделяется CO_2 , происходит регенерация ФЕП и ассимиляция углекислого газа RuBisCO.

Растения, для которых характерен такой путь, получили название «САМ-растения» от аббревиатуры выражения *crassulacean acid metabolism*, ибо первоначально этот тип ассимиляции углерода был обнаружен у представителей семейства Толстянковых (*Crassulaceae*), а его характернейшей чертой является периодическое накопление кислот в клетках мезофилла.

Вследствие того, что САМ-растениям присуще депонирование кислот в вакуолях клеток мезофилла, они обычно имеют очень крупные, подчас даже гигантские сильно вакуолизированные клетки мезофилла. К числу САМ-растений относятся настоящие суккуленты, многие эпифиты и некоторые гидрофиты.

Адаптации к водному режиму

Поддержание водного баланса тканями листа необходимо не только для их нормальной жизнедеятельности, но и для осуществления основной функции листа — ассимиляции углерода. Поддержание такого баланса обеспечивают многие приспособления, среди которых важное место занимают особенности анатомической структуры листа.

Гидрофиты поддерживают водный баланс путем непосредственного поглощения и выделения воды во внешнюю среду либо всей поверхностью, либо специализированными структурами — **гидропотоми**. Казалось бы существование в водной среде снимает проблемы водного обмена растений, но на самом деле водная среда оказывается «агрессивной» по отношению к растительному организму. Состав и содержание растворенных веществ во внешней среде существенно отличается от внутриклеточной среды. Поэтому, живущее в воде растение, с одной стороны сопротивляется диффузии в свое тело ненужных веществ, а с другой стороны — вымыванию во внешнюю среду нужных растению веществ. В основном эти процессы обеспечиваются специализированными *ионными каналами* в плазмалемме и не отражаются существенно на анатомическом строении листьев гидрофитов. Из анатомических приспособлений можно указать лишь наличие *тонкой кутикулы* на листьях.

Листья наземных растений получают воду из стеблей и теряют ее в ходе испарения (**транспирации**) и фотосинтеза. Испарение воды происходит двумя путями: через устьица или непосредственно всей поверхностью листа. Соответственно различают *кутикулярную* и *устьичную* транспирации.

Кутикулярная транспирация незначительна и определяется толщиной и плотностью кутикулы. Растение не способно регулировать кутикулярную транспирацию.

Интенсивность устьичной транспирации зависит от числа и степени открытости устьиц и существенно различается в разные моменты времени. Регулируется открыванием или закрыванием устьиц. В целом устьичная транспирация во много раз превышает кутикулярную.

Движущей силой транспирации является разность концентраций водяного пара в межклетниках листа и прилегающего к листовой пластинке слоя воздуха. Поэтому чем стабильнее и толще прилегающий к листу микрослой воздуха, тем ниже интенсивность транспирации. Выделение капель воды называется (*гуттация*). Она развивается на ба-

зе *трихом* (**гидропоты**) или представляет собой комплекс *видоизмененных устьиц* с прилегающими тканями (от простых «водяных устьиц» до сложных **гидатод**).

Чаще растения вынуждены приспосабливаться не к избытку, а к недостатку воды. В зависимости от характера *водного дефицита*, растения выработали разные компенсаторные приспособления.

Суточный дефицит воды

Суточный дефицит воды испытывается практически всеми растениями в послеполуденные часы ясных солнечных дней. Растения борются с ним не увеличением подачи воды в листья, а путем *снижения транспирации*. Вследствие этого листья наземных растений часто имеют более **ксероморфное** строение, чем можно было бы ожидать исходя из условий обитания.

Сезонный дефицит воды в период анабиоза

В период анабиоза растения испытывают водный дефицит т.к. продолжают терять воду в ходе транспирации, но не получают ее из субстрата. При анабиозе фотосинтез и дыхание крайне замедлены и необходимость в открывании устьиц минимальна, поэтому основные водопотери обусловлены кутикулярной транспирацией; тогда как в период вегетации такие растения обычно не испытывают серьезного дефицита воды. Чтобы снизить транспирацию во время анабиоза, растения сбрасывают листья — так возникает **листопад**. В результате структурные адаптации листьев растений этой группы связаны со *снижением кутикулярной транспирации* и слабо выражаются в анатомическом строении листьев.

Сезонный дефицит воды в период вегетации

Такой дефицит обусловлен либо недостатком воды в субстрате, либо ограниченными возможностями растения поглощать воду. Основные потери воды в этом виде дефицита происходят в результате *устьичной транспирации*. У C_3 -растений на синтез 1 г углеводов расходуется от 500 до 1000 г воды.

Главные пути борьбы с этими потерями следующие:

- Увеличение *эффективности связывания* углекислоты — меньшее время открывания устьиц (C_4 -растения).
- *Временное разделение* процессов акцепции CO_2 и его ассимиляции САМ-растения.
- Увеличение объема и стабильности микрослоя воздуха, прилегающего к устьицам. Достигается созданием *густого опушения*. Иногда локальное опушение вокруг погруженных устьиц создает так называемые **крипты** светоотражающего покрова, снижающего нагрев и, соответственно, транспирацию.
- Увеличение водоудерживающих свойств клеток. Это достигается двумя путями:

– за счет упругой деформации клеточных стенок.

Этот способ реализуют склерофиты. Состоит он в том, что клеточные стенки обводнены и, испаряя воду со своей внешней стороны, отсасывают ее из

клетки. Объем клеток уменьшается, но, благодаря обводненности и гибкости клеточных стенок, плазмолиз не наступает, а клеточная стенка упруго деформируется, втягиваясь в клетку и создавая своим сопротивлением дополнительную сосущую силу.

— за счет накопления в клетке связывающих воду веществ.

Второй способ в какой-то мере реализуют все ксерофиты, создавая повышенную концентрацию низкомолекулярных соединений в клеточном соке и повышая сосущую силу за счет увеличения осмотического давления.

В чистом виде последний способ реализуют растения, использующие *нерастворимые гидрофильные слизи*, удерживающие молекулы воды между своими гигантскими молекулами. Благодаря этому, такие растения накапливают в листьях (или стеблях) много воды, придавая им «мясистость». Эти виды получили название **листных суккулентов** (лат. *succulentus* — сочный). Большинство листовых суккулентов ассимилирует углерод по САМ-типу метаболизма, некоторые — по С₄-типу.

Смена и расширение функций листа

Основные конструктивные особенности листа связаны с функцией фотосинтеза. Но в процессе эволюции лист приобретал также другие функции, полностью или частично утрачивая основную фотосинтетическую деятельность.

Чаще всего листья брали на себя роль *защиты* апекса от механических и других воздействий внешней среды, преобразовываясь в **катафиллы**. При этом у одних растений функция фотосинтеза такими листьями утрачивалась, а у других роль катафилла играли *нормальные первые листья* на побеге, молодые и не вполне развившиеся.

Развитие листа (или его частей, например, прилистников) в **колючки** обусловило *полную утрату фотосинтетической деятельности*, поскольку оно сопряжено с кардинальным изменением симметрии и глубокими гистологическими преобразованиями.

Иногда листья становятся *хранилищем запасных веществ* и эта функция может стать основной (пример — **луковичные чешуи**).

В других случаях лист служит для *поддержания растения в пространстве*: у водных растений снижается удельный вес листьев из-за *воздухоносных полостей* и листья используются как поплавки (при этом основная функция не теряется); у наземных — осуществляется *подвешивание* своего тела на видоизмененных листьях — **усиках**.

Растения (покрытосеменные), живущие в условиях *дефицита азота* в почве, приспособились усваивать азот из животной пищи. Это привело к видоизменению листьев в специальные *ловчие структуры*: железистые образования на листьях, обеспечивающие секрецию клейких слизей и пищеварительных ферментов.

Некоторые растения поглощают с помощью листьев конденсированную влагу.

Обычно черешок листа функционирует как опорный для листа орган. Но в ряде случаев, при смене функций самого листа, черешок берет на себя функцию фотосинтеза, уподобляясь пластинке и превращаясь в **филлодий**.

Листопад

Большинство растений, имеющих листья, способны к листопаду. Другие варианты: гибель растения вместе со всеми листьями (как у эфемеров) или веткопад (как у хвойных из семейства Таксодиевые) встречаются довольно редко. Если листья опадают нерегулярно, то растение называется **вечнозеленым**. Если листья опадают регулярно, то возможны два варианта:

- 1) **Зимнезеленые** растения, то есть имеющие всю (или большую часть) зеленой листвы весь неблагоприятный сезон. Зимнезеленые растения, как правило, имеют весенний листопад.
- 2) **Летнезеленые** растения, то есть имеющие зеленую листву только в благоприятный сезон. У этих растений две формы листопада:
 - а) Весенний листопад — встречается редко, например, у так называемого зимнего дуба и литсеи.
 - б) Осенний листопад — наиболее частый вариант.

Глава 7

Строение побега, ветвление и листорасположение

Побег — это элемент вегетативной побеговой системы растения, состоящий, как правило, из стебля и листьев. Функции побега сводятся в основном к функциям составляющих его частей. Кроме того, существуют побеги, в целом специализированные на выполнении каких-либо специальных функций, например, функции вегетативного размножения.

Общее строение побега

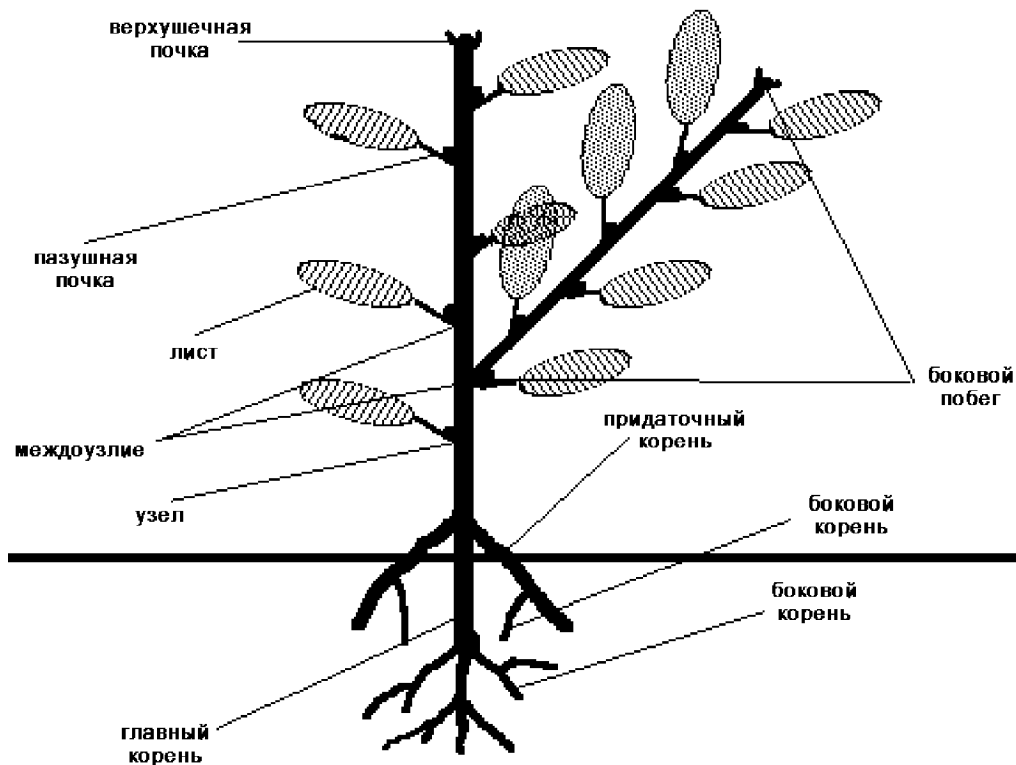


Рис. 7.1. Основные части побега

Ветвление

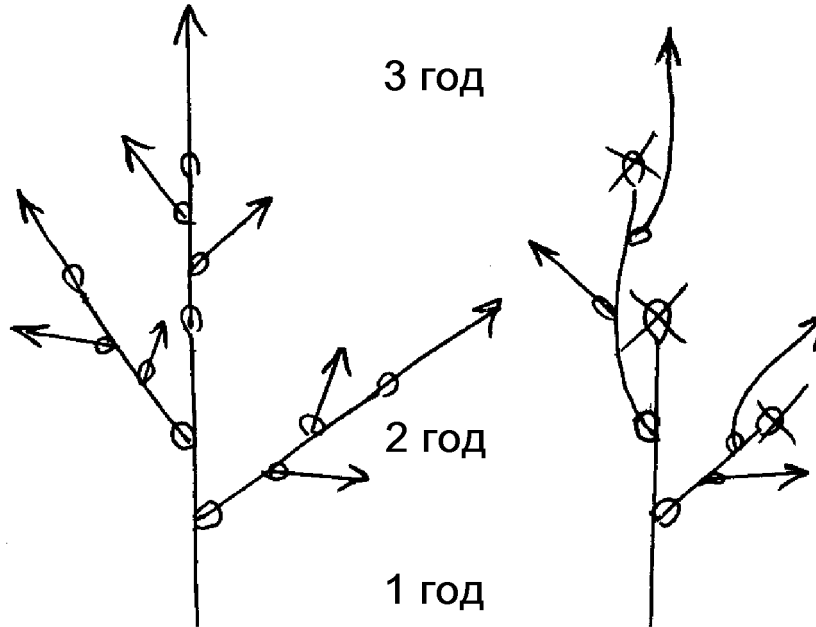


Рис. 7.2. Моноподальное (слева) и симподальное ветвление

Кроме этого, ветвление бывает также акротонным и базитонным, а побеги — поли-, ди- и моноциклическими.

Листорасположение

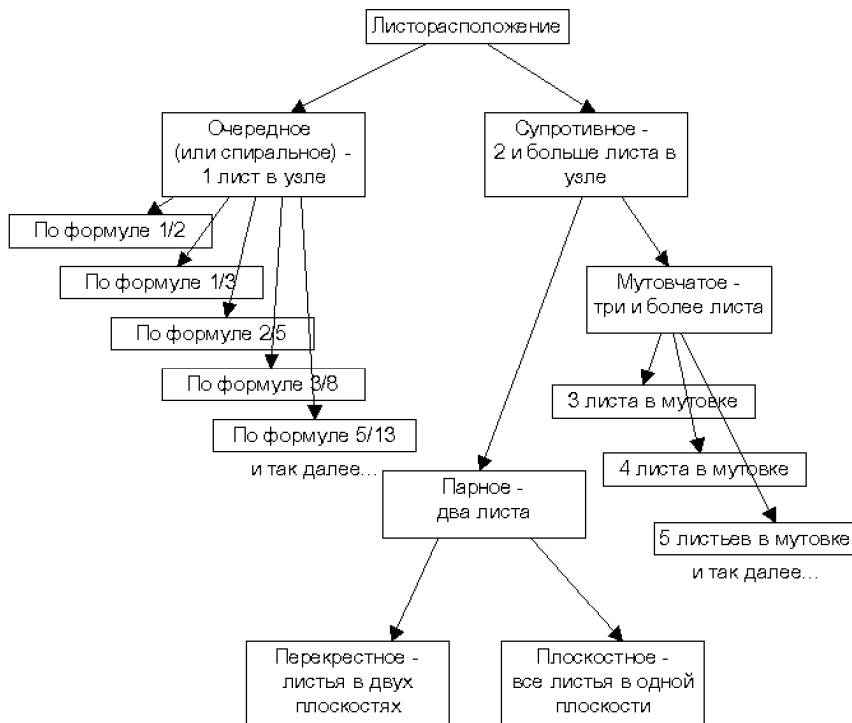


Рис. 7.3. Классификация листорасположения

Спиральное (или очередное) листорасположение всегда характеризуется определенной формулой. Эту формулу нетрудно рассчитать по более или менее длинной ветке. Для этого надо посчитать количество почек, расположенных вверх от данной до такой, которая находится в точности над данной (занимает такое же положение). Первую (данную) почку при этом считают, а последнюю нет. Таким образом мы получим знаменатель формулы.

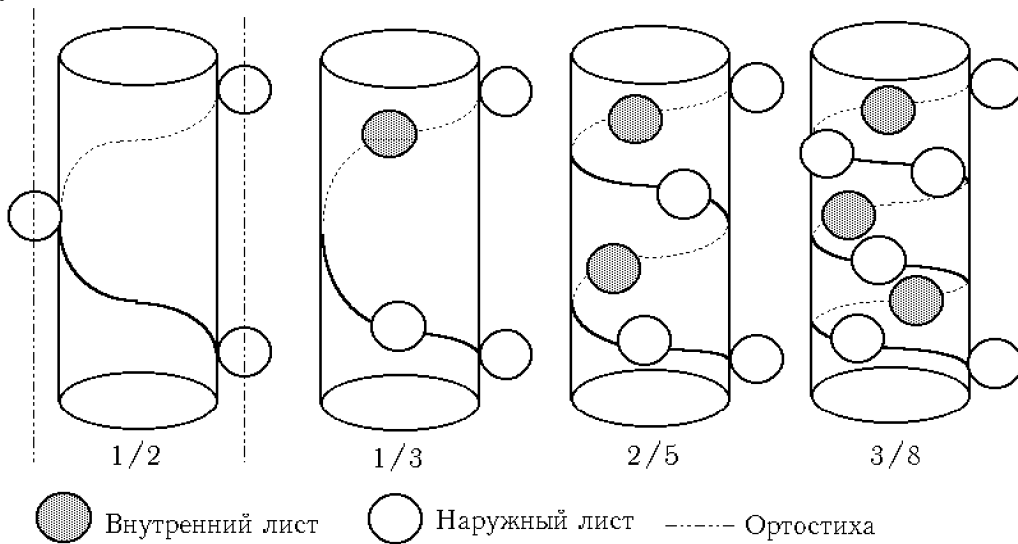


Рис. 7.4. Закономерности спирального листорасположения

Числитель формулы можно получить двумя способами:

- 1) Посчитать количество оборотов воображаемой спирали («листовой спирали»), которая связывает между собой все последовательно идущие почки от данной до такой, которая находится в точности над данной.
- 2) Поскольку формулы листорасположения представляют собой один из вариантов чисел Фибоначчи, можно, на основании значения знаменателя, предсказать числитель. В ряду Фибоначчи каждое последующее число представляет собой сумму двух предыдущих (это относится как к числителю, так и к знаменателю):

$$\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{2}{5}, \frac{3}{8}, \dots$$

К сожалению, листорасположение, как и большинство других признаков растения, подвержено изменчивости.

Глава 8

Жизненные формы и архитектурные модели

Классификация Раункиера



1 — фанерофиты (1a — тополь, 1b — ольха); 2 — хамефиты (2a — брусника, 2b — черника, 2c — барвинок); 3 — гемикриптофиты (3a — одуванчик, 3b — лютик, 3c — кустовой злак, 3r — вербейник обыкновенный); 4 — геофиты (4a — ветреница, корневищное растение, 4b — тюльпан, луковичное растение); 5 — терофиты (5a — мак-самосейка). Вверху черным показаны зимующие почки возобновления (пунктиром — уровень их расположения); внизу — соотношения отмирающих и перезимовывающих частей (черным — остающиеся, белым — отмирающие на зиму)

Рис. 8.1. Классификация жизненных форм растений по Раункиеру

Классификация Раункиера введена для описания флор в географии растений и осно-

вывається на расплоджені почек в неблагоприятний сезон:

Фанерофиты — почки высоко (деревья);

Хамефиты — почки на высоте 20–30 см (кустарнички и пр.);

Гемикриптофиты — почки на уровне подстилки (многолетние травы с розетками или без);

Криптофиты — геофиты с подземными побегами и гидрофиты с почками, зимующими под водой;

Терофиты — однолетники.

Архитектурные модели по Алле, Олдеману и Серебряковой

Классификация жизненных форм на основании характера роста побегов по Алле и Олдеману (архитектурные модели) введена на основании изучения разнообразия форм роста тропических деревьев. Для травянистых растений умеренных широт аналогичная классификация предложена Серебряковой (см. рисунок).

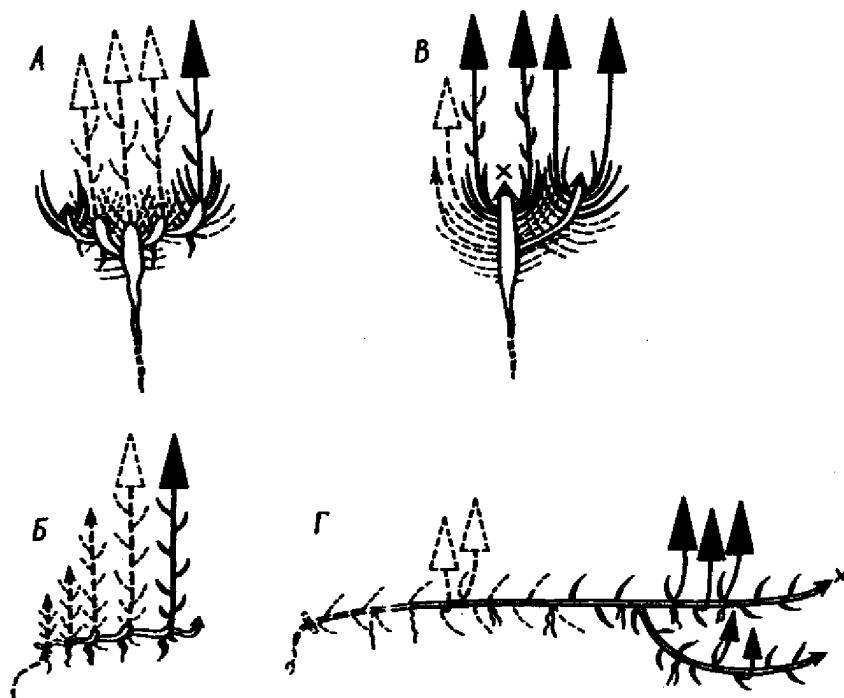


Рис. 8.2. Архитектурные модели трав по Серебряковой

1) Архитектурные модели трав:

Полурозеточная симподиальная (А) — у лютика кашубского, безвременника;

Длиннопобеговая симподиальная (Б) — у сочевичника, грушанок, живучки, ландыша;

Розеточная моноподиальная (В) — у земляники, подорожников, гравилата;
Длиннопобеговая моноподиальная (Г): закрытая у однолетников типа ноготков, открытая у вероники лекарственной.

2) Архитектурные модели деревьев:

Моноаксиальные деревья : деревья с одной видимой осью — модели Голтама (монокарпики, то есть растения, цветущие раз в жизни) — агава и т.п., и Корнера — многие пальмы, папайя, женские экземпляры цикаса; псевдомоноаксиальные деревья (модель Чемберлена) — саговники, кордилина, нандина;

Базитонические деревья : деревья, ветвящиеся в основании, до некоторой степени соответствуют симподиальным длинопобеговым травам — модели Томлисона без ствола и ветвей (банан) и Мак-Клюра со стволом и ветвями (бамбуки, сахалинская гречиха);

Дихотомические деревья : деревья, ствол которых ветвится надвое — модель Шоута с настоящей дихотомией, без верхушечной почки (пальмы Нура и Нураене, юкки) и модель Левенберга с ложной дихотомией, т.е. с отмирающей верхушечной почкой (омела, кизил, аукуба, сирень);

Модульные деревья : деревья, в кроне которых повторяется один и тот же элемент — модуль, обязательно включающий ФЕ: две модели симподиальным ветвлением — Корибы (катальпа, айлант) и Прево (кордия); и две с моноподиальным — Фагерлинда (магнолия, эриоботрия) и Пти (хлопчатник);

Ярусные деревья : модель Нозерана (какао) с симподиальным стволом; модель Обревилля со плагиотропностью (горизонтальным ростом) за счет наложения ветвей (терминалия), Массарта с настоящей плагиотропностью (ель, араукария, крушина, падуб), Кука с листовидными ветвями (глохидион, зизифус) и Ру с неритмичным ростом (кофе);

Пирамидальные деревья исключительно с ортотропными (растущими вверх) осями: модели Скаррона (ритмичные, то есть регулярно ветвящиеся, симподии — рододендрон, конский каштан), Стоуна (неритмичные, нерегулярно ветвящиеся, симподии — панданусы), Рау (ритмичные моноподии — сосна, клен, дуб, ясень) и Аттимса (неритмичные моноподии — ольха, береза);

Плакучие деревья только со смешанными (орто- и плагиотропными одновременно) осями: модели Манжено с «от рождения» сначала ортотропными, потом плагиотропными осями (черника), Шампанье со сгибающимися (делающимися из ортотропных — плагиотропными осями) под действием силы тяжести осями (бузина, лагерстремия, роза, малина) и Тролля со сначала плагиотропными, а после опадения листьев — ортотропными осями (бук, альбиция, липа, вяз).

Другие классификации

Существует множество других классификаций жизненных форм растений. Например, можно распределить все жизненные формы на основании сочетаний трех основных факторов:

Ксилomorphicность — возможность образовывать механические и другие ткани, обеспечивающие устойчивость конструкции;

Аксиальность — расположение тела в пространстве, причем максимальная аксиальность будет у растительного тела, наиболее близкого по форме к вертикальной колонне;

Толерантность — возможность обеспечивать сколь-нибудь длительное существование тела в определенных условиях внешней среды.

В этой классификации очень легко представить переходы между классами — например, переход от деревьев к кустарникам происходит всего лишь за счет снижения толерантности, в результате чего ствол не живет дольше нескольких лет и образуются крупная маловозрастных стволов. Переход от деревьев к лианам происходит за счет снижения ксилomorphicности и так далее.

Глава 9

Жизненные циклы растений

Основные термины, встречающиеся в описании жизненных циклов растений

Термин	Объяснение
антеридий	мужской гаметангий
антиподы	3 (часто больше) клеток внизу зародышевого мешка
архегоний	женский многоклеточный гаметангий
бипарентальное размножение	размножение с участием двух родителей
вегетативная клетка	клетка, формирующая пыльцевую трубку
вегетативное воспроизведение	воспроизведение спорофитом спорофита или гаметофитом гаметофита
воспроизведение	смена поколений
гаметангий	вместилище гамет
гаметический цикл	мейоз происходит перед образованием гамет
гаметофит	гаплоидное поколение растений, производит гаметы
гаметоспорофит	гаплоидное поколение растений, производит гаметы и споры
гамета	клетка, предназначенная для оплодотворения
гаплоид	гаплоидное поколение
гетероморфный цикл	спорический цикл с преобладанием гаметофита или спорофита
диплоид	диплоидное поколение
женский гаметофит	гаметофит, производящий только яйцеклетки (яйцеклетку)
жизненный цикл	путь от зиготы, из которой развился организм, до зиготы, причиной которой он был
зародыш	молодой спорофит внутри архегония (спорангия)

Термин	Объяснение
зародышевый мешок	женский гаметофит у цветковых растений
зигота	результат оплодотворения
зиготический цикл	мейоз происходит непосредственно в зиготе
зооспора	спора со жгутиками
изоморфный цикл	спорический цикл с одинаковыми гаметофитом и спорофитом
интегумент	оболочка семязачатка, происходит из листьев
клетка-ножка	сестринская клетка спермиев сосны
макроспора	спора, из которой вырастает женский гаметофит
материнская клетка спор	диплоидная клетка, после мейоза образующая споры
мегаспора	то же, что макроспора
мейоспора	спора, образующаяся в результате мейоза
микропиле (пыльцевход)	отверстие в семязачатке
микроспора	спора, из которой вырастает мужской гаметофит
митоспора	спора, образующаяся в результате митоза
монопарентальное размножение	размножение с участием одного родителя
мужской гаметофит	гаметофит, производящий только сперматозоиды (спермии)
нуцеллус	стенка макроспорангия
оплодотворение (сингамия)	слияние двух гаплоидных клеток
перисперм	питательная ткань для зародыша, производное нуцеллуса
пестик	замкнутый макроспорофилл (купула) с рыльцем
плод	зрелый цветок
половое воспроизведение	воспроизведение спорофита гаметофитом
полярные ядра	два ядра центральной клетки зародышевого мешка
пылинка (пыльцевое зерно)	мужской гаметофит семенных растений
пыльник	микроспорангий
пыльцевая трубка	вырост вегетативной клетки пылинки
размножение	увеличение численности особей в следующем поколении

Термин	Объяснение
разноспоровость	два типа спор: микроспоры и макроспоры
семенная чешуя	макроспорофилл хвойных
семязачаток (семяпочка)	макроспорангий с приросшими листьями у семенных растений
семя	химера из: семенной кожуры, питательной ткани (тканей) и зародыша
синангий	сросшиеся спорангии
сингамия	слияние двух гамет
синергиды	соседние с яйцеклеткой клетки зародышевого мешка
сорус	собрание несросшихся спорангиев
сперматидий	клетка, из которой образуется сперматозоид
сперматозоид	мужская (меньшая и подвижная) половая клетка
спермий	неподвижная мужская половая клетка
спора	клетка, служащая для расселения
спорангий	вместилище спор
спорический цикл	мейоз происходит перед образованием спор
споровое воспроизведение	воспроизведение гаметофита спорофитом
спорофит	диплоидное поколение растений
спорофилл	система сросшихся уплощенных осей, несущая спорангии
стрóбил	собрание спорофиллов
тетрада	четыре клетки — результат мейоза
фуникулус	ножка семязачатка
халазосперм	питательная ткань для зародыша, происходит из антипод
цветок	обоеполюый стробил покрытосеменных
центральная клетка	наибольшая клетка зародышевого мешка, в которой находятся остальные
шишка	деревянистый стробил саговников и хвойных
эндосперм	питательная ткань для зародыша, происходит из женского гаметофита
яйцеклетка	женская (бóльшая и неподвижная) половая клетка

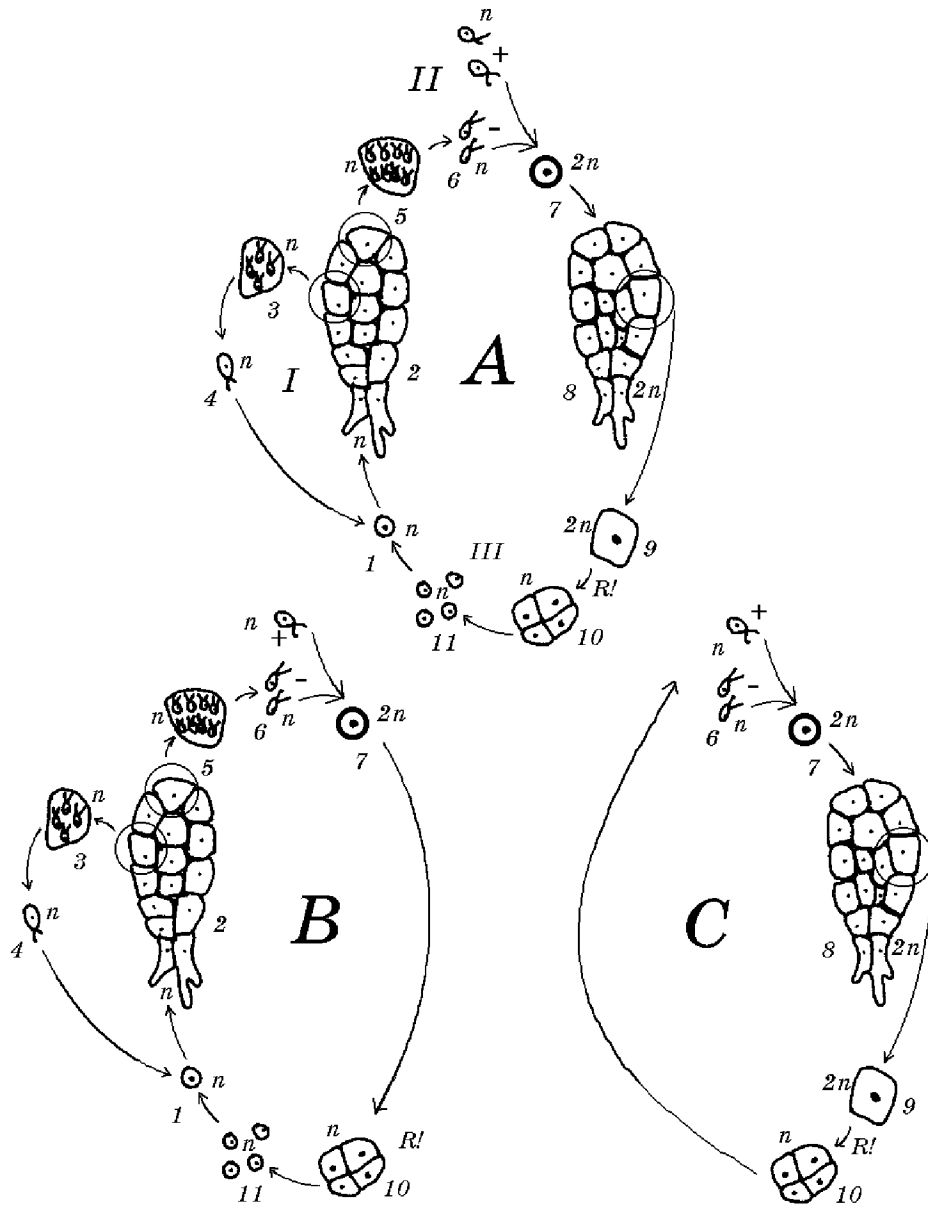


Рис. 9.1. Общий (теоретический) цикл развития. А — спорический цикл (тип *Ulva*); В — зиготический цикл (тип *Chlamidomonada*; С — гаметический цикл (тип *Fucus*). I — вегетативное воспроизведение; II — половое воспроизведение; III — бесполое воспроизведение. 1, 11 — споры; 2 — гаметофит (гаплоид); 3 — спорангий; 4 — спора (митозоспора); 5 — гаметангий; 6 — гаметы; 7 — зигота; 8 — спорофит (диплоид); 9 — материнская клетка спор; 10 — тетрада спор.

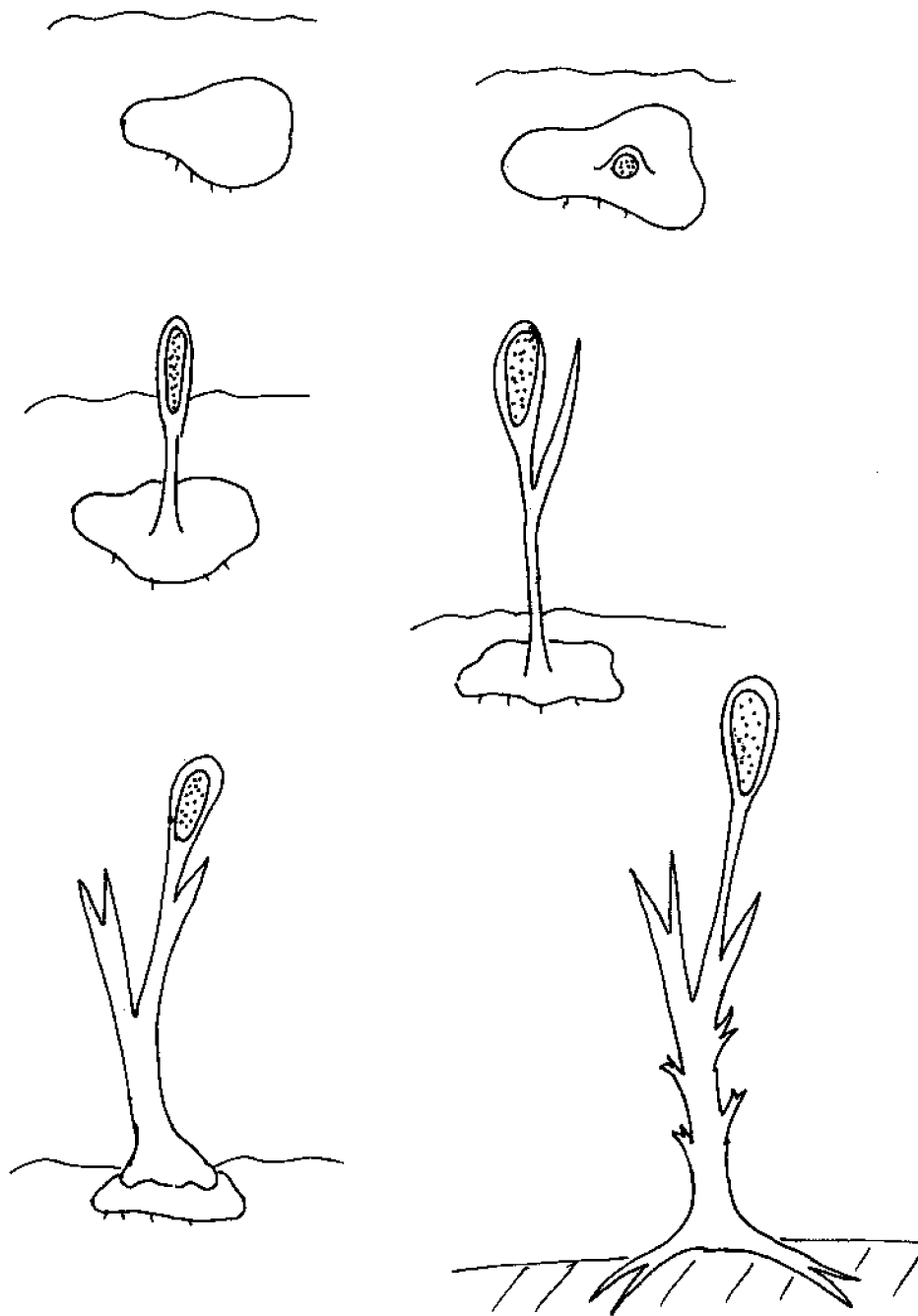


Рис. 9.2. Основные этапы становления жизненного цикла наземных растений

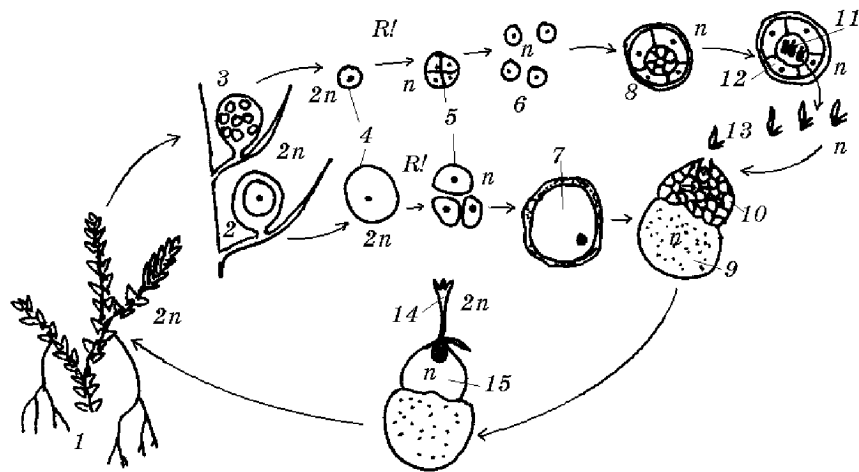


Рис. 9.3. Цикл развития разноспорового папоротникообразного (Selaginella). 1 — спорофит; 2 — макроспорангий; 3 — микроспорангий; 4 — материнские клетки спор; 5 — тетрады спор; 6 — микроспоры; 7 — макроспора; 8 — мужской гаметофит; 9 — оболочка макроспоры; 10, 15 — женский гаметофит; 11 — сперматидии; 12 — стенка антеридия; 13 — сперматозоиды; 14 — молодой спорофит.

Семя образуется тогда, когда:

- проращивание женской споры (макроспоры),
- оплодотворение и
- развитие молодого спорофита

— происходят на материнском растении.

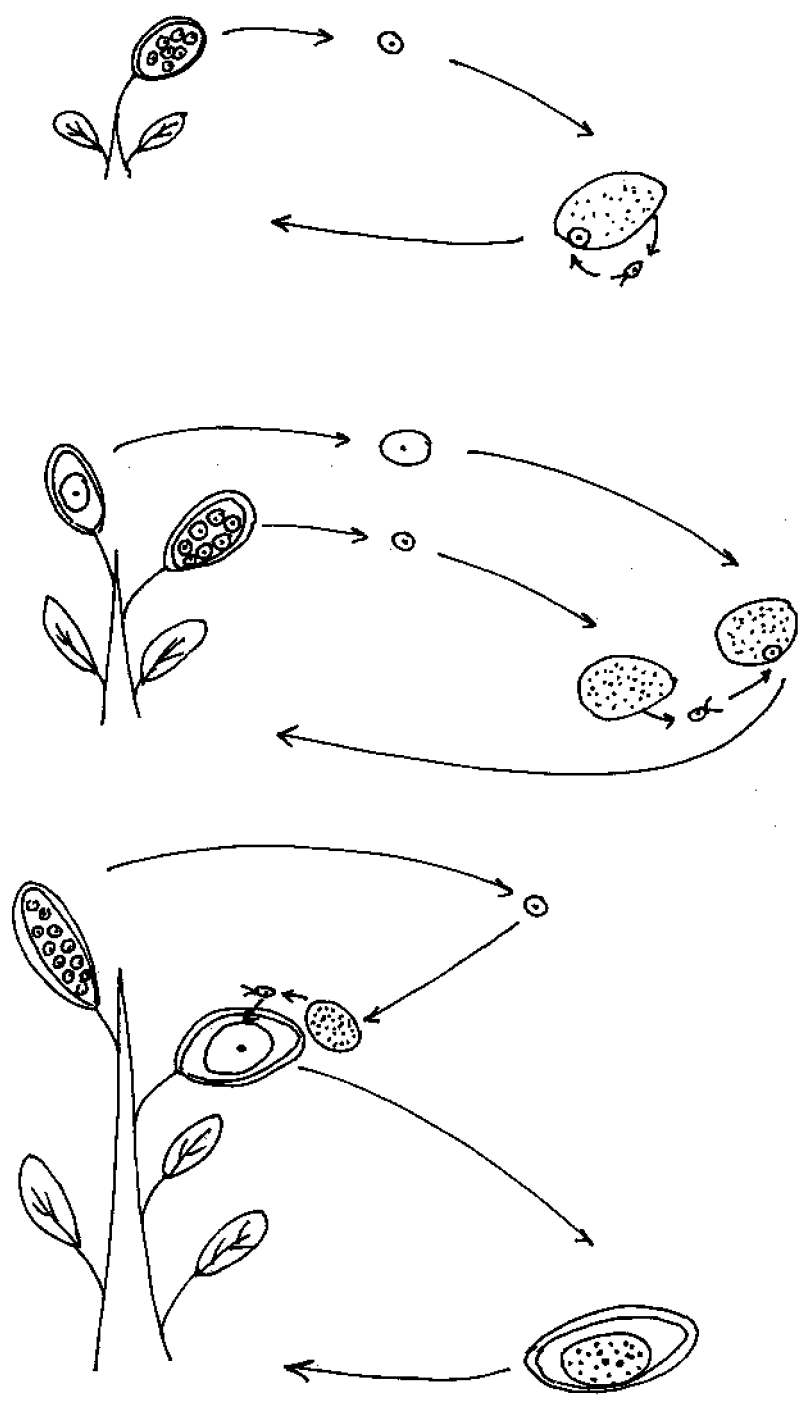


Рис. 9.4. Основные этапы становления жизненного цикла семенных растений

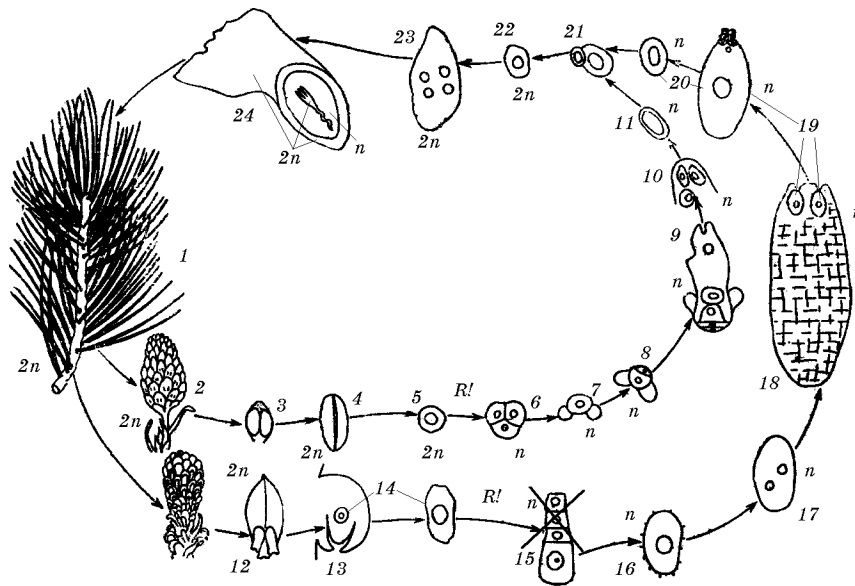


Рис. 9.5. Жизненный цикл сосны. 1 — взрослый спорофит; 2 — мужской и женский стробилы (шишки); 3 — микроспорофилл; 4 — отдельный пыльник; 5 — материнская клетка микроспор; 6 — тетрада микроспор; 7 — молодая микроспора с воздушными мешками; 8 — развитие мужского гаметофита (пылинка); 9 — проросший мужской гаметофит с пыльцевой трубкой; 10 — окончание пыльцевой трубки с 2 спермиями и клеткой-ножкой; 11 — спермий; 12 — семенная чешуя; 13 — семезачаток в разрезе; 14 — материнская клетка макроспор; 15 — тетрада макроспор; 16 — макроспора; 17 — развитие женского гаметофита; 18 — женский гаметофит (эндосперм); 19 — архегонии; 20 — яйцеклетка; 21 — оплодотворение; 22 — зигота; 23 — развитие зародыша; 24 — семя с гаплоидным эндоспермом.

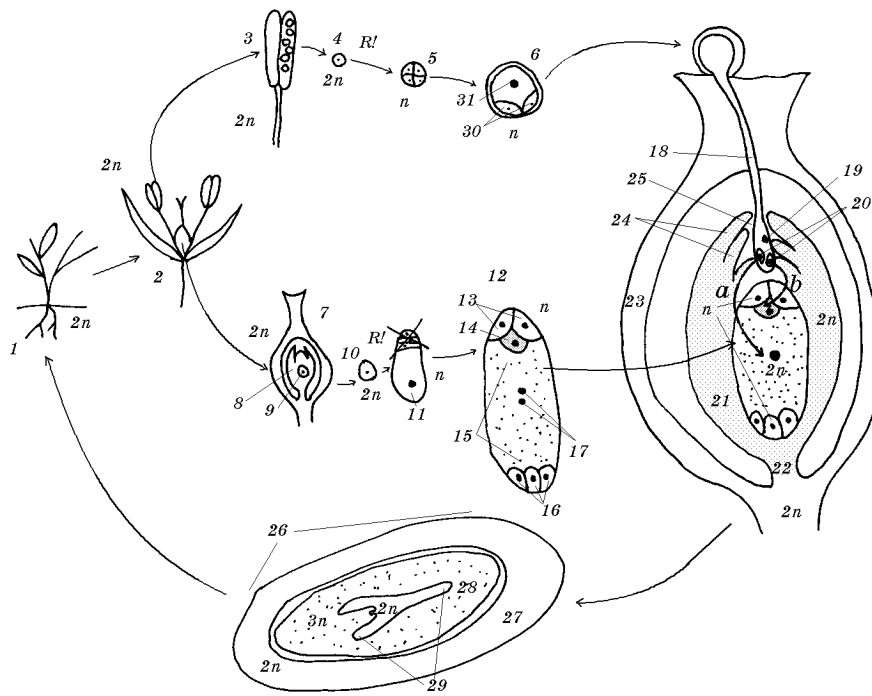


Рис. 9.6. Цикл развития цветкового растения. 1 — взрослый спорофит; 2 — цветок; 3 — пыльник (синангий из микроспорангиев); 4, 9, 10 — материнские клетки спор; 5 — тетрада микроспор; 6 — пыльцевое зерно (мужской гаметофит), 7 — пестик, 8 — семязачаток, 11 — макроспора, 12 — зародышевый мешок (женский гаметофит), 13 — синергиды, 14 — яйцеклетка, 15 — центральная клетка, 17 — полярные ядра центральной клетки, 16 — антиподы, 18 — пыльцевая трубка, 19, 31 — ядро вегетативной клетки, 20, 30 — спермии, 21 — нуцеллус, 22 — фуникулус, 23 — стенка завязи, 24 — интегументы, 25 — микропиле, 26 — плод, 27 — перикарпий, 28 — эндосперм, 29 — зародыш. а — первое оплодотворение, б — второе «оплодотворение».

Глава 10

Цветок

Цветок — компактная ФЕ семенных растений, включающая стерильную (околоцветник), мужскую (андроцей) и женскую (гинецей) зоны.

Органы цветка

Основные органы цветка: *цветоножка*, *цветоложе*, *околоцветник* [состоит из *чашелистиков* (в совокупности — *чашечка*) и *лепестков* (в совокупности — *венчик*)], *тычинки* (в совокупности — *андроцей*, состоят из *нити* и *пыльника*), *пестики* (в совокупности — *гинецей*, состоят из *завязи*, *столбика* и *рыльца*).

Общие признаки цветка: пол (различают *однополые* и *обоеполые* цветки, а также *однодомные* и *двудомные* растения), симметрия (симметричные — *актиноморфные* и несимметричные — *зигоморфные* и *асимметричные* цветки), кратность (2-, 3-, 5-членный цветок), а также махровость и наличие дополнительных структур, например, специализированных нектарников, шпорца и пр.

Завязь бывает *верхняя* и *нижняя*, а цветок соответственно — *подпестичный* и *надпестичный*. Гинецей на поперечном срезе бывает *апокарпным* (все плодолистики отдельно) и *ценокарпным*. Ценокарпный гинецей бывает, в свою очередь, *синкарпным* (семязачатки прикрепляются в углах плодолистиков), *паракарпным* (семязачатки прикрепляются к стенкам) и *лизикарпным* (семязачатки крепятся к центральной колонке).

Объяснение обозначений в формулах цветка

- * — цветок актиноморфный (правильный)
- ↑ — цветок зигоморфный (неправильный)
- ⚡ — цветок асимметричный, то есть не имеющий ни одной плоскости симметрии.

Иногда (для мелких, сильно упрощенных цветков) показатели симметрии теряют смысл и поэтому не приводятся в формуле.

- ♂ — мужской цветок (не имеющий развитого пестика)
- ♀ — женский цветок (не имеющий развитых тычинок)
- ♂♀ — обоеполюый цветок
- К — чашечка
- Н — подчашие (у Мальвовых, Розоцветных)
- Е — внешняя чашечка (у Ворсянковых)
- С — венчик
- С — стаминодии (лепестковидные тычинки)

- Р — простой околоцветник (то есть околоцветник, который нельзя разделить на чашечку и венчик)
- А — андроцей (совокупность тычинок)
- G — гинецей (совокупность пестиков и/или плодолистиков)
- $G_{(2)}$ — нижняя завязь (из двух плодолистиков) — околоцветник и тычинки прикреплены к верхушке пестика
- $G_{(5)}$ — верхняя завязь (из пяти плодолистиков) — околоцветник и тычинки прикреплены к основанию пестика
- $G_{-(3)}$ — полунижняя завязь (из трех плодолистиков) — околоцветник и тычинки прикреплены посередине пестика
- ∨ — «или»
- — вариации количества частей, например, K_{3-8} : «от 3 до 8 чашелистиков»
- () — срастание частей
- + — расположение частей в несколько кругов (мутовок)
- × — расщепление на части, а иногда (например, $A_{\infty \times 5}$) — срастание многочисленных частей в несколько пучков
- ,
- определенное различие между частями цветка (как у Бобовых: $C_{1,2,(2)}$ — парус, весла и лодочка)
- ∞ — неопределенное количество (не «бесконечность»!), т.е. количество частей больше 12, обычно варьирующее от цветка к цветку
- [] — эти скобки употребляются, чтобы ограничить группы, к которым относится «или» (то есть знак «∨»), а иногда и «+»

Типы пыльцевых зерен

Ободочка пыльцевого зерна состоит из внутренней *интины* и наружной *экзины*. В экзине обычно есть утонченные места, которые служат для выхода пыльцевой трубки — *апертуры*. Апертуры в зависимости от формы делятся на борозды и поры. Основные типы пыльцевых зерен у цветковых растений сводятся к разнообразию апертур: однопоровая и однобороздная пыльца, свойственная магнолиидам и однодольным и трехбороздная, трехпоровая, многобороздная и многопоровая пыльца, свойственная преимущественно розидам и астиридам.

Соцветия

Классификации соцветий

Наиболее распространена физиономическая классификация:

Простые (разветвлены 1 раз): кисть, колос, зонтик, головка, корзинка, початок, щиток с примерами

Сложные : метелка, двойной колос, двойной зонтик, многоярусный дихазий (картошка).

Если анализировать рост соцветий, то хорошо видна разница между закрытыми (базипетальный порядок распускания, аналогичны симподиальным побегам) и открытыми (акропетальный порядок распускания, аналогичны открытым побегам) соцветиями.

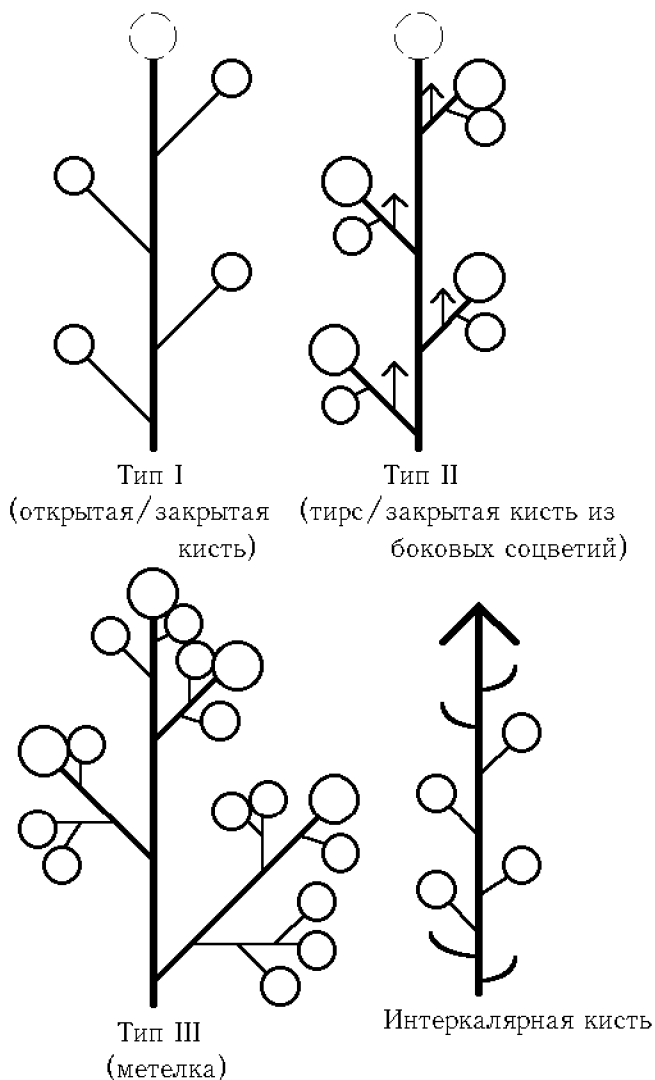


Рис. 10.1. Основные модели соцветий

К этим двум типам соцветий можно применить следующие модусы преобразования: (1) укорочение осей, (2) редукция цветков, (3) надстраивание соцветий. Так возникает структурная классификация соцветий:

Модель I Открытая/закрытая простая кисть

Производные:

- 1) простые соцветия 11 (кисть/плейохазий), 10 (колос = початок), 01 (зонтик, зонтик-головка), 00 (головка, корзинка)
- 2) сложные соцветия: разные комбинации типа 11/11 (двойная кисть), 10/10 (двойной колос), 01/01 (двойной зонтик) и пр. (в т.ч. тройные и т.д.)

Модель II Тирс (открытая/закрытая кисть из повторяющихся боковых соцветий)

Производные:

- 1) цимы (элементы тирса — происходят от сильно редуцированных или фрондозных тирсов): монохазий, дихазий; и комбинации цим: многоярусный монохазий (завиток, улитка), многоярусный дихазий, двойной ‘завиток’)
- 2) тирсы: 11 (зз, оз, зо, оо — двойная кисть), 10 (колосовидный тирс), 01 (зонтиковидный тирс); и тирсы из тирсов в разных комбинациях.

Модель III Метелка (закрытое пирамидальное соцветие)

Производное:

- 1) антела (боковые ветви поднимаются до верхушки)

Модель IV Интеркалярное соцветие

Производные:

- 1) кистевидные и тирзоидные интеркалярные соцветия.

Плоды

Трудно дать определение плода, поскольку разнообразие подобных структур очень велико. Больше всего, на наш взгляд, подходит определение Имса: «Плод — это зрелый цветок».

Классификация

Существует школьная (тривиальная) классификация плодов, по которой все плоды делятся на сухие и сочные. Но такая классификация не учитывает многих типов, в частности, так называемых сложных плодов (апокарпиев). С другой стороны, классификация плодов по типу гинецея (апокарпии, ценокарпии и т.д.) чрезмерно усложняет задачу. Хорошим компромиссом является классификация Гоби:

	А. Обыкновенные	Б. Дробные	В. Сложные
I. Коробчатые плоды	Коробочка	Регма	Многолистовка
II. Ореховидные плоды	Орех, семянка	—	Многоорешек
III. Ягодovidные плоды	Ягода, померанец	—	Многоягода
IV. Костянкovidные плоды	Костянка	—	Многokостянка

Некоторые исследователи, например, Спьют, причисляют к плодам также и соплодия, например, соплодие ананаса (в этом случае оно будет относиться к группе ягодovidных соплодий — III-Г).

Часть II
Систематика растений

Глава 11

Введение в систематику

Основные понятия систематики

Классификация — это упорядочивание объектов.

Систематика — наука о классификации биологических объектов.

Таксон — группа организмов (или таксонов), объединенная существенными сходствами.

Ранг (таксона) — мера соответствия таксонов в иерархической (сложноподчиненной) системе.

Ранги таксонов и названия таксонов различного ранга

		Пример 1	Пример 1	Пример 2
Царство	Regnum	Растения	<u>Vegetabilia</u>	Animalia
Тип	Phylum	Семенные растения	<u>Spermatophyta</u>	Chordata
Класс	Classis	Покрытосеменные	Angiospermae (<u>Magnoliopsida</u>)	Mammalia
Порядок (отряд)	Ordo	Лилейные	<u>Liliales</u>	Primates
Семейство	Familia	Лилейные	<u>Liliaceae</u>	<u>Hominidae</u>
Род	Genus	Хлорофитум	Chlorophytum	Homo
Вид	Species	Хлорофитум хохлатый	Chlorophytum comosum (Thunb.) Jacq.	Homo sapiens L.

В таблице подчеркнуты так называемые «типовые» окончания таксонов, которые употребляются только для таксонов определенного ранга.

Название вида состоит из двух слов — названия рода и видового эпитета. Сюда обычно (в более или менее научных изданиях) прибавляют сокращенное обозначение фамилии автора, впервые описавшего вид. Если вид переносится в другой род, то фамилия первоначального автора заключается в скобки, а за ней ставится фамилия автора, совершившего перемещение, например:

Название вида
 Chlorophytum comosum (Thunb.) Jacq.
Название рода Видовой эпитет Первый автор Второй автор

Сокращения в латинских названиях видов

s. l.	sensu lato	в широком смысле
s. str.	sensu stricto	в узком смысле
sp. (spp.)	species (speciei)	неопределенный вид (виды)
i. s.	incertae sedis	неопределенного положения в системе
et, &	et	и (совместное описание)
ex (in)	ex (in)	в (один автор в книге другого)
fil.	filius	сын

Глава 12

Культурные растения

Классификация культурных растений

1) Основные

- а) Зерновые (крупяные): рис, кукуруза, гречиха
- б) Бобовые: соя, фасоль, горох
- в) Крахмалоносные: картофель, батат, хлебное дерево

2) Плодоовощные

- а) Плодовые: яблоня, дыня, ананас
- б) Овощные: капуста, морковь, тыква
- в) Орехоплодные: фисташка, арахис, лещина

3) Ароматические

- а) Пряные: гвоздичное дерево, черный перец, кориандр
- б) Ароматические: чай, кофе, матэ (парагвайский чай)
- в) Наркотические: табак, кола, бетель

4) Сахаромасличные

- а) Сахароносные: сахарная свекла, сахарный тростник, клен
- б) Масличные: подсолнечник, рапс, масличная пальма

5) Технические

- а) Волокнистые: лен, конопля, рами
- б) Древесинные: сосна, черное дерево, сандаловое дерево
- в) Каучуконосные: гевея
- г) Красильные: индигофера
- д) Кормовые: люцерна, овес, клевер

6) Лекарственные

- а) Витаминсодержащие: шиповник, облепиха, черная смородина

- б) Эфиромасличные: эвкалипт, ромашка, валериана
- в) Гликозидсодержащие: ландыш, женьшень, хмель
- г) Алкалоидсодержащие: хинное дерево, беладонна, стрихнос (чилибуха)

7) Декоративные

- а) Травянистые однолетники: астра, бархатцы, фиалка трехцветная («анютины глазки»)
- б) Травянистые дву- и многолетники: пион, лилия, гладиолус
- в) Декоративные деревья и кустарники: роза, сирень, серебристая акация («мимоза»)
- г) Срезочные: зантедесхия («калла»), каттлея, гвоздика
- д) Горшечные: фикус, хлорофитум, криптомерия

Глава 13

География растений

Флористические царства Земли

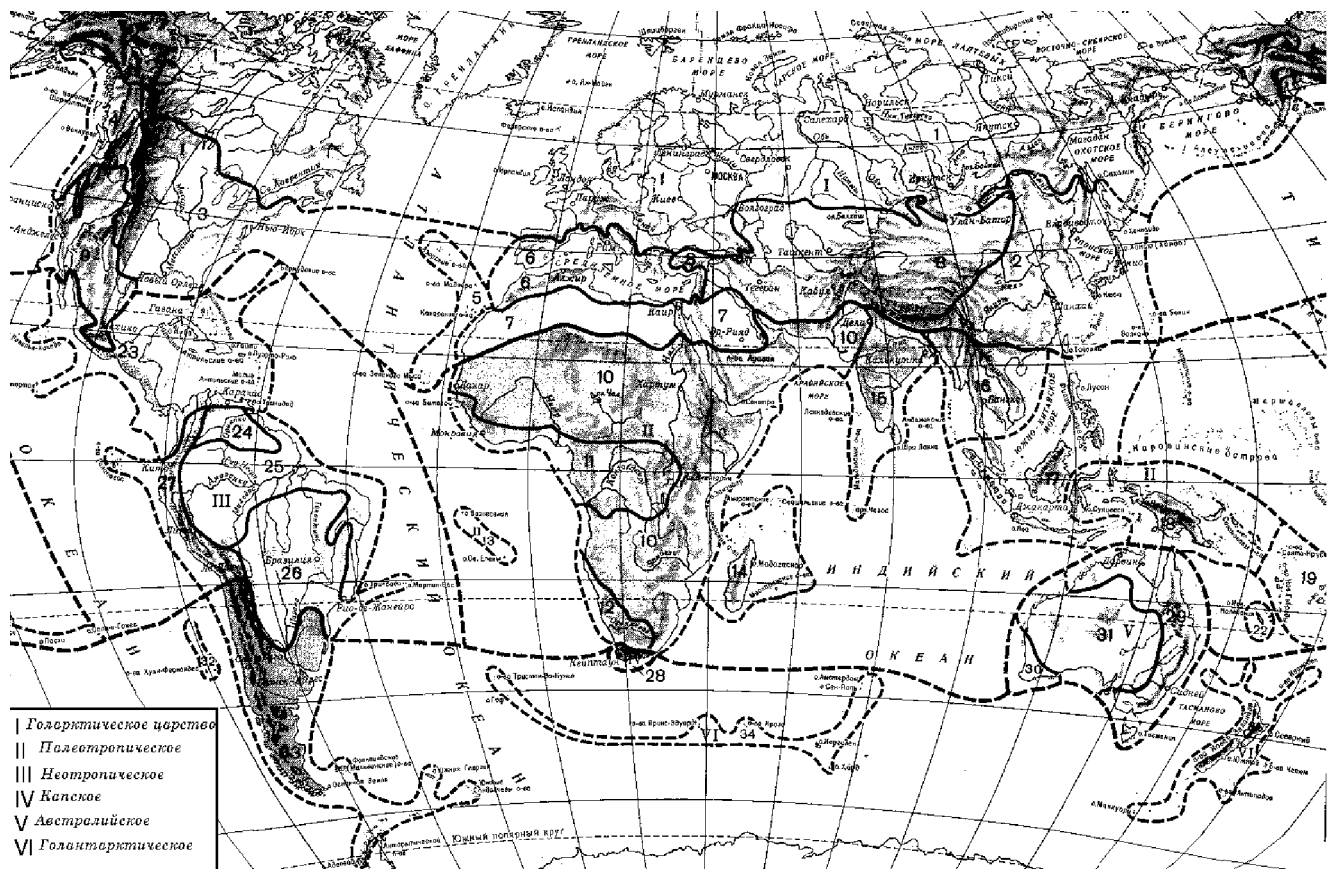


Рис. 13.1. Флористические царства и центры происхождения культурных растений.

- I. **Голарктическое.** Эндемичные семейства: Платановые, Пионовые, Адоксовые, Су-саковые и др. Преобладают семейства: Лютиковые, Буковые, Березовые, Ивовые, Крестоцветные, Бобовые, Зонтичные, Сложноцветные, Осоковые, Злаки.
- II. **Палеотропическое.** Эндемичные семейства: Непентовые, Банановые, Пандано-вые и др.

- III. **Неотропическое.** Эндемичные семейства: Кактусовые (почти), Бромелиевые (почти), Канновые, Циклантовые и др.
- IV. **Капское.** Эндемичные семейства: Геиссоломовые, Роридуловые, Бруниевые и др. Преобладают: Вересковые, Протейные, Рестиевые, Гераниевые и др.
- V. **Австралийское.** Эндемичные семейства: Австробалейевые, Билблисовые, Цефалотовые и др. Преобладают Миртовые, Протейные, Орхидные и др.
- VI. **Голантарктическое.** Эндемичные семейства: Лакторисовые, Гекторелловые и др. Преобладают семейства: Лютиковые, Камнеломковые, Норичниковые, Центролеписовые, Злаки.

Центры происхождения культурных растений по Вавилону и Жуковскому

1. Восточноазиатский (Китай, рис, чай)

- основные: рис, просо, чумиза, соя, ямс, таро
- плодоовощные: китайка, персик, вишня, хурма, кинкан, апельсин, шелковица, унаби, облепиха, редька и редис, китайская капуста
- сахаромасличные: тунг
- ароматические: чай, имбирь, бадьян, камфорный лавр
- технические: бамбук, рами, гуттаперчевое дерево
- лекарственные: женшень, лимонник, элеутерококк
- декоративные: камелия, хризантема, астра

2. Южноазиатский (Индия, сахарный тростник, огурец)

- основные: длинный рис, гречиха, хлебное дерево, саговая пальма
- плодоовощные: мандарин, помпельмус, лимон, дуриан, манго, мангустан, банан, баклажан, огурец, кокосовая пальма
- сахаромасличные: сахарная пальма, сахарный тростник, кунжут
- ароматические: черный перец, мускат, гвоздика, корица, куркума, кардамон
- технические: джут, конопля, коротковолокнистый хлопчатник
- лекарственные: раувольфия (резерпин)
- декоративные: азалия, фикус

3. Переднеазиатский (Турция, рожь, дыня)

- основные: мягкая пшеница, рожь, горох, чечевица
- плодоовощные: абрикос, алыча, виноград, айва, слива, черешня, гранат, инжир, дыня, морковь, лук, чеснок, шпинат, миндаль, грецкий орех, фисташка, мушмула, виноград

- сахаромасличные: масличный лен, нут, горчица
- ароматические: кинза, кориандр, шафран
- технические: кок-сагыз, люцерна
- лекарственные: ромашка, термопсис, эфедра, солодка
- декоративные: роза, тюльпан, гвоздика, нарцисс

4. Средиземноморский (Греция, маслина, лавр)

- основные: твердая пшеница, ячмень, овес
- плодоовощные: яблоня, груша, смородина, крыжовник, малина, ирга, репа, турнепс, брюква, свекла, спаржа, салат, капуста, артишок, каштан, рожковое дерево
- сахаромасличные: свекла, маслина, бигарадия, рапс
- ароматические: укроп, петрушка, лавр, хмель, лаванда, мак
- технические: лен, пробковый дуб, клевер, люпин
- лекарственные: беладонна, чемерица, колхикум
- декоративные: олеандр, сирень, крокус, примула

5. Эфиопский (Африканский):

- основные: сорго
- плодоовощные: арбуз, финиковая пальма
- сахаромасличные: клещевина, масличная пальма
- ароматические: кофе, кола
- технические: горлянка
- лекарственные: строфант, алоэ, каланхоэ
- декоративные: гладиолус, пеларгония, гербера, калла, бегония

6. Центральноамериканский (Мексика, кукуруза, подсолнечник)

- основные: кукуруза, фасоль, батат, топинамбур
- плодоовощные: грейпфрут, кабачки, авокадо, перец, пекан
- сахаромасличные: подсолнечник, сахарный клен
- ароматические: табак
- технические: сизаль
- лекарственные: арония
- декоративные: георгин, рудбекия, бархатцы

7. Южноамериканский (Перу, картофель, какао)

- основные: картофель, маниок, ока, уллюко, анью, квиноа

- плодовоовощные: ананас, папайя, фейхоа, тыква, арахис, томат, бразильский орех, земляника
- ароматические: кока, какао, матэ, красный перец, ваниль
- технические: гевея, длинноволокнистый хлопчатник
- лекарственные: хинное дерево, стрихнос, ипекакуана
- декоративные: канна, монстера, орхидеи

Глава 14

Покрытосеменные растения

Отличия покрытосеменных растений

Цветок — есть цветок (обоеполюый стробил, то есть обоеполюый орган размножения, представляющий собой ось, на которой располагаются органы, несущие мужские или женские спорангии). Мужскими спорангиями у покрытосеменных являются пыльники тычинок, женскими — внутренние части семезачатков (так называемый нуцеллус). Исключения: все однополые или как-то редуцированные цветки (ива, огурец и т.п.). У прочих семенных: производные от обоеполюых стробилы вельвичии (Кл. Гнетовые).

Покрытосемянность — семезачатки скрыты в завязи, защищающей их прежде всего от поедания насекомыми-опылителями. Исключения: не полностью замкнутые завязи (резеда, дегенерия, сусак, пион) и редуцированные завязи растений-паразитов (баланофора и др.). У прочих семенных: дополнительные оболочки вокруг семезачатков некоторых сосновых (тисс, эфедрa) и гнетовых (гнетум, вельвичия).

Рыльце — существует особая структура, воспринимающая пыльцу (следствие из предыдущего пункта). Рыльце играет громадную роль в отборе пыльцы (так называемая самонесовместимость). Исключения: покрытосеменные с незамкнутой завязью (см. выше) и с так называемой «рыльцевой поверхностью» (многие магнолиевые и близкие к ним таксоны, например, лимонник (Сем. Лимонниковые)). У прочих семенных — аналоги у вельвичии и многих ископаемых.

Двойное оплодотворение — из двух спермиев один оплодотворяет яйцеклетку, а другой — центральную клетку:

Первый спермий (n) + Яйцеклетка (n) = Зигота ($2n$) → Зародыш (Молодой спорофит) ($2n$)

Второй спермий (n) + Центральная клетка зародышевого мешка ($2n$) = Первичная клетка эндосперма ($3n$) → Эндосперм ($3n$)

Исключения: все орхидеи (Сем. Орхидные) и некоторые другие таксоны (например, водяной орех). У прочих семенных — тисс, эфедрa, гнетум.

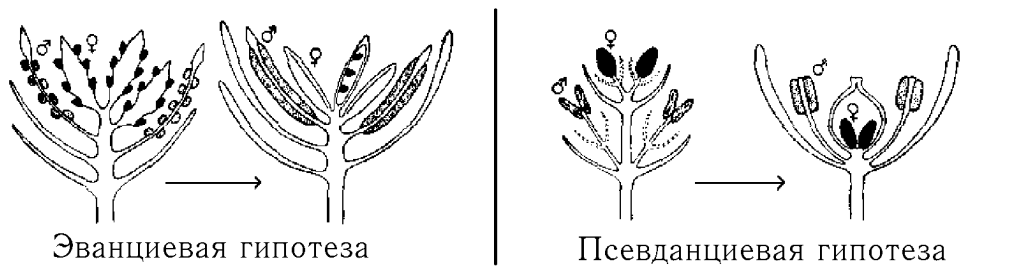
Плод — возникает плод как орган распространения семян (диссеминации). Исключения наблюдаются, когда созревшая завязь не участвует в распространении семян (многие растения со вскрывающимися плодами, например, магнолия, фиалка). У прочих семенных — дополнительные оболочки принимают участие в распространении семян тиссовых, подокарповых, эфедровых и гнетовых.

Парциальность — элементы ветвления (модули, метамеры) становятся также органами вегетативного размножения. Исключения — многие древесные покрытосеменные, в особенности пальмы. У прочих семенных не наблюдается.

Магнолииды

Теории происхождения цветка и покрытосеменных растений

1. *Псевданциевая теория* — цветок сформировался путем интеграции однополых структур (Веттштейн, Бургер).
2. *Эванциевая теория* — цветок сформировался путем укорочения исходно обоеполого репродуктивного побега (Арбер и Паркин).



Современный вариант псевданциевой гипотезы: происхождение однодольных и двудольных по Бургеру

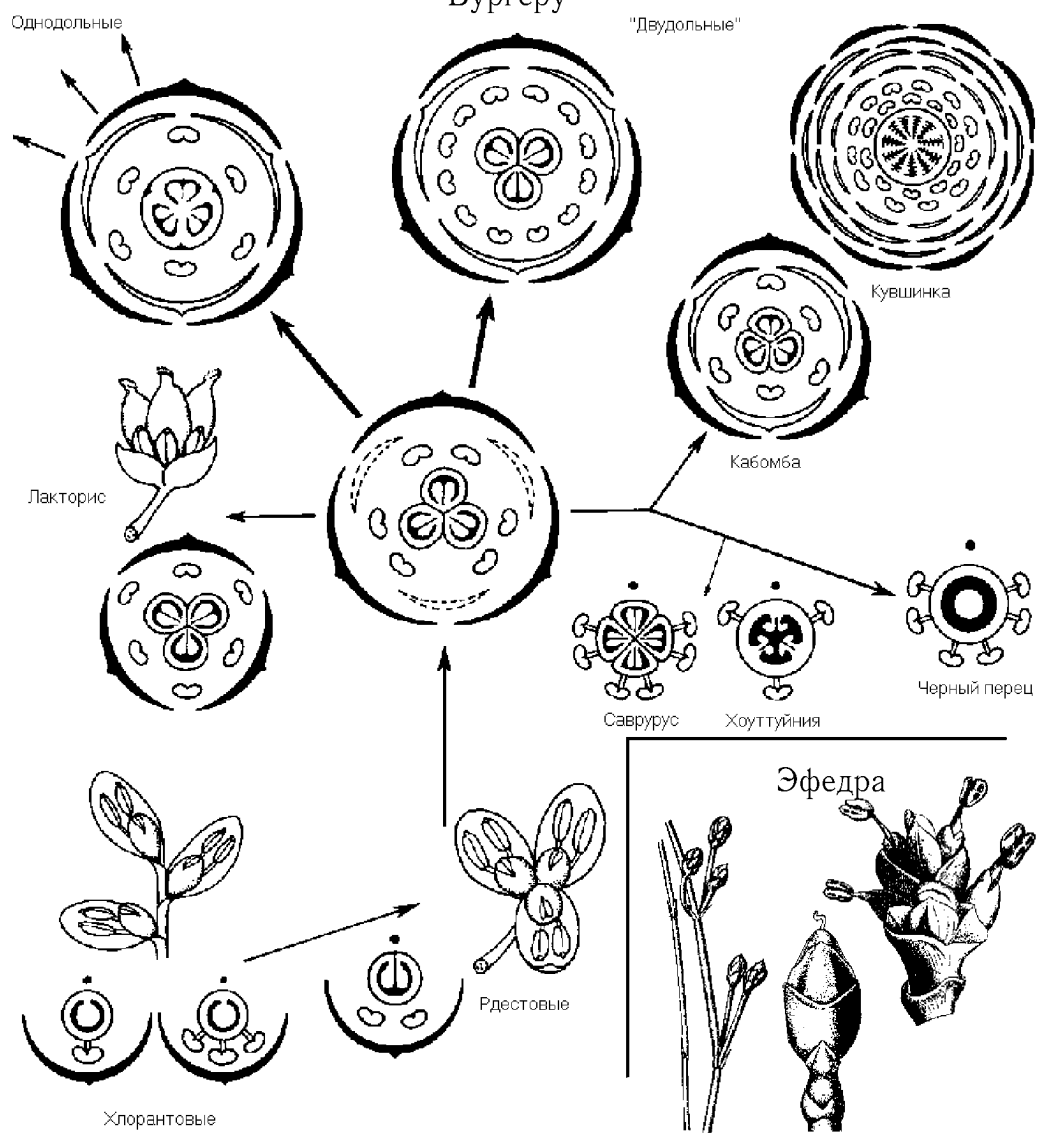


Рис. 14.1. Происхождение цветка

«Травянистая» гипотеза происхождения цветковых (Тэйлор, Красилов, Цвелев)

- наиболее древние остатки принадлежат травянистым (возможно, даже водным) покрытосеменным;
- до мелового периода травяной ярус занимали мхи и различные папоротникообразные;
- для перехода к «травянистому» образу жизни было необходимо: ускорение жизненного цикла (двойное оплодотворение и т.п.), парциализация (способность к вегетативному размножению каждого метамера), увеличение семенной продуктивности (путем развития насекомоопыления, и, как следствие, покрытосемянности).

Порядок Кувшинковые (Nymphaeales)

Общая характеристика

1. *Количество видов.* Около 80 видов, 9 родов, 3 семейства.
2. *Географическое распространение.* Широко, почти космополитически распространенные растения.
3. *Местообитания.* Неглубокие пресные водоемы.
4. *Жизненная форма.* Многолетние корневищные травы. (Роголистниковые лишены как корней, так и корневищ).
5. *Корневая система.* Придаточная или отсутствует (роголистник, у которого зато есть загадочные «якорные» побеги).
6. *Побег и стебель.* Подводное корневище и/или плавающий в воде стебель, несущий вегетативные листья и цветки. Сосуды отсутствуют. Проводящие пучки на поперечном срезе стебля расположены беспорядочно (как у однодольных).
7. *Листья.* Очередные, подводные, как правило, рассечены на доли; надводные — плавающие, цельные. У роголистника листья мутовчатые, многократно дихотомически рассеченные, покрытые кутикулой (их возможно произвести от супротивных рассеченных листьев кабомбы).
8. *Соцветия.* Цветки одиночные, пазушные.
9. *Цветок.* Цветки обоеполые или однополые, с двойным околоцветником (лепестки, возможно, произошли из тычинок). Части цветка расположены по спирали или в многочисленных кругах, число их неопределенное. Гинецей апокарпный (Кабомбовые, Роголистниковые) или синкарпный (Кувшинковые, у которых развивается даже нижняя завязь). Пыльцевые зерна с одной бороздой (как у большинства однодольных) или безапертурные.

Формула цветка Кувшинковых — $*K_{4-6}C_{\infty}A_{\infty}G_{(\infty)}$. Диаграмма цветка на рис. 14.2 (4в, 5в).

Формула цветка Роголистниковых — $*P_{12}A_{\infty} \vee *P_{8-12}G_1$

10. *Опыление*. Водой или насекомыми.
11. *Плод*. Многолистровка или орешек, оболочка плода постепенно сгнивает в воде, высвобождая семена.
12. *Семя*. Семена с очень маленьким зародышем, обильным периспермом и скудным эндоспермом (у Роголистниковых в зрелых семенах питательная ткань отсутствует).

Разнообразие

1. *Кабомбовые (Cabombaceae)* Листья диморфные. Цветки в основном 3-членные (как у однодольных — рис. 14.2 (2а–д)). Гинецей апокарпный. Тропическое семейство.
2. *Роголистниковые (Ceratophyllaceae)* Полностью отсутствуют проводящие сосуды, а также корни. Цветки пазушные, непонятно, есть ли околоцветник или только прицветники. Тычинки листоподобные. Опыление под водой (пыльца всплывает и тонет). Пестик один, плод орешек — рис. 14.2 (1а–г).
3. *Кувшинковые (Nymphaeaceae)* Листья диморфные (а у кубышки и ондины даже триморфные). У виктории (*Victoria amazonica*) плавающие листья до 2 м в диаметре и способны нести груз до 35 кг. У барклайи (*Barclaya* — рис. 14.2 (3а,б)) развивается трубка венчика. Есть все переходы от верхней (кубышка, ондинея) к полунижней (кувшинка, виктория) и далее к нижней завязи (барклайя и эвриала) (рис. 14.2 (5б–4б–3б)). Культивируется индийская кувшинка красная (*Nymphaea rubra*), корневища обыкновенной кувшинки (*Nymphaea alba*, *N. candida*) могут служить источником крахмала. Египетский лотос относится к роду Кувшинка (*N. lotus*), а не к роду Лотос (*Nelumbo*) из особого семейства¹

¹Обычно семейство Лотосовые ставят ближе к пор. Лютиковые — у лотоса апокарпный гинецей, 3-бороздная пыльца, нерезкая граница между лепестками и чашелистиками.

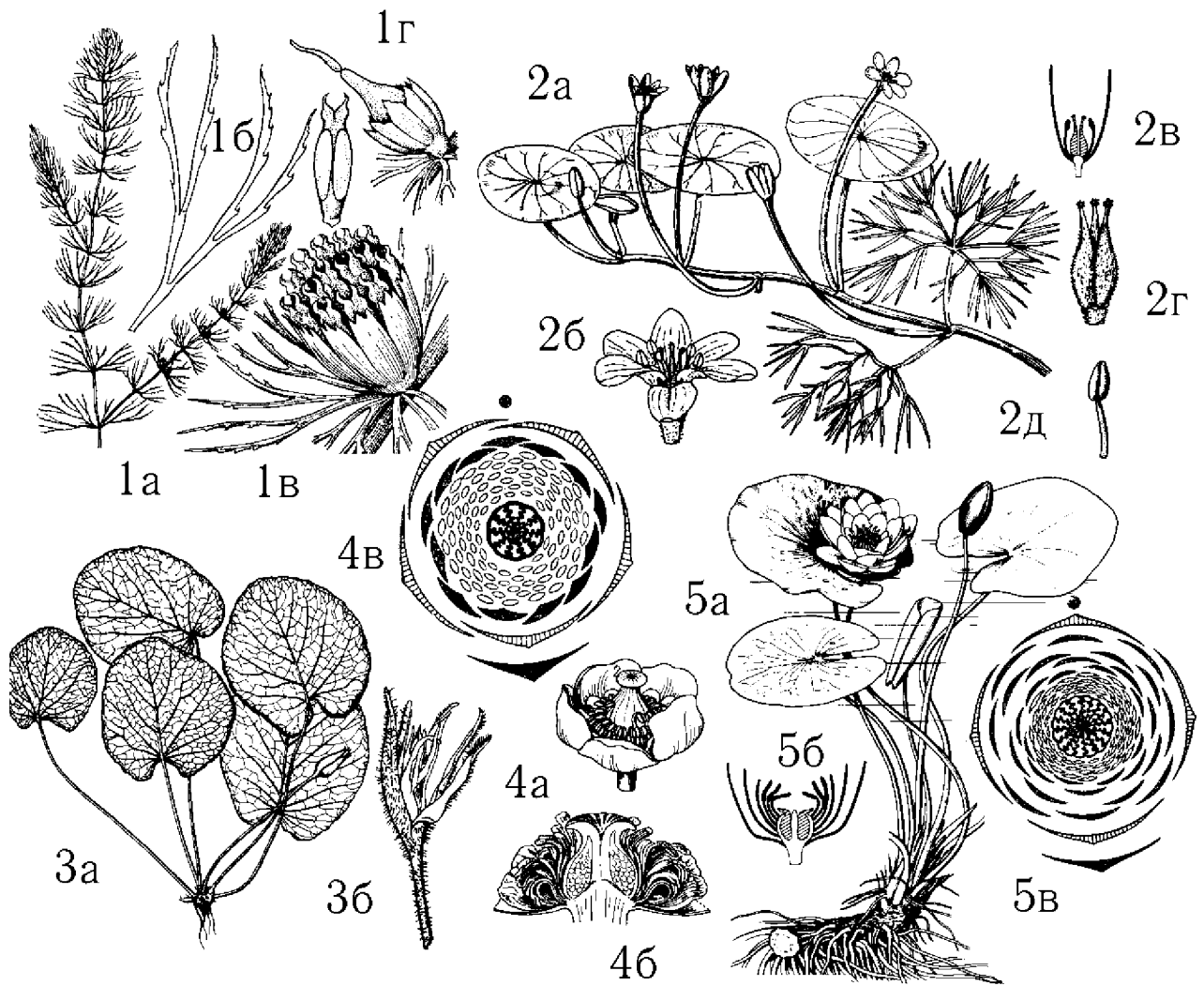


Рис. 14.2. Порядок Кувшинковые.

Порядок Лютиковые (Ranunculales)

Общая характеристика

1. *Количество видов.* Около 3000 видов, 140 родов, 8 семейств.
2. *Географическое распространение.* Растения преимущественно умеренного пояса Северного и Южного (некоторые Лютиковые) полушарий.
3. *Местообитания.* Лесные или луговые растения, часто также прибрежноводные или водные.
4. *Жизненная форма.* Небольшие деревья или кустарники (Лярдизабаловые, Барбарисовые), лианы (Луносемянниковые), но чаще многолетние или даже однолетние травы.
5. *Корневая система.* Чаще всего придаточная.
6. *Побег и стебель.* Одревесневающий или травянистый (тогда развито подземное корневище), деревья из этого порядка часто пальмовидные (рис 2(24)).
7. *Листья.* Очередные или супротивные, черешковые, с сетчатым или близким к дуговидному жилкованием (Луносемянниковые, клематис из Лютиковых).
8. *Соцветия.* Кистевидные или различного вида цимозные (плейохазии и т.п.).
9. *Цветок.* Цветки у большинства обоеполюе, 3-членные (чаще) или 5-членные. Околоцветник дифференцирован по-разному (простой, со сложной чашечкой, с нектарниками-лепестками). Тычинки в неопределенном числе, но у некоторых располагаются 2–3 кругами. Гинецей апокарпный, но у Маковых — *паракарпный* (плодолистики сростаются краями). Наблюдается тенденция к сростанию пестиков и образованию зигоморфного цветка (многие Лютиковые, Маковые).
10. *Опыление.* Преимущественно насекомыми-нектароедомы (чаще всего перепончатокрылыми), отсюда — разнообразные преобразования частей цветка.
11. *Плод.* Многоорешек, многолистовка, иногда — коробочка или ягода.
12. *Семя.* Семена с небольшим зародышем, часто 1-семядольным, и с обильным эндоспермом.

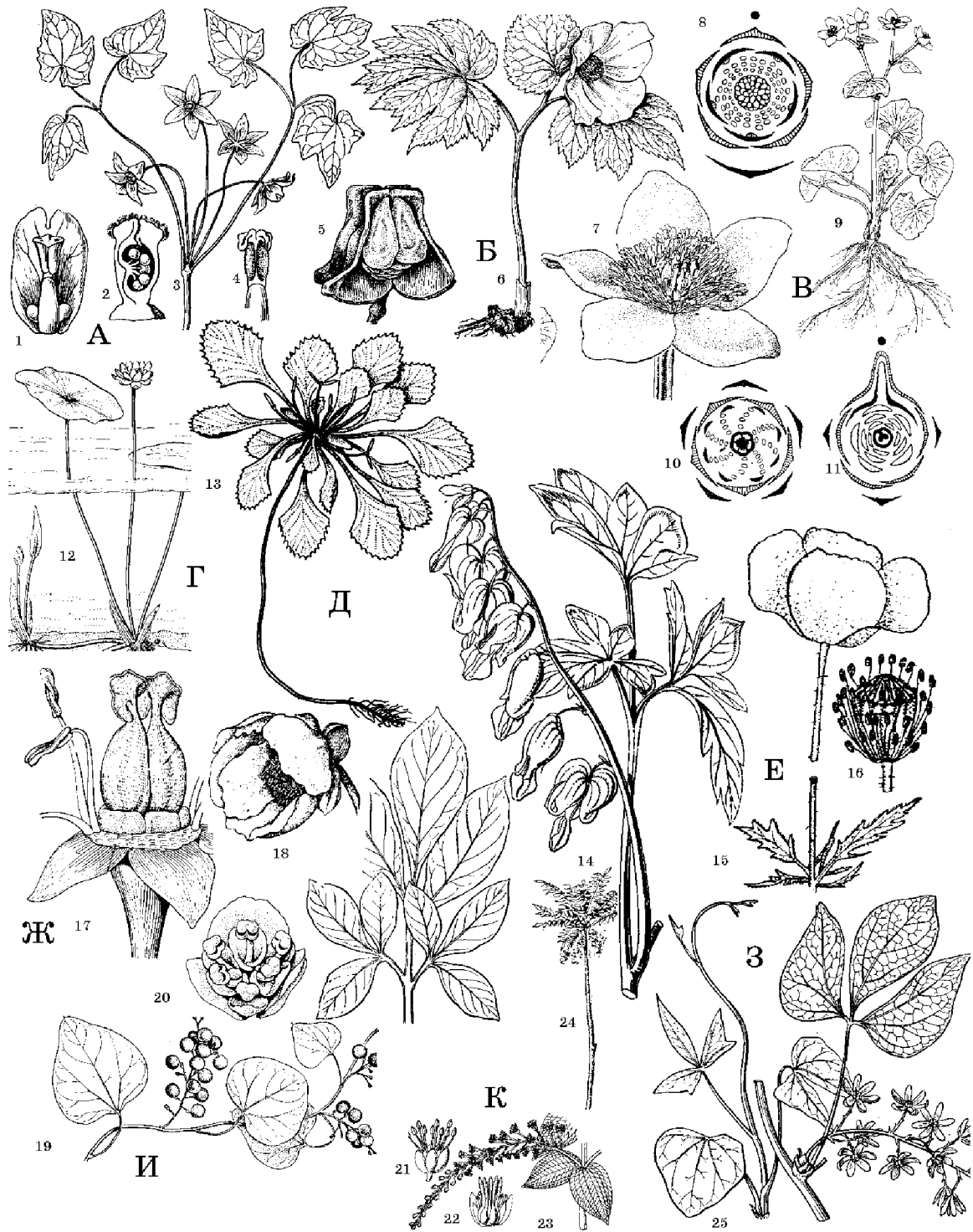
Разнообразие

1. *Барбарисовые (Berberidaceae)* В основном многолетние корневищные травы или кустарники с очередными колючими или превращенными в колючки листьями. Цветки циклические, околоцветник может состоять из наружной чашечки, внутренней чашечки и нектароносных лепестков. Пестик б.ч. из одного плодолистика. Глауцидиум (Glaucidium) со спирально расположенными тычинками представляет собой переход к Лютиковым и Маковым.

Формула цветка барбариса: $*K_3C_3A_{3+3}G_{\underline{1}}$

2. *Лярдизабаловые (Lardizabalaceae)* Лианы с циклическими 3-членными цветками. Тычинки с надсвязником, но часто сросшиеся в колонку. Гинецей апокарпный, плод — многолистовка.
3. *Луносемянниковые (Menispermaceae)* Лианы или кустарники с аномальным вторичным ростом. Цветки циклические, со сросшимися тычинками. Плодики орешковидные, б.м. изогнутые, как и зародыш в семенах (сходство с пор. Гвоздичные). Содержат алкалоиды (хондродендрон (*Chondrodendron*) из Ю. Америки — источник δ -курарина, основы яда кураре).
4. *Лотосовые (Nelumbonaceae)* Водные травы со щитовидными воздушными листьями. Чашелистиков 2, лепестки и тычинки — в неопределенном числе. Зародыш очень крупный, а эндосперм — остаточный. Чрезвычайно оригинален плод — многоорешек, отдельные плодики которого наполовину погружены в разросшееся полусферическое цветоложе. Хотя Лотосовые и помещены здесь в порядок Лютиковые, их, по-видимому, все же стоит рассматривать в качестве отдельного порядка.
5. *Пионовые (Paeoniaceae)* Цветки б.ч. 5-членные, есть подпестичный нектарный диск. Ранние стадии развития зародыша проходят без образования клеточных перегородок (как у «голосеменных»).
6. *Маковые (Papaveraceae)* В основном травы с очередными жесткоопушенными листьями и млечным соком. Цветки 2-членные. Чашелистиков два, опадающих. Гинецей с постенной плацентацией и ложными перегородками. У хохлатки и близких родов (подсемейство Дымянковые (*Fumarioideae*)) тычинки срастаются вместе и расщепляются заново, так что образуются две тычинки с 3-гнездными пыльниками. Маковые довольно близки к Крестоцветным (*Cruciferae*) из порядка Каперсовых (*Sapragales*) и могут быть присоединены к этому порядку.
- Формулы цветка Маковых: $*K_2C_4A_\infty G_{(2)}$ (подсемейство Маковые); $\uparrow K_2C_{(1,3)}A_{2 \times 3}G_{(2)}$ (подсемейство Дымянковые).
7. *Лютиковые (Ranunculaceae)* В основном водолюбивые травы (клематис (*Clematis*) — лиана). Листья часто сердцевидные или различным образом расчлененные. Цветки спиральные или спироциклические, цветоложе часто чрезвычайно удлинено (мышехвостник (*Myosurus*)). Очень часто содержат гликозиды, поэтому много лекарственных и ядовитых растений (аконит, адонис). Аконит и дельфиниум — с зигоморфными цветками (опыляются шмелями): рис. 14.3 (11). У цирцеастера — удлинённый гипокотиль, дихотомическое жилкование листьев и однопокровные семязачатки.
- Формула цветка Лютиковых: $* \vee \uparrow [K_{3-15}C_{2-25}] \vee [P_{5-6}]A_{5-\infty}G_{\overline{1-\infty}}$ (например, у лесной лианы княжника (*Atragene*) — $*K_4C_4A_\infty G_{\overline{\infty}}$).
8. *Сабиевые (Sabiaceae)* Отличаются мелкими цветками с невзрачным редуцированным околоцветником и тычинками, супротивными лепесткам (*обдиплометония*).

Рис. 14.3. (*ниже*) Порядок Лютиковые. Семейства: А — Барбарисовые, Б — Барбарисовые (род Глауцидиум), В — Лютиковые, Г — Лотосовые, Д — Лютиковые (род Цирцеастер), Е — Маковые, Ж — Пионовые, З — Лядизабаловые, И — Луносемянниковые, К — Кориариевые (из розид).



Однодольные

Порядки Арековые и Частуховые (Arecales, Alismales)

Общая характеристика

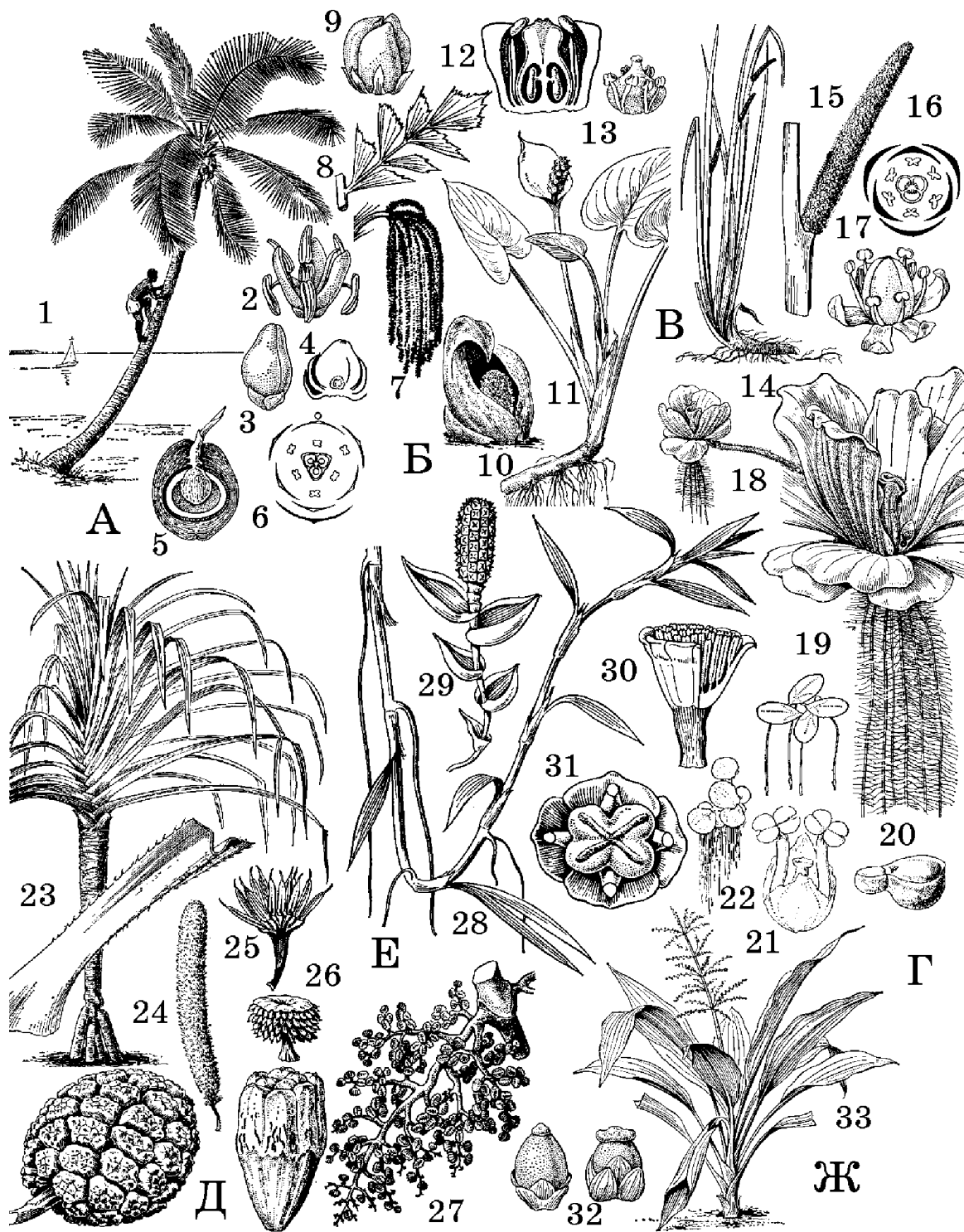
1. *Географическое распространение.* Растения тропического пояса, центры разнообразия — Ю. Америка и Юго-Восточная Азия.
2. *Местообитания.* Морские побережья, болотистые равнины, влажные тропические леса.
3. *Жизненная форма.* Многолетние лианы (Пальмы и Циклантовые), древовидные растения (Пальмы, Циклантовые и Пандановые), водные и болотные растения (Айровые, Ароидные и Рясковые).
4. *Корневая система.* Придаточная.
5. *Побег и стебель.* Одревесневающий за счет продления срока деления клеток паренхимы древесины или травянистый.
6. *Листья.* Очередные, черешковые, часто с сетчатым жилкованием, цельные или рассеченные на сегменты. Иногда листья дырчатые (Ароидные). У Рясковых листья редуцированы.
7. *Соцветия.* Мощные початковидные, снабженные при основании кроющим листом. В соцветия часто создается особый микроклимат (например, повышенная температура).
8. *Цветок.* Цветки обоеполые или чаще однополые, с простым околоцветником. У Пальм и Айровых — типичные «однодольные» (3-членные 5-круговые), у остальных семейств более или менее редуцированные, часто сросшиеся вплоть до потери границ между отдельными цветками. У рясков початки редуцировались до отдельных женских и мужских цветков, производящих впечатление одного цветка (ср. у молочая). Гинецей чаще всего апокарпный (многие Пальмы) или ценокарпный (из 3 плодолистиков).
9. *Опыление.* Преимущественно насекомыми, живущими в соцветиях и питающимися пыльцой; соцветия ароидных часто опыляются падаляедами и имеют специфический запах (*сапромиофилия*).
10. *Плод.* В большинстве случаев костянко- или ягодовидный, часто образуется ананасоподобное соплодие.
11. *Семя.* Семена с небольшим зародышем и обильным, часто каменистым, эндоспермом.

Разнообразие

1. *Айровые (Acoraceae)* Многолетние болотные корневищные травы с линейными листьями. Содержат эфирные масла.

2. *Ароидные (Araceae)* В основном тропические болотные растения или лианы. Часто встречаются слизевые каналы и млечники (Диффенбахия — «немая розга»). Цветки собраны в початки, окруженные ярким кроющим листом (Антуриум, Зантедесхия). Плод — ягода.
3. *Циклантовые (Cyclanthaceae)* Лианы, лазающие при помощи придаточных корней или небольшие пальмовидные растения. Листья часто 2-раздельные. Цветки однополые, сильно упрощенные, завязь состоит из сросшихся краями плодолистиков (как у Пандановых).
4. *Хангуановые (Hanguanaceae)* Небольшие пальмовидные растения с цельными листьями. Цветок 3-членный 5-круговой. Семейство, переходное к Мятликовым.
5. *Рясковые (Lemnaceae)* Крайняя стадия редукции организации Ароидных. Все тело представляет собой так называемый *листец* — таллом, не дифференцированный на корень, лист и стебель.
6. *Пальмы (Palmae)* Тропические древовидные растения. Стебель укрепляется в основном за счет образования придаточных корней, неоппадающих оснований листьев и медленного добавочного роста. Основа экономики многих тропических регионов — источник технического волокна, сахара (финиковая пальма (Phoenix)), вина, масла, крахмала (саговая пальма (Metroxylon)). Кокосовая пальма (Cocos) дает копру (сухой эндосперм) и койр (волокнистый мезокарпий плодов).
7. *Пандановые (Pandanaeae)* Растения мангровых зарослей океанических побережий. Листья цельные, злаковидные. Цветки срастаются настолько, что образуют *фаланги*, в которых не различимы отдельные цветки.

Рис. 14.4. (ниже) Порядок Арековые. Семейства: А — Пальмы, Б — Ароидные, В — Аириновые, Г — Рясковые, Д — Пандановые, Е — Циклантовые, Ж — Хангуановые.



Порядок Мятликовые (Poales)

Общая характеристика

1. *Количество видов.* Около 18 500 видов и 1000 родов, 12–13 семейств.
2. *Географическое распространение.* Практически космополитны, но наиболее характерны для обширных пространств степного типа Евразии, Северной Америки и Африки.
3. *Местообитания.* Степи, саванны, луга и различные увлажненные местообитания (болота, болотистые луга, побережья). Последнее наиболее характерно для семейств Осоковые, Ситниковые (Северное полушарие) и Центролеписовые, Эрикаулоновые (Южное полушарие).
4. *Жизненная форма.* Многолетние корневищные травы; очень редко кустарниковидные или даже почти древовидные растения (как Микродракоидес (рис. 14.4 (1ж)) из Осоковых); иногда водные растения (как Маяковые — рис. 14.5 (5)).
5. *Корневая система.* Почти целиком составлена придаточными корнями, главный корень быстро отмирает.
6. *Побег и стебель.* Часто образуют дерновины, кочки или розетки. У многих стебель «граминоидный» — то есть полый между узлами, с интеркалярным ростом.
7. *Листья.* Цельные, почти всегда влагалищные, может развиваться острый режущий край. Иногда пластинка листа редуцирована (Рестиевые).
8. *Соцветия.* Имеют в своей основе колосок или комбинацию из колосков. Редко соцветия — головки (Ксирисовые (рис. 14.5 (86)), Рапатеевые).
9. *Цветок.* Чрезвычайно разнообразен — от типичных трехчленных цветков (как на гипотетической диаграмме цветка Злаков — рис. 14.4 (3г)) до «цветков», состоящих из одной тычинки (пестика) в пазухе прицветника (листочка околоцветника) — Сцирподендрон из Осоковых (рис. 14.4 (1е,д)).
Формула цветка Ситниковых — $*P_{3+3}A_{[3+3]v3}G_{(3)}$ (рис. 14.4 (2б)).
Формула цветка Осоковых — $\uparrow P_{0-6}A_{3v2}G_{(2-3)}$ (или цветки однополые).
Формула цветка Злаков² — $\uparrow P_{2v3}A_{[3-1]v6}G_{(1-3)}$. Диаграмма и схема — рис. 14.4 (Зв,д)
10. *Опыление.* У большинства — ветром, благодаря чему развивается характерный «анемофильный синдром».
11. *Плод.* Коробочка или ее производные — орешек и зерновка. Иногда развивается сочный околоплодник.
12. *Семя.* Зародыш маленький, прилегает сбоку (Коммелиновые, Злаковые) или находится в центре (Осоковые, Ситниковые) крахмалистого эндосперма. У Гидателловых развивается перисперм, у злаков много халазосперма.

²Учтены только злаки средней полосы России.

Разнообразие

1. *Гидателловые (Hydatellaceae)* Микроскопические (не более 3 см) австрало-новозеландские полуводные травы (рис. 14.5 (3)). От центролеписовых отличаются строением устьиц, пыльцы и семени (перисперм). Рыльца состоят из одного ряда клеток (редукция?).
2. *Злаки (Gramineae)* Второе по величине и первое по значению семейство однодольных. Структура цветка и соцветия до сих пор служит предметом разногласий (рис. 14.4 (3г,в,д), формула см. выше):

- нижняя цветковая чешуя — кроющий лист;
- верхняя цветковая чешуя — предлист или 2 сросшихся листочка наружного круга околоцветника (3-й выпал);
- цветковые пленки (лодикулы) — 2 сросшихся листочка внутреннего круга или прицветнички;
- тычинок от 1 до 120 (исходное число, возможно, 6);
- пестик то ли одногнездный, то ли редуцированный трехгнездный.

Также далеко не ясно, как устроен зародыш злаков. Множество различных жизненных форм (в т.ч. бамбуки). У многих экзотических злаков — головчатые соцветия (рис. 14.4 (3б)). Часто развивается половой диморфизм соцветий (кукуруза, спинафкс — рис. 14.4 (3а)). С₄-фотосинтез у подсемейства Просовых.

3. *Коммелиновые (Commelinaceae)* Травы, часто с ползучим стеблем, иногда суккуленты. Хорошо приспособлены к энтомофилии. Развивается зигоморфный цветок, как у дальневосточной, у нас заносной Коммелины обыкновенной с двумя большими и одним маленьким лепестками³ — рис. 14.5 (6).
4. *Ксирисовые (Xyridaceae)* Ситниковидные травы в основном Южного полушария (рис. 14.5 (8а,8б)). Околоцветник двойной (сходство с Коммелиновыми).
5. *Маяковые (Mayacaceae)* Водные травы с возвышающимися над поверхностью или подводными клейстогамными традескантиеподобными цветками (рис. 14.5 (5)).
6. *Осоковые (Cyperaceae)* Одно из самых крупных семейств Однодольных (после Орхидных и Злаков). Свойственны увлажненным местообитаниям. У Осоковых встречаются трехгранные стебли и листья. Характерно наличие кремнезема. Пыльцевые зерна в тетрадах, покрытых общей оболочкой (то же у Ситниковых). У осок образуется особый орган — мешочек, представляющий собой, по-видимому, замкнутую кроющую чешую одноцветкового женского колоска (формула см. выше, см. также рис. 14.4 (1в,г)). Папирус (*Cyperus papyrus*, рис. 14.4 (1а)) — известный с древнейших времен источник писчего и строительного материала (судно «Ра»). Сыть съедобная, чуфа (*Cyperus esculentus*) возделывается как крахмалоносное растение.
7. *Ранатеевые (Ranateaceae)* Высокие травы Гвианского нагорья, похожи на Ксирисовые.

³Названа Линнеем в честь трех братьев Коммелинов согласно их научным заслугам.

8. *Рестиевые (Restionaceae)* Злакоподобные южноафриканские и австралийские растения. Листья часто редуцированы до влагалищ, а фотосинтезируют стебли. Цветки однополые, с варьирующим количеством членов (как у Злаков), но завязь 2–3–гнездная (как у большинства семейств порядка).
9. *Рогозовые (Typhaceae)* Высокие болотные травы. Космополиты. Плод — сухая косянка или семянка (рогоз). Цветок крайне редуцирован, поэтому это семейство нельзя с достоверностью отнести к порядку Мятликовые.
- Формула цветка — $*P_{3-6}A_3 \vee *P_{3-6}G_{\underline{1}}$ (род Ежеголовка — рис. 14.5 (9а)) или $P_{0\vee 3-6}A_{3\vee(3)} \vee P_{0\vee 3-6}G_{\underline{1}}$ (род Рогоз — рис. 14.5 (9б)).
- Корневища — источник крахмала; «пух» применяют как набивочный материал.
10. *Ситниковые (Juncaceae)* (рис. 14.4 (2а,б)). По-видимому, наиболее близки к пор. Лилейные (актиноморфный 5–круговой цветок, см. формулу выше). Распространены биполярно (в умеренных широтах северного и Южного полушарий). Стебли ситников — материал для плетения.
11. *Флагелляриевые (Flagellariaceae)* Близки к Ситниковым (актиноморфный цветок с пленчатым околоцветником — рис. 14.5 (4б)) и к Злакам (влагалищные листья, паразитные устьица, однопоровые пыльцевые зерна). Уникальный признак — листовые усики флагеллярии (рис. 14.5 (4а)).
12. *Центролепидовые (Centrolepidaceae)* Маленькие гигрофильные травы Голантарктики (рис. 14.5 (2)). Цветки однополые, без околоцветника, причем завязи часто сростаются в «сложную завязь». Соцветия очень сложные (сложные завязи + тычинка объединяются в колосок или головку, окруженную кроющими листьями).
13. *Эриокаулоновые (Eriocaulaceae)* (рис. 14.5 (7в,г)). «Сложноцветные» среди Однодольных. Цветки объединяются в цветкоподобную структуру («псевдоцикл») — корзинку с оберткой из прицветных листьев (рис. 14.5 (7б)). Цветки всегда трехчленные, однополые (мужские на периферии), с более или менее сростшимся околоцветником (рис. 14.5 (7а)). Обитают в основном в Южном полушарии.

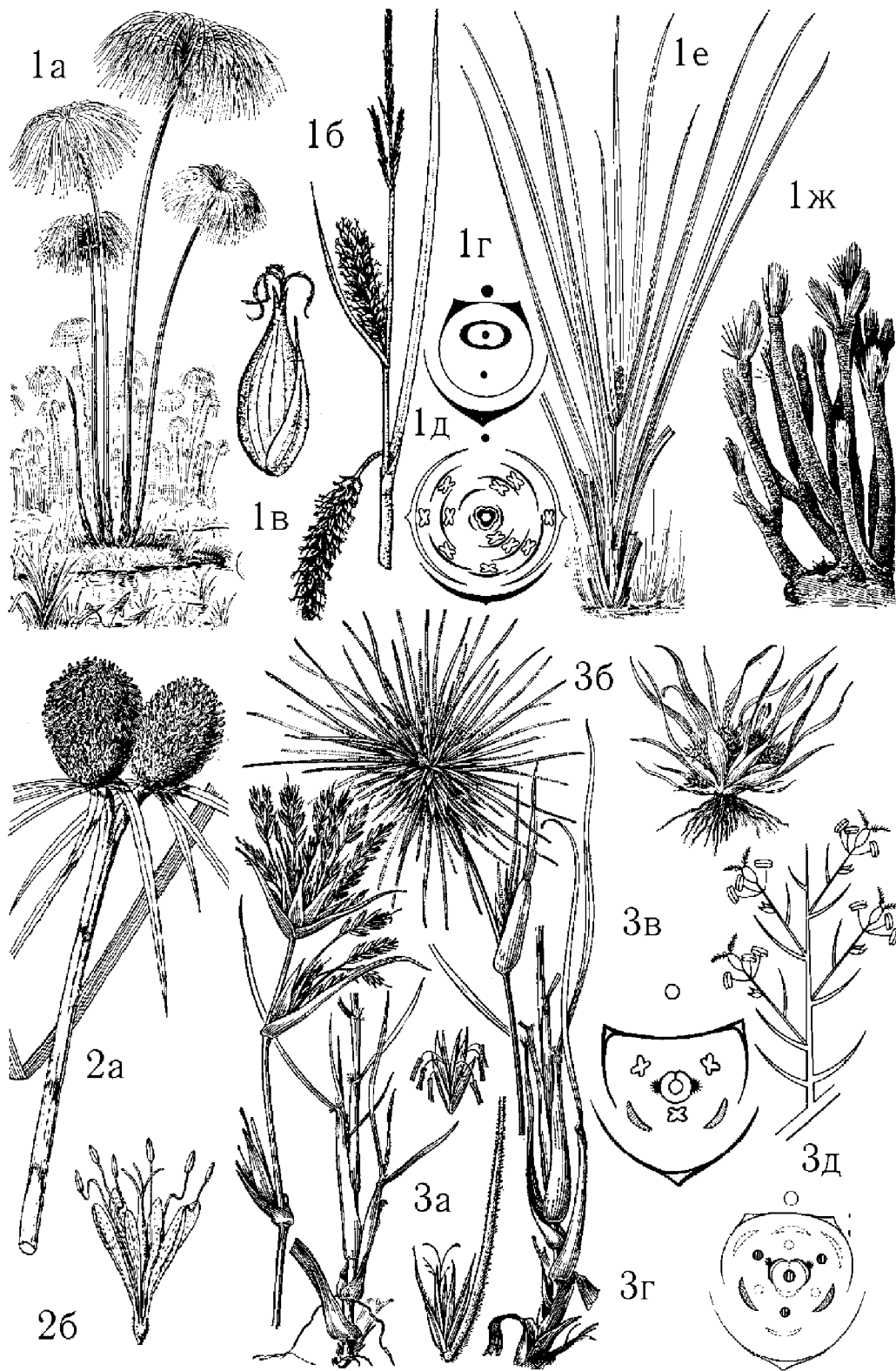


Рис. 14.5. Порядок Мятликовые (часть 1).

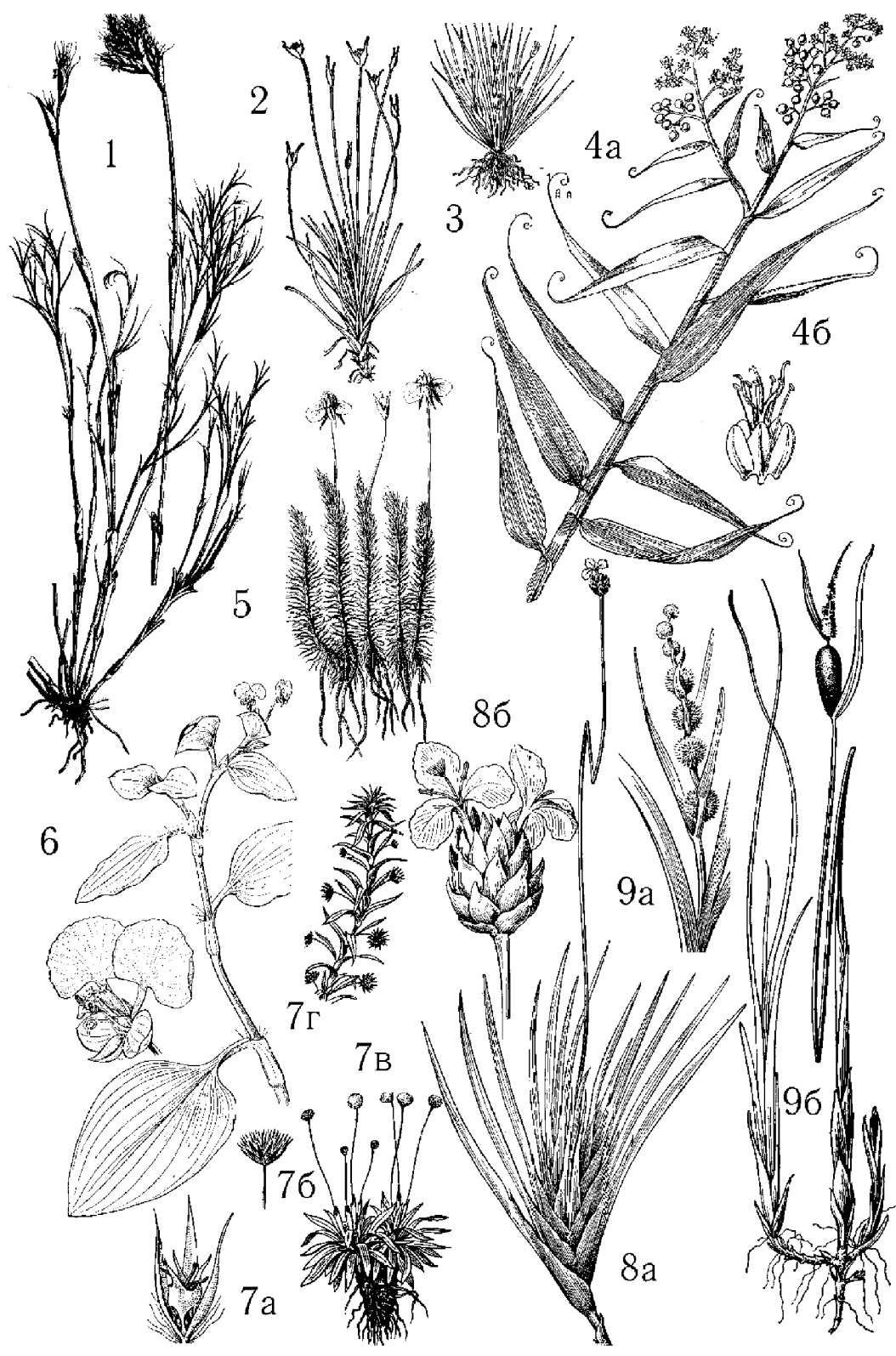


Рис. 14.6. Порядок Мятликовые (часть 2).

Розиды

Избранные семейства розид

Общая характеристика

1. *Географическое распространение.* Растения всех широт и континентов.
2. *Местообитания.* Лесные растения или растения открытых пространств.
3. *Жизненная форма.* Деревья, кустарники или травы.
4. *Корневая система.* Стержневая, на корнях у Бобовых образуются клубеньки.
5. *Побег и стебель.* Часто с колючками листового происхождения.
6. *Листья.* Очередные, черешковые, часто расчлененные (перистые или пальчатые, возникшие, возможно, за счет расчленения некогда единой пластинки), с прилистниками.
7. *Соцветия.* Преимущественно цимозные.
8. *Цветок.* Цветки 5-членные (реже имеются 2-членные круги — Камнеломковые). Может развиваться (сем. Рутовые, Сапиндовые и др.) нектарный диск. Наблюдается тенденция к стабилизации количества членов цветка, а также к зигоморфности, спайнолепестности и нижней завязи.
9. *Опыление.* Преимущественно насекомыми, иногда также ветром (Лейтнериевые, Сланогодниковые) или водой (подостемоновые).
10. *Плод.* Чрезвычайно разнообразные — коробочки, бобы (листовки), ягоды, костянки; апокарпии или синкарпии. Наблюдается тенденция к образованию односемянных и распадающихся плодов.
11. *Семя.* Семена с крупным зародышем, с эндоспермом или чаще без эндосперма (как у Бобовых).

Разнообразие

1. *Сумаховые (Anacardiaceae)* Древесные растения с простыми или сложными листьями без прилистников. Цветки более или менее редуцированные (близость к пор. Ореховые). При плодах часто разрастаются те или иные части (чашелистики, лепестки, цветоножки и пр.). Представители — манго, фисташка, сумах.
2. *Бальзаминовые (Balsaminaceae)* Травы, листья без прилистников, сочные, стебли полупрозрачные. Цветки зигоморфные: задний чашелистик удлинён в шпорец, тычинки срослись пыльниками. Плод — вскрывающаяся с силой коробочка.

Формула цветка Бальзаминовых: $\uparrow K_{1,2} C_{1,(2),(2)} A_{(5)} G_{(5)}$

В настоящее время это семейство перенесено в подкласс астерид, в порядок Вересковые (Ericales).

3. *Бурзеровые (Burseraceae)* Близки к Сумаховым и Симарубовым, но отличаются обилием смоляных каналов. Босвеллия — источник ладана, коммифора — источник мира.
4. *Цефалотовые (Cephalotaceae)* Австралийские болотные насекомоядные растения. Листья кувшиновидные. Цветки 6-членные, безлепестные.
5. *Хризобалановые (Chrysobalanaceae)* От Розоцветных отличается зигоморфным цветком и тычинками со сросшимися нитями (приближение к Бобовым). Тропические деревья.
6. *Коннаровые (Connaraceae)* Близки к Розоцветным и Бобовым. Тропические деревья с непарноперистыми листьями без прилистников, гинецей 5-членный, апокарпный, но развивается в плод-коробочку только одна завязь.
7. *Толстянковые (Crassulaceae)* Сходны с Кунониевыми, но цветки яркие, в различного рода конечных соцветиях, листья суккулентные, без прилистников, а сами растения — суккулентные травы.
Формула цветка Толстянковых: $*K_{(5-20)}C_{5-20}A_{10-40}\overline{G_{5-20}}$
8. *Кроссосомовые (Crossosomataceae)* Близки к Розоцветным, а также, возможно, Пионовым. Цветки 5-членные, но с многочисленными тычинками. Чашелистики сросшиеся в основании. Субтропические кустарники.
9. *Кунониевые (Cunoniaceae)* Цветки мелкие, иногда без венчика, собранные в головчатые или кистевидные пазушные соцветия (сходство с пор. Буковые), гинецей апокарпный, а чашечка, в отличие от Розоцветных, раздельнолистная.
10. *Циномориевые (Cynomoriaceae)* Паразитирующие на корнях степных и полупустынных видов растения с упрощенными (по одному пестику и тычинке) однополыми цветками. Систематическое положение неопределенное.
11. *Кокаиновые (Erythroxylaceae)* Тропические деревья и кустарники, близки ко Льновым и Гераниевым, но завязь 3-членная, а развивается только одно гнездо. Плод — костянка.
дирахмы). Стилодии срослись в столбик. Плод, как правило, распадающийся на отдельные плодики (*мерикарпии*).
Формула цветка Гераниевых: $*K_5C_5A_{5+5}\overline{G_{(5)}}$
12. *Кориариевые (Coriariaceae)* Кустарники с супротивными листьями и однополыми цветками в сережчатых соцветиях. Рыльце отходит от основания пестика (сходство с Розоцветными, в частности, с родом Лапчатка (*Potentilla*)). Содержат ядовитые алкалоиды (использовались для отравленных стрел маори).
13. *Сланоягодниковые (Halorhagaceae)* большей частью водные травы с супротивными или мутовчатыми (перистолистник) листьями. Завязь нижняя, плод распадающийся на 2–4 мерикарпия.
14. *Хумириевые (Humiriaceae)* Тропические деревья. Близки ко Льновым, но тычинок больше 10.

15. *Крамериевые (Krameriaceae)* Семейство, промежуточное между Истодовыми и Бобовыми — цветки зигоморфные, с 5 свободными чашелистиками и 5 неравными лепестками, 4 сросшимися тычинками и одногнездной завязью. Плод — колючий орешек, семена без эндосперма. Американские кустарники.

16. *Бобовые (Leguminosae)* Одно из самых крупных семейств цветковых (17 000 видов). Часто подразделяется на отдельные семейства: Мимозовые с актиноморфными цветками со стростнолистным околоцветником; Цезальпиниевые со свободными тычинками и правильным венчиком и Мотыльковые с «мотыльковым» цветком (формулу см. ниже).

Формула цветка Бобовых (подсемейство Мотыльковые): $\uparrow K_{(5)} C_{[1,2,(2)] \vee (1,2,2)} A_{[(9),1] \vee (10)} G_{\underline{1}}$

17. *Лейтнериевые (Leitneriaceae)* Листопадные кустарники из Флориды. Много смоляных ходов (как у Сумаховых), цветки сильно редуцированные, однополые, в сержковидных соцветиях (близость к пор. Буковые).

18. *Льновые (Linaceae)* Травы и кустарники. Близки к Гераниевым, но плод — коробочка и стилодии свободные.

Формула цветка Льновых: $*K_{4-5} C_{4-5} A_{4-5} G_{(2-5)}$

19. *Мальпигиевые (Malpighiaceae)* Деревья, кустарники или лианы с супротивными цельными листьями и прилистниками. Завязь 3-гнездная (сходство с Кокаиновыми), плод распадающийся, отдельные плодики часто с летучками (как у клена).

20. *Мелиевые (Meliaceae)* Древесные растения с перистыми листьями, тычинки сросшиеся в трубочку. Плоды разнообразные. Семена крылатые.

21. *Кисличные (Oxalidaceae)* Травы, реже деревья (аверроа) со сложными листьями (часто подвижными, как у Мимозы стыдливой). Цветки как у Гераниевых, но завязь со свободными стилодиями.

Формула цветка Кисличных: $*K_5 C_5 A_{(5+5)} G_{\underline{5}}$

22. *Подостемоновые (Podostemonaceae)* Травы, живущие в быстротекущей воде (тропики). Корни фотосинтезирующие (!), побеги и листья редуцированные. Цветки часто без околоцветника, с множеством тычинок. Эмбриологические признаки (своеобразный зародышевый *гаусторий*) говорят за связь с Толстянковыми.

23. *Истодовые (Polygalaceae)* Древесные растения или травы с зигоморфными или асимметричными цветками. Два чашелистика обычно лепестковидны. Нижний срединный лепесток образует подобие лодочки.

Формула цветка Истодовых: $\uparrow K_{2,3} C_{[1,2] \vee [1,4]} A_{(8)} G_{(2)}$ или лепестки сросшиеся.

24. *Квуйиновые (Quiinaceae)* Тропические древесные растения с супротивными листьями и прилистниками, цветки 4–5-членные, но тычинки многочисленные, а завязь 2-гнездная.

25. *Рабдодендровые (Rhabdodendraceae)* Тропические вечнозеленые кустарники с аномальным вторичным ростом. Чашечка редуцирована, тычинки многочисленные, столбик гинобазический.

26. *Розоцветные (Rosaceae)* Тычинки, как правило, в неопределенном числе (сходство с сем. Кунониевые и пор. Лютиковые). Есть подчашие (как у сем. Мальвовых из одноименного порядка). Имеют мощно развитое цветоложе (*гипантий*), которое может срастаться с гинецеем (тогда образуется один из типов нижней завязи).
 Формулы цветка Розоцветных: $*N_{(5\vee 4\vee 0)}K_{(5\vee 4)}C_{5\vee 4\vee 0}A_{4-\infty}G_{\overline{1-\infty}}$; $*N_{0\vee 4}K_4A_4G_{\underline{1}}$ (роды Манжетка и Кровохлебка)
27. *Рутовые (Rutaceae)* Древесные растения со сложными или производными от сложных простыми листьями с просвечивающими масляными железками. Хорошо развит нектарный диск, отчего тычинки и завязь или только завязь приподняты над околоцветником (соответственно *андрогинофор* и *гинофор*). Опыляются насекомыми, часто наблюдается *полиэмбриония* и развитие более чем двух семядолей.
28. *Роридуловые (Roridulaceae)* Южноафриканские насекомоядные кустарники с клейкими листьями. Завязь 3-гнездная.
 В настоящее время это семейство перенесено в подкласс астерид, в порядок Вересковые (Ericales).
29. *Сапидовые (Sapindaceae)* Цветки у большинства однополые, зигоморфные или асимметричные (как у конского каштана). Тычинки часто в одном круге (так что цветки 4-круговые). Есть нектарный диск (сходство с Рутовыми). Завязь большей частью 2-3-гнездная. У клекачки гинецей полуапокарпный (сходство с коннардовыми).
 Формула цветка Сапидовых: $*\vee \uparrow K_5C_5A_{5-12}G_{(2-3)}$ (клен и конский каштан); $*P_{(5)}A_{4-6} \vee *P_5G_{(2)}$ (американский клен).
30. *Камнеломковые (Saxifragaceae)* Кустарники или травы. Листья без прилистников. Тычинки в числе лепестков или вдвое больше, цветок часто 4-членный. Гипантий обычно образует нижнюю завязь. Очень разнообразное семейство, до сих пор не выяснены его связи с сем. Гортензиевые и Аралиевые из пор. Кизилловые.
 Формула цветка Камнеломковых: $*K_{(5-4)}C_{5-4}A_{5-4}G_{(\overline{2})}$ (рр. Смородина и Крыжовник); $*K_{(5)}C_5A_{5+5}G_{(2)}$ (р. Белозор); $*K_{(5)}C_5A_{5+5}G_{(2)}$ (р. Камнеломка); $*P_{(4\vee 5)}A_{4+4}G_{(\overline{2})}$ (р. Селезеночник).
31. *Симарубовые (Simaroubaceae)* Близки к Рутовым, отличаются отсутствием эфирных масел, однополыми цветками и *гинобазическими* (не у всех) столбиками. Деревья с перистыми листьями (айлант).
32. *Парнолистниковые (Zygophyllaceae)* Кустарники или травы с перистыми супротивными листьями с прилистниками. Тычинки с листовидными придатками. Многие — обитатели солончаков (рр. Нитрария, Парнолистник, Гармала).

Рис. 14.7. (ниже) Порядок Розоцветные. Семейства: А — Бобовые; В — Толстянковые; С — Гераниевые (р. Дирахма); D — Тетракарпеевые из пор. Кизилловые (плод); Е — Подостемоновые (3 — цветок); F — Крамериевые (цветок, 8 — плод); G — Кунониевые (13 — плод); H — Сланоягодниковые (женский цветок); I — Истодовые (цветок); K, O — Симарубовые (15 — цветок); L — Розоцветные (10 — цветок, Q — диаграмма цветка

р. Лапчатка); М — Хризобалановые (цветок); N — Цефалотовые; Р — Лейтнериевые;
R — Сумаховые; S — Парнолистниковые; T — Рутовые.



Астериды

Порядок Кизиловые (Cornales)

Общая характеристика

1. *Количество видов.* Около 8000 видов, 900 родов и 11 семейств.
2. *Географическое распространение.* Растения умеренных и субтропических широт.
3. *Местообитания.* Преимущественно лесные и болотные растения.
4. *Жизненная форма.* Кустарники, небольшие деревья (за исключением ниссы и камптотеки) или травянистые растения.
5. *Корневая система.* Придаточная, реже стержневая.
6. *Побег и стебель.* Часто имеются смоляные каналы или вместилища эфирных масел.
7. *Листья.* Очередные, черешковые, без прилистников, часто сильноорассеченные или сложные.
8. *Соцветия.* Как правило, крупные, зонтиковидные или щитковидные; иногда прицветные листья начинают играть роль аттрактантов (соцветие имитирует цветок — виды кизила, астранция).
9. *Цветок.* Цветки обоеполые или реже однополые, часто со спайнолистным околоцветником, чаще 2-членные, чем 5-членные. Часто образуется нектарный диск. Семязачатки однопокровные (*унитегмальные*). Тенденция к редукции чашечки и образованию нижней завязи.
10. *Опыление.* Насекомыми, преимущественно двукрылыми, или ветром (Гарриевые, Эвкоммиевые).
11. *Плод.* В большинстве случаев костянко- или семянковидные.
12. *Семя.* Семена с небольшим зародышем и обильным эндоспермом.

Разнообразие

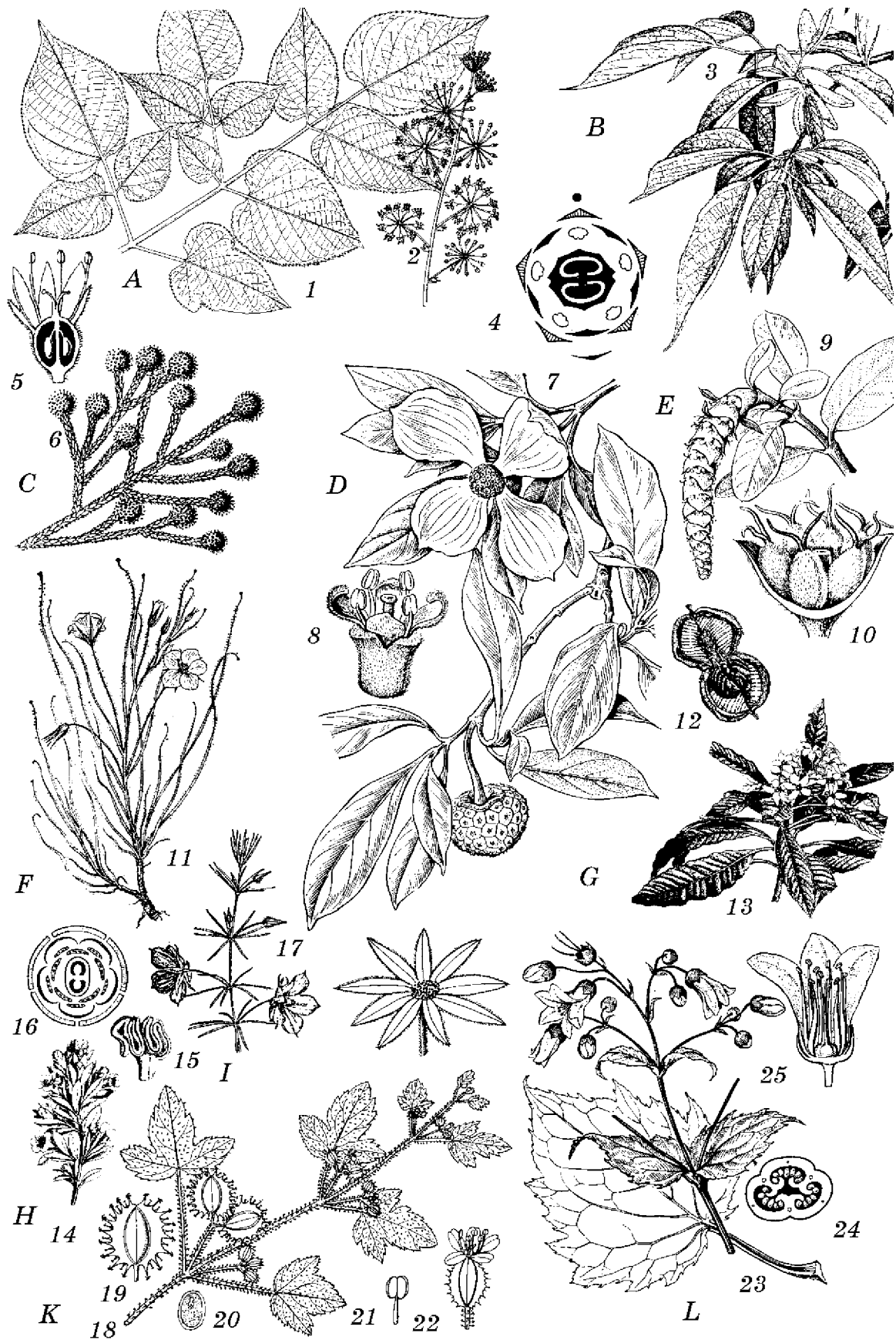
1. *Аралиевые (Araliaceae)* Древесные растения с очередными, сложными или рассеченными листьями с прилистниками. Цветки 5-членные. Чашелистики быстро опадают.
2. *Бруниевые (Bruniaceae)* Южноафриканские вересколистные кустарники с мелкими цветками, собранными в плотные соцветия. Завязь нижняя.
3. *Библисовы (Byblidaceae)* Австралийские и новогвинейские насекомоядные травы с двугнездной завязью.

В настоящее время это семейство перенесено в порядок Яснотковые (Lamiales).

4. *Колумеллиевые (Columelliaceae)* Травы и кустарники с супротивными листьями. Цветки с небольшой чашечкой и спайнолепестным венчиком. Тычинок 2, с изогнутыми пыльниками.

5. *Кизиловые (Cornaceae)* Древесные растения с простыми супротивными листьями. Соцветия щитковидные или зонтиковидные (иногда — головчатые). Цветки 4-членные. Плод — ягода или костянка. Представители — аукуба, кизил, кампотока, нисса, давидия.
 Формула цветка Кизиловых: $*K_{(4)}C_4A_4G_{(2)}$.
6. *Эвкоммиевые (Eucotmiaceae)* Листопадные двудомные (но меняющие пол) деревья с цветками без околоцветника. Завязь 2-гнездная.
7. *Гарриевые (Garryaceae)* Вечнозеленые ветроопыляемые (как и Эвкоммиевые) североамериканские кустарники с редуцированными, собранными в сережчатые соцветия цветками. Плод — двусемянная ягода.
8. *Гидростахиевые (Hydrostachyaceae)* Похожи на Подостемоновые из розид, но отличаются однополыми цветками, собранными в колосья.
9. *Гортензиевые (Hydrangeaceae)* Кустарники с сильно варьирующими по строению цветками. Близки как Камнеломковым, так и Кизиловым. Гинецей паракарпный (как у Смолосемянниковых) или синкарпный, в основном 3-гнездный. Завязь верхняя или нижняя.
 Формула цветка Гортензиевых: $*K_{4\vee 5}C_{4\vee 5}A_{\infty}G_{(2)}$ (р. Чубушник).
10. *Смолосемянниковые (Pittosporaceae)* Кустарники и кустовидные деревья. Есть смоляные каналы в коре, венчик слегка спайнолепестный. Гинецей паракарпный.
11. *Тетракарпеевые (Tetracarpeaceae)* Тасманийские кустарники с апокарпным гинецеем, но цветки 4-членные, а семезачатки с одним покровом.
12. *Тремандровые (Tremandraceae)* Австралийские вересковидные кустарники с разделеннолепестными цветками. Тычинки почти полностью верхнюю завязь прикрывают расширенными основаниями нитей.
 В настоящее время это семейство перенесено в подкласс Розиды.
13. *Зонтичные (Umbelliferae)* Травянистые растения. Листья сильнорассеченные, с пузыревидными влагалищами. Соцветия — головки или сложные зонтики. Цветки 5-членные, с незаметной чашечкой и нижней 2-гнездной завязью; плод — вислоплодник.
 Формула цветка Зонтичных: $*\vee \uparrow K_5C_5A_5G_{(2)}$

Рис. 14.8. (ниже) Порядок Кизиловые. Семейства: А — Аралиевые; В — Эвкоммиевые; С — Бруниевые (5 — цветок); D — Кизиловые; Е — Гарриевые (10 — часть женского соцветия); F — Библисовы из пор. Яснотковые; G — Смолосемянниковые (12 — раскрывшийся плод); H — Колумеллиевые (15 — пыльник); I — Тремандровые из розид (16 — диаграмма цветка); K — Зонтичные (19 — плод; 20 — семя); L — Гортензиевые (24 — срез завязи).



Порядок Ворсянковые (Dipsacales)

Общая характеристика

1. *Количество видов.* Около 1400 видов, 40 родов и 4 семейства.
2. *Географическое распространение.* Растут преимущественно в Северном полушарии.
3. *Местообитания.* Растения открытых пространств, редко — лесные.
4. *Жизненная форма.* Небольшие деревья, кустарники, а большей частью — травы.
5. *Корневая система.* Стержневая, часто образуется каудекс — одревесневающее основание побега, гипокотиль и верхняя часть корня.
6. *Побег и стебель.* Прямостоячий, у кустарников — сильно ветвистый. Часто образуются добавочные (сериальные) почки.
7. *Листья.* Супротивные, цельные, реже перистые, без прилистников.
8. *Соцветия.* Верхушечные щитковидные (иногда — корзинки) или пазушные, но всегда — дихазимального типа.
9. *Цветок.* Обоеполые, 4–5-членные, чаще зигоморфные, сростнолепестные, завязь 2–3–5-гнездная, нижняя. Наблюдается тенденция к увеличению зигоморфности вплоть до асимметрии.
10. *Опыление.* Преимущественно насекомыми (перепончатокрылыми).
11. *Плод.* Сочные, костянковидные или сухие, семянковидные.
12. *Семя.* Семена с эндоспермом.

Разнообразие

1. *Адоксовые (Adoxaceae)* Цветки актиноморфные, завязь полунижняя. Зародышевый мешок развивается по Adoxa-типу (то есть все 4 макроспоры сохраняются). Листья перистые. В 80-х годах в Китае открыты два новых рода — Sinadoxa и Tetradoxa, переходные от Adoxa к Sambucus.
Формулы цветка: $*K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{-(5)}$ — Бузина; $*P_{(2\sqrt{3})+(4\sqrt{5})}A_{4\sqrt{[5 \times 2]}}G_{-(4\sqrt{5})}$ — Адокса.
2. *Жимолостные (Caprifoliaceae)* Часто актиноморфные цветки, но развивается и зигоморфность (Linnaea (см. рис. 14.9) — переходный тип). У рода Diervilla плод — коробочка (единственный случай в порядке). У калин (Viburnum) — увеличенные краевые цветки.
Формулы цветка: $*V\uparrow K_{(5)}C_{(5)}A_{5\sqrt{4}}G_{(4\sqrt{5})}$ — Жимолость и Калина; $*K_{(5)}C_5A_{2,[3\sqrt{2}]}G_{(\overline{3})}$ — Линнея.
3. *Ворсянковые (Dipsacaceae)* Параллельное Сложноцветным семейство — развиваются соцветия-корзинки (с оберткой) и плоды-семянки. Есть *внешняя чашечка* (см. рис. 14.9).
Формула цветка: $\uparrow H_{(4\sqrt{8})}K_{(5\sqrt{3})\sqrt{0}}C_{(4-5)}A_4G_{(\overline{2})}$

4. *Валериановые (Valerianaceae)* Зигоморфия достигает апогея — у некоторых представителей остается 1 тычинка и 1 фертильное гнездо завязи; цветки делаются асимметричными (аналогия с Орхидными и Канновыми из «однодольных»). Часто развиваются плоды-летучки.

Формула цветка: $4K_0C_{(5-3)}A_3G_{(\overline{3})}$

Порядок Астровые (Asterales)

Общая характеристика

1. *Количество видов.* Около 22 000 видов, 1300 родов и 7 семейств.
2. *Географическое распространение.* По всему Земному шару, но наибольшее количество видов — в тропиках Старого Света и в особенности в Океании.
3. *Местообитания.* Преимущественно открытые пространства — луга, степи, саванны и морские побережья.
4. *Жизненная форма.* Травы, иногда небольшие деревья (пальмовидные, почти не ветвящиеся), кустарники или кактусообразные суккуленты (род Крестовник (*Senecio*) из Сложноцветных).
5. *Корневая система.* Мочковатая, реже стержневая.
6. *Побег и стебель.* Содержат запасной углевод инулин (полимер фруктозы) и часто также эфирные масла. У большинства есть млечники.
7. *Листья.* Очередные, простые, без прилистников.
8. *Соцветия.* Головки или корзинки, реже кистевидные.
9. *Цветок.* Обоеполые, чаще зигоморфные, со сростнолепестным венчиком и сросшимися (или сложенными вместе) тычинками (отсюда старое название этого порядка *Synandrae* — Спайнотычинковые). Завязь нижняя, гинецей паракарпный.
10. *Опыление.* Насекомыми, преимущественно двукрылыми.
11. *Плод.* Преимущественно семянка, иногда коробочка, еще реже — ягодообразный.
12. *Семя.* Семена с эндоспермом.

Разнообразие

1. *Брунониевые (Brunoniaceae)* Австралийские травы, близкие к Гудениевым. Отличаются актиноморфным цветком и соцветием-корзинкой.
2. *Калицеровые (Calyceraceae)* Южноамериканские травы с колючими корзинковидными соцветиями (колючки образуются из остающейся при плодах чашечки). Семязачаток висячий (как у Ворсянковых), но тычинки сросшиеся (как у астровых).

3. *Колокольчиковые (Campanulaceae)*⁴ Очень разнообразное семейство, встречаются как актиноморфные, так и зигоморфные цветки. Плоды — коробочки.
 Формулы цветка: $*K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(\bar{2})}$ — Колокольчик; $\uparrow K_{(5)}C_{(2,3)}A_{(5)}G_{(\bar{2})}$ — Лобелия.
4. *Сложноцветные (Compositae)* Одно из самых крупных семейств растений. Кроме привычных трубчатых, воронковидных, язычковых и ложноязычковых цветков встречаются также двугубые (род Мутизия (*Mutisia*) — см. рис. 14.9). На островах Тихого и Атлантического океана формируются так называемые «капустные деревья» — древовидные сложноцветные (см. рис. 14.9)
 Формула цветка: $*\vee\uparrow K_0C_{(5\vee 3)}A_{(5)}G_{(\bar{2})}$ или однополые, или стерильные.
5. *Гудениевые (Goodeniaceae)* Преимущественно древовидные растения, обладающие специальным приспособлением для сбора пыльцы — пыльцевой чашей под рыльцем. Обитают главным образом в Австралии и на островах Океании.
6. *Вахтовые (Menyanthaceae)* Обычно не относились к этому порядку, но последние данные (анализ ДНК, химический состав, очередное листорасположение, млечники) заставляют сблизать это внетропическое семейство не с Горечавковыми, а с Астровыми. Болотноцветник (*Nymphoides*) — пример *конвергенции* (сходственной эволюции) с Кувшинковыми (см. рис. 14.9).
 Формула цветка: $*K_{(5)}C_{(5)}A_5G_{(2)}$
7. *Стилидиевые (Stylidiaceae)* Мелкие, часто подушковидные растения Южного полушария. Отличаются от прочих Астровых отсутствием млечников и синкарпным гинецеем. У многих представителей цветков асимметричный.

Рис. 14.9. (ниже) Порядки Ворсянковые и Астровые. Адоксовые: 1 — Адокса (верхний цветок 4-членный); Жимолостные: 2 — Линнея; Ворсянковые: 3 — Скабиоза, 4 — цветок (видна внешняя чашечка); Валериановые: 5 — Валериана, 6 — цветок; Брунониевые: 13 — Брунония, 14 — цветок; Калицеровые: 16 — Калицера, соцветие, 17 — периферический цветок; Колокольчиковые: 9 — Сфеноклея из пор. Яснотковые, 10 — ее развернутый венчик, 15 — Сифокампилус; Сложноцветные: 18 — Мутизия, 19 — Уилксия (фрагмент), 21 — растение в целом; Гудениевые: 20 — Сцевола, цветок; Вахтовые: 11 — Болотноцветник, 12 — цветок Вахты; Стилидиевые: 8 — Стилидиум, целое растение, 7 — цветок.

⁴Включая семейство Лобелиевые — см. рис, фиг. 15.



Глава 15

Классификация живого

Четырехцарственная система органического мира

Уровень интеграции	Царство	Некоторые его таксоны
Тканевый	Растения (Vegetabilia)	Высшие растения: мхи, папоротники, семенные
	Животные (Animalia)	Многоклеточные животные: кишечнополостные, черви, хордовые и т.п.
Клеточный (эукариотный)	Протисты (Protista)	«Водоросли», «грибы» и «простейшие» — красные, зеленые и бурые водоросли; шляпочные грибы; инфузории и мн.др.
Органоидный (прокариотный)	Бактерии (Bacteria)	Настоящие бактерии, актиномицеты, сине-зеленые водоросли, архебактерии и др.

Литература

- [1] Большой практикум по экологической анатомии покрытосеменных растений / А. К. Тимонин, А. А. Нотов; Твер. гос. ун-т. Тверь, 1993. Ч. 1. 106 с.
- [2] Большой практикум по экологической анатомии покрытосеменных растений / А. К. Тимонин, А. А. Нотов; Твер. гос. ун-т. Тверь, 1993. Ч. 2. С. 107–184.
- [3] Буш Н. А. Систематика высших растений. М., 1958. 535 с.
- [4] Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. М.;Л., 1935.
- [5] Ветшттейн Р. Руководство по систематике растений. Том II. Часть II. Высшие растения (Скрытосеменные). М., 1912. 501 с.
- [6] Вехов В. Н., Лотова Л. И., Филин В. Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений (вегетативные органы). М.: Изд-во МГУ, 1980.
- [7] Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М.: Мир, 1972.
- [8] Еленевский А. Г., Соловьева М. П., Тихомиров В. Н. Ботаника высших, или наземных, растений. М., 2000. 432 с.
- [9] Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. чл.-корр. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. М.: «Просвещение», 1978.
- [10] Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1964.
- [11] Игнатьева И. П., Андреева И. И. Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. М.: Изд-во ТСХА. Ч.1 - 1991, ч.2 - 1993.
- [12] Кернер А. Жизнь растений. Т. 1, 2. СПб., 1896.
- [13] Козо-Полянский Б. М. Курс систематики высших растений. Воронеж, 1965. 407 с.
- [14] Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989. 264 с.
- [15] Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л., 1936. 456 с.
- [16] Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Юрьев, 1914. 655 с.
- [17] Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб: Изд-во ХФИ, 1992.
- [18] Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Раздорский В. Ф., Уранов А. А. Ботаника. Т.1. Анатомия и морфология растений. Т. 2. Систематика растений. М., 1966.

- [19] Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Часть 1. Прологомены к построению филемы. СПб., 1994. 272 с.
- [20] Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Часть 2. СПб., Наука, 1997. 381 с.
- [21] Левина Р. Я. Классификация плодов. М.: Наука, 1989.
- [22] Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2000. 528 с.
- [23] Малеева Ю. В., Чуб В. В. Биология: Флора. Экспериментальный учебник для учащихся VII классов. М.: МИРОС, 1994. 400 с.: ил.
- [24] Мейен С. В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. М., 1987. 403 с.
- [25] Мейер К. И. Морфология архегониальных растений. М.: Изд-во МГУ, 1979.
- [26] Менинджер Э. Причудливые деревья. М.: Мир, 1970.
- [27] Мир культурных растений. Справочник. М., 1994. 381 с.
- [28] Новак Ф. А. Иллюстрированная энциклопедия растений. Прага, 1985 (на русском языке). 591 с.
- [29] Полевой В. В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989.
- [30] Рейвн П. и др. Современная ботаника: в 2-х т.: Пер. с англ. М.: Мир, 1990. 344 с., ил.
- [31] Сергиевская Е. В. Систематика высших растений. Практический курс. СПб, 1998. 448 с.
- [32] Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов растений М.: Просвещение, 1952.
- [33] Серебрякова Т. И. и др. Биология. Растения. 6–7 класс. М.: Просвещение, 1994.
- [34] Серебрякова Т. И., А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский, Н. И. Шорина Ботаника. Морфология и анатомия растений. Учебник для студентов педагогических институтов. М.: Просвещение, 1988.
- [35] Синнот Э. Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. литературы, 1963.
- [36] Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л., 1964.
- [37] Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М., 1966. 611 с.
- [38] Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- [39] Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.
- [40] Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка: Пер. с англ. М.: Мир, 1984. 512 с., ил.
- [41] Франке Г. и др. Плоды Земли. М., 1979.

- [42] Фрей-Висслинг А., Мюлеталлер К. Ультраструктура растительной клетки (пер. с англ.) М.: Мир, 1968. 453 с.
- [43] Chase et al. Phylogenetics of seed plants // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1993. Vol. 80. N. 3.
- [44] Chase M. W. et al. Higher-level systematic of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification / *Monocots: Systematics and Evolution*. 2000. P. 3–16.
- [45] Corliss J.O. An interim utilitarian [«user-friendly»] hierarchical classification and characterisation of protists // *Acta Protozool.* 1994. Vol. 33. N. 1. P. 1–51.
- [46] Dahlgren R. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // *Nord. J. Bot.* 1983. Vol. 3. N. 1. P. 119–150.
- [47] Esau K. *Plant anatomy*. N.-Y.;L., 1953. 735 p.
- [48] Savolainen V. et al. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on rbcL gene sequences // *Kew Bull.* Vol. 55. N 2. P. 257–309. 2000.
- [49] Soltis D. E. et al. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL and atpB sequences // *Bot. J. Linn. Soc.* N 4. P. 381–461. 2000.
- [50] Takhtajan A. L. *Diversity and classification of flowering plants*. N. Y., 1997. 663 p.
- [51] Taylor D.W., Hickey L.J. An aptian plant with attached leaves and flowers: implications for angiosperm origin // *Science*. 1990. Vol. 247. N. 9. P. 702–704.
- [52] Thorne R. An updated phylogenetic classification of the flowering plants // *Aliso*. 1992. Vol. 13. P. 365–389.

Предметный указатель

- Arabidopsis**
— *thaliana* 23
- Betonica**
— *officinalis* 17
- C₃-путь** 33
C₄-путь 35
CAM-метаболизм 35
CAM-растения 36
- Hedera**
— *helix* 24
- Heracleum**
— *sibiricum* 17
- Podostemonaceae** 18
- Stromatopteris** 18
- амилопласты** 12
антиклинальные деления 10
- вакуолизация** 7
веламен 14, 24
вечнозеленые 39
видоизменение органа 20
волокна 17
воска 6
- Гелиофиты** 34
гидатоды 37
гидрофиты 36
— погруженные 34
гиподерма 31, 34
гуттация 16
- деление** 7
дифференцировка 8
древесина 11
- запасяющая ткань** 12
зимнезеленые 39
зона
— дифференцировки 23
— растяжения 23
- инициаль** 10
- Камбий** 23
карбоксилирование 33
катафиллы 38
кладодии 18
клетки
— атрихогенные 13
— замыкающие 12
— инициальные 10
— побочные 13
— трихогенные 13
— центральные материнские 11
- клетки-спутницы** 15
клеточная стенка
— вторичная 7
— первичная 6
- колленхима** 17
колючки 38
корка 14
корпус 10
ксероморфное строение 31, 37
ксилема 14
кутикула 6, 30
кутин 6
- Летнезеленые** 39
лигнин 6, 7
листопад 37
- Матрикс** 6
мезофилл 30
меристема 10
— апикальная 10
— интеркалярная 10

— латеральная 10
— маргинальная 11
— раневая 11
метаксилема 15
метафлоэма 15
микориза 24
модульность 21

Паренхима 12
— древесная 15
— лучевая 15

пектин 6
перидерма 13
периклиналильные деления 10
перицикл 24
плазмодесмы 6
пневматофоры 24
покоящийся центр 11
пора 7
— окаймленная 7
пояски Каспари 16
примордий 11
прокамбий 11
протоксилема 14
протофлоэма 15
псевдоорган 19

растения
— водные 18
— насекомоядные 32
— паразитические 18, 24, 32
рибулозобисфосфат 33
рибулозобисфосфат-карбоксилаза 33
ризодерма 13
ритидом 14
рост 8

самоподобие 19
ситовидные трубки 15
скиофиты 34
склереиды 17

склереида 15, 17
сосуды 14
стела 23, 25
суберин 6
суккуленты
— листовые 38

Ткань

— трансфузионная 31
торус 7
транспирация 36
трахеиды 14
триозофосфат 33
трихомы 13
туника 10
тургор 7

усики 38
устычная щель 13

Феллема 13
феллоген 11, 24
феллодерма 13
филлодии 38
флоэма 14
— вторичная 16
фотодыхание 34

хлоренхима 12

целлюлозные микрофибриллы 6
цикл Кальвина 33
цитокинин 24

чечевички 13
чешуи
— луковичные 38

экзодерма 14
энации 18
эндодерма 23, 25, 31
эпидерма 12