

Ишмуратова М.Ю., Максутбекова Г.Т.

БОТАНИКА

учебное пособие

Жезказган
2019

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН

Жезказганский университет имени О.А.Байконурова

Ишмуратова М.Ю., Максутбекова Г.Т.

БОТАНИКА

учебное пособие

Жезказган
2019

УДК 34.29.01:34.31.27

ББК 72.4

Ж21

РЕЦЕНЗЕНТЫ:

М.А. Мукашева - профессор кафедры физиологии Карагандинского государственного университета имени академика Е.А.Букетова, доктор биологических наук

Г.Ж.Мырзалы – доцент кафедры биология и физическое воспитание Жезказганского университета имени О.А.Байконурова, кандидат биологических наук

Ишмуратова М.Ю., Максутбекова Г.Т. Ботаника. Учебное пособие.

- Жезказган: АО «ЖезУ», 2019. – 237 с.

ISBN 987-601-06-4580-6

Курс «Ботаника» является обязательной дисциплиной при подготовке студентов биологических, биотехнологических, сельскохозяйственных и фармацевтических специальностей. Ботаника, как комплекс биологических наук, состоит из морфологии, анатомии, систематики, эмбриологии, физиологии, географии, экологии и геоботаники растений. Разделы ботаники, такие как анатомия, морфология, систематика, география, физиология и размножение растений, тесно связаны с экологией, интродукцией растений, дендрологией, биоорганической химией, фармакогнозией, и овладение этими знаниями необходимо будущим специалистам во многих отраслях науки, образования и производства. Для рационального освоения природной флоры и использования растений необходимо изучение разнообразия таксонов и растительных форм, их строения, размножения, путей питания, жизненных условий.

Учебное пособие предназначено для студентов фармацевтических, биологических, биотехнологических и сельскохозяйственных специальностей, преподавателей ВУЗов и колледжей.

УДК 34.29.01:34.31.27

ББК 72.4

Утверждено и разрешено к печати советом АО «ЖезУ имени О.А.Байконурова» Министерство образования и науки Республики Казахстан.

ISBN 987-601-06-4580-6

© М.Ю. Ишмуратова, Г.Т.Максутбекова, 2019

© АО «ЖезУ», 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение	5
Глава 1. Растения – источник жизни на земле. Основные черты строения и жизнедеятельности растительных организмов. Связь ботаники с другими дисциплинами	
1.1 Краткий исторический очерк развития ботаники, как науки	7
1.2 Роль растений в эволюции и поддержании жизни на земле	14
1.3 Роль растений для человека	17
Глава 2. Клеточная теория. Строение растительной клетки. Строение и функции органоидов растительной клетки. Свойства растительной клетки	
2.1 Особенности строения растительной клетки	19
2.2 Строение ядра и деление клетки	32
2.3 Клеточная теория	37
2.4 Сходство и различия между растениями, животными и грибами	39
Глава 3. Растительные ткани	
3.1 Классификация тканей. Образовательные ткани	41
3.2 Постоянные ткани. Покровные ткани	44
3.3 Абсорбционные ткани	52
3.5 Фотосинтезирующие ткани	54
3.6 Проводящие ткани. Проводящие пучки	55
3.7 Запасающие ткани	58
3.8 Выделительные, или секреторные, ткани	59
3.9 Механические ткани	65
Глава 4. Вегетативные и генеративные органы растений	
4.1 Вегетативные органы растения: корень. Типы корневых систем. Морфология, анатомия и физиология корня. Видоизменения корней	68
4.2 Вегетативные органы растения: побег и системы побегов. Морфология, анатомия и физиология стебля. Типы строения стебля. Видоизменения стеблей	78
4.3 Вегетативные органы растения: лист. Морфология и анатомия листа. Простые и сложные листья. Видоизменения листьев	93
4.4 Генеративные органы растения: цветок, плод, семя. Строения цветка. Классификация. Опыление. Оплодотворение. Классификация плодов и семян	103
Глава 5. Систематика растений	
5.1 Систематика растения. Низшие растения. Бактерии и сине-зеленые водоросли. Общие и отличительные черты. Размножение, распространение, значение в природе и в жизни человека	118
5.2 Водоросли. Общая характеристика. Строение клеток, размножение, распространение, значение в природе и в жизни человека	128

5.3 Низшие и высшие грибы. Лишайники. Строение клеток вегетативного и плодового тела, способы размножения	137
5.4 Высшие растения. Отделы Мохообразные и Плаунообразные. Классификация. Значение в природе и в жизни человека	151
5.5 Отделы Хвоцеобразные и Папоротникообразные. Классификация. Значение в природе и в жизни человека	158
5.6 Семенные растения: Голосеменные и Оболочкосеменные. Общая характеристика. Строение вегетативных и репродуктивных органов	163
5.7 Отдел Покрытосеменные. Деление на классы Двудольных и Однодольных. Основы систематики цветковых растений	173
5.8 Класс Двудольные. Характеристика семейств Магнолиевые, Лимонниковые, Лавровые, Нимфейные, типичные представители и практическое значение	177
5.9 Характеристика семейств Барбарисовые, Лютиковые, Маковые, Гвоздичные, типичные представители и практическое значение	181
5.10 Характеристика семейств Гречишные, Буковые, Березовые, Зверобойные, Фиалковые, типичные представители и практическое значение	191
5.11 Характеристика семейств Крестоцветные, Вересковые, Мальвовые, Крапивные, типичные представители и практическое значение	196
5.12 Характеристика семейств Розоцветные, Бобовые. Льновые, Крушиновые, типичные представители и практическое значение	201
5.13 Характеристика семейств Аралиевые, Зонтичные, Пасленовые, Норичниковые, Подорожниковые, типичные представители и практическое значение	205
5.14 Характеристика семейств Губоцветные, Сложноцветные, типичные представители и практическое, типичные представители и практическое значение	211
5.15 Класс однодольные. Характеристика семейств Мелантиевые, Лилейные, Луковые, типичные представители и практическое, типичные представители и практическое значение	214
5.16. Характеристика семейств Ландышевые, Спаржевые, Ятрышниковые, Злаковые, типичные представители и практическое, типичные представители и практическое значение	217
Глава 6. География растений. Понятие об экологии и экологических факторах	
6.1 Экология растений	221
6.2 География растений	231
Список использованных источников	243

ВВЕДЕНИЕ

Ботаника является обще-теоретическим курсом, формирующим базовые знания для освоения практических навыков и умений по биологии, фармакогнозии, экологии, агрономии, лесному хозяйству, мелиорации и зеленому строительству. Растения имеют большое значение в поддержании гомеостаза окружающей среды, обеспечения человечества основными продуктами, необходимыми для его жизнедеятельности, как как продукты питания, корм для домашних животных, строительные и технические материалы, сырье для химической, фармацевтической и парфюмерно-косметической промышленности, материал для мелиорации и зеленого строительства.

Биологи, экологи, фармацевты, специалисты сельского и лесного хозяйства должны знать происходящие в растительной клетке и организме в целом процессы, учитывать взаимосвязь между внешним и внутренним строением растения для рационального и эффективного использования как отдельных таксонов, так и флоры в целом.

Ботаника как комплексная наук состоит из систематики, морфологии, анатомии, эмбриологии, физиологии, географии, интродукции, экологии и геоботаники растений. При преподавании ботаники должна прослеживаться тесная взаимосвязь с практическим освоением богатств растительного мира. Преподавание курса ботаники должно побудить интерес студентов к своей будущей специальности, к важности выигрышного использования богатой флоры Казахстана, бережному обращению к природе и глубокому пониманию рационального использования природных ресурсов. Изучение ботаники обеспечивает формирование научно-методических подходов к явлениям процессам, происходящим в органическом мире.

Ботанические знания зародились и быстро накапливались вместе с практической деятельностью человека. Первобытные люди при освоении раститетельных богатств (сбор плодов, семян, клубней, корневищ, травы) умели определять растения, отличать ядовитые объекты от съедобных, знали места произрастания и оптимальные сроки заготовки. В дальнейшем люди научились заготавливать растения прок и выращивать их самостоятельно.

В наши дни ботаника представляет собой большую самостоятельную многоотраслевую науку, в задачи которой входит нее только изучение отдельных видов или органов растений, но и совокупности растительных сообществ, как степи, луга, леса, пустыни и д.т. Важно понимание

Цель изучения дисциплины: Дать методологию изучения развития и строения растения как сложного организма, в клетках которого протекают специфические процессы жизнедеятельности, являющегося неотъемлемой

частью всего живого на планете и круговорота веществ в биосфере; исследовать как отдельно взятые растения, так и сообщества, из которых формируются основные типы растительного покрова.

Задачи обучения:

- освоение знаний по разнообразию морфологических и анатомических структур растений;
- изучение строения растительных клеток, из которых складываются органы и ткани;
- изучение закономерностей развития вегетативных и генеративных органов растений и их изменений в течение жизни;
- формирование знаний по систематике различных таксонов высших и низших растений;
- исследование основ географии и экологии растений;
- определение значения растений для природы и хозяйственной деятельности человека;
- привить навыки охраны флоры, особенно реликтовых, редких и исчезающих видов растений.

В процессе изучения ботаники студенты должны знать:

- отличительные особенности строения и функционирования растительной клетки, ее отличие от клеток животных и микроорганизмов;
- способы размножения различных групп растений;
- особенности строения и функции вегетативных и генеративных органов;
- основные таксономические единицы растительного мира, особенности строения и распространения высших и низших растений;
- растительность основных природных зон, приспособление растений в различным условиям существования, разнообразие жизненных форм;
- охраняемые растения Казахстана.

Учебное пособие предлагает развернутые лекции по основным разделам ботаники, как цитология, анатомия, морфология, систематика, введение в фитоценологию. Для закрепления полученных знаний предлагаются проверочные тесты с возможностью единичного и множественного выбора. В заключительной части приведен список использованных и рекомендованных источников литературы для более подробного ознакомления с разделами данной дисциплины.

Глава 1. Растения – источник жизни на земле. Основные черты строения и жизнедеятельности растительных организмов. Связь ботаники с другими дисциплинами

1.1 Краткий исторический очерк развития ботаники, как науки

Ботаника (от греческого «ботанэ» – растение, трава) – комплекс биологических наук о растениях [1]. Объектом изучения ботаники являются в первую очередь представители царства растения, а также фототрофные протоктисты – водоросли. В то же время в данном курсе рассматриваются отдельные вопросы по морфологии и систематике некоторых групп

фотоавтотрофных прокариот (цианобактерии), а также грибов и грибоподобных организмов.

С момента обособления человека от природы растения играют важную роль в его жизни, что находит отражение в мифах и древних книгах. Так, в Библии весь сюжет начинается с дерева добра и зла. По иудейской версии – дерево жизни – финиковая пальма. По китайской мифологии, существует огромное персиковое дерево, которое поддерживает весь мир, и плоды которого едят боги, иногда люди. Мифология Японии описывает дерево жизни, растущее на горе Хорай. Сосна в Японии до сих пор символизирует вечность. В Египте деревом Вселенной почитали платан. В языческой Европе – дуб был символом Юпитера, лавр – Аполлона, мирт – Афродиты, яблоня – Юноны, тополь – Гермеса. В Риме священным деревом был инжир. Само слово храм на древнегерманском означало – роща. В Древней Скандинавии люди обожествляли ясень. Бессмертие давали яблоки (Древняя Русь), кельты, бритты обожествляли омелу и падуб.

Ботаника как наука сформировалась более 2000 лет назад. Первые датированные сведения о растениях содержатся в клинописных таблицах Древнего Востока. Много полезных сведений о растениях содержится в письменных источниках Индии, Египта, Передней Азии, Китая, Древней Греции и Рима.

Истоки неосознанного изучения флоры находят в неолите, около 8000 лет до н.э. Именно к этому периоду относится первый виток интродукционной эволюции, когда человек начал выращивать хлебные злаки, одомашнивать животных. Эпицентр находится на территории Передней Азии и охватывает Палестину, Анатолию. Эти территории получили название плодородный полумесяц. Отсюда первые культуры начали распространяться на другие территории. Так, в Древний Египет они пришли 6000 лет до н.э., в Испанию – 4500 лет до н.э., на Британские острова – 3000 лет до н.э.

Основы ботаники как науки заложили древние греки. Древнегреческий философ и естествоиспытатель Теофраст (около 370-285 лет до н. э.) назван К. Линнеем «отцом ботаники». Большой вклад был внесен Аристотелем (384-322 лет до н.э.). Они обобщили накопленные сведения о разнообразии растений, их свойствах, приемах возделывания, размножения, способах использования, распространении по земле. Так, Теофраст приводит в своих трудах около 600 видов полезных растений, в числе которых входили не только европейские, но и завезенные из Азии виды.

Дальнейшее развитие ботаники, как прикладной науки, происходило под влиянием потребностей сельского хозяйства и медицины. Людям было важно различать съедобные и ядовитые растения, находить лекарственные виды, чаще всего по внешнему виду, что положило начало морфологии растений.

В средние века развития ботаники, как и других наук, происходило очень медленно. Это связано с ограниченной потребностью феодального строя, влиянием религиозных учений. Схоластический подход не приветствовал самостоятельного поиска знаний. Можно отметить единичные работы по выращиванию и изучению некоторых лекарственных растений.

После общего упадка естествознания в средние века ботаника начинает интенсивно развиваться с XVI в. Решительный перелом связан со сменой социально-экономических отношений – развивающийся капитализм требовал более полноценного применения природных ресурсов, в том числе и флоры. Данный период ознаменовался великими географическими открытиями (открытие и исследование Восточной Индии, Америки, Южной Африки, Австралии, островов Тихого океана и др.), которые внесли новые знания о растениях, их строении и способности обитать в различных природных условиях.

Накапливающиеся знания по растениям требовали систематизации и классификации. Совершенствуются методы фиксации и сохранения образцов растений. Так, создаются первые гербарные фонды, атласы с описанием и рисунками растений. Возникают тематические коллекции в ботанических садах.

Последние достижения в области изучения растений находят отражение в живописи, морфология растений достигает своего расцвета.

В XVII-XIX вв. происходит развитие и дифференциация ботаники на отдельные ботанические дисциплины и к первой половине XX в. складывается весь комплекс наук о растениях.

Основной раздел ботаники – систематика растений. Систематика описывает все ископаемые и современные растительные организмы, разрабатывает классификацию и создает научную основу для изучения филогении растений, то есть выявляет родство таксонов.

Морфология исследует особенности и закономерности внешнего строения растений. Основные успехи в этой области знаний были достигнуты преимущественно в XIX и XX вв. Исследование внутренней структуры растений – задача анатомии, которая зародилась в середине XVII в. после изобретения микроскопа, но главные открытия были также сделаны в XIX и XX вв.

Эмбриология – ботаническая дисциплина, изучающая закономерности образования и развития зародыша растений. Основы эмбриологии заложены во второй половине XVIII в., фундаментальные открытия были сделаны к началу XX в.

Физиология тесно связана с морфологией и биохимией растений. Начало физиологии было положено опытами по питанию растений, осуществленными во второй половине XVIII в. Еще Ван Гельмонт (1577-1644 гг.) пытался исследовать – откуда растения берут питательные вещества для своего тела. Однако, многие явления оставались непонятными, так как недостаточно была развита химия, не был открыт процесс фотосинтеза.

Ныне это активно развивающаяся наука, занимающаяся изучением происходящих в растениях процессов: фотосинтеза, транспорта веществ, водного обмена, роста, развития, дыхания.

Основы цитологии и гистологии зародились в XVII в. Благодаря изобретению Робертом Гуком (1635-1703 гг.) первого микроскопа (рис. 1). Именно Р. Гук в 1665 году впервые опубликовал описание клеточного строения растений и ввел термин “cellula” – клетка.

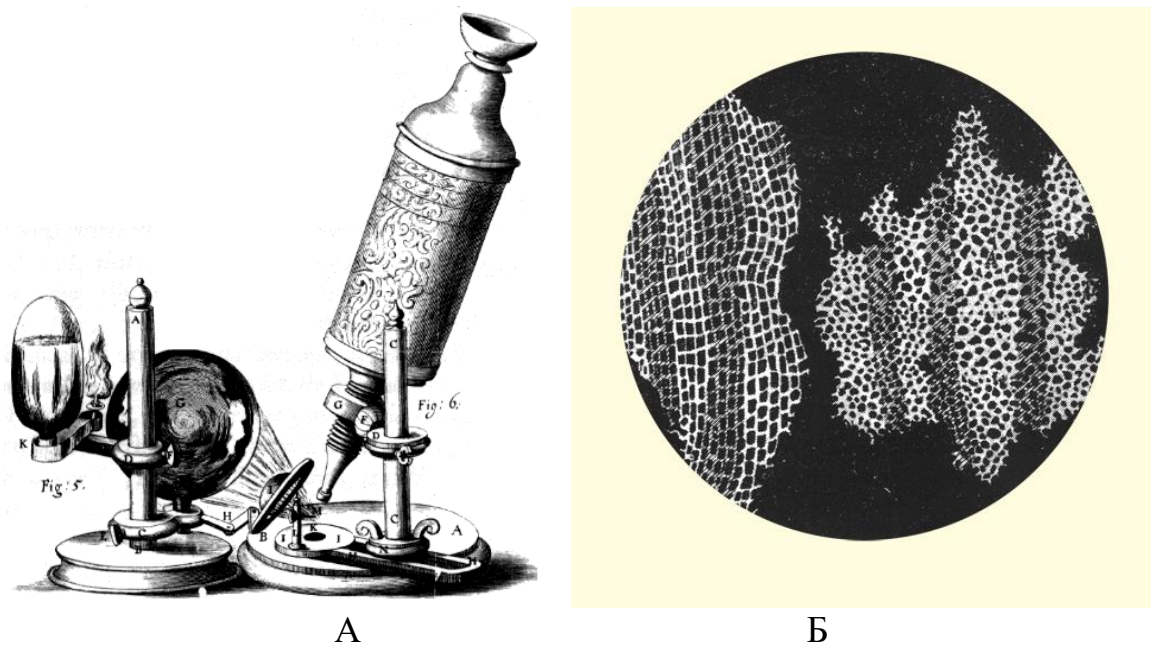


Рисунок 1. Микроскоп Р. Гука (А) и рисунки клеток растений (Б)

Впоследствии Марчелло Мальпиги (1628-1694 гг.) и Неемия Грю (1641-1712 гг.) публикуют результаты, положившие начало анатомии растений. Они не только описывали отдельные органы и ткани растений, но и пытались определить их функции. Важный вклад был внесен трудами М. Шлейдена (1804-1881 гг.) и Т. Шванна (1810-1882 гг.), которые сравнили клеточное строение растений и животных и разработали первичную клеточную теорию.

При дальнейшем развитии анатомии и морфологии растений ученые исследуют изменения тканей и органов в процессе индивидуального развития – цитогенеза, гистогенеза и органогенеза. В. Гофмейстер (1824-1877 гг.) подробно описал циклы развития споровых и семенных растений и доказал их принципиальное сходство. В конце XIX в. С.Г. Навашин (1857-1930 гг.) описал явление двойного оплодотворения у покрытосеменных растений.

География растений занимается изучением основных закономерностей пространственного распространения таксонов (видов, родов и более высоких) и растительных сообществ на Земле. Основы ее были заложены А. Гумбольдтом (1769-1859 гг.), который разрабатывал учение о природных зонах. Оно было доработано В.В. Докучаевым (1846-1903 гг.) и его учениками. Так, в конце XIX в. были определены основные положения фитоценологии и экологии.

Из ботанической географии к концу XIX в. выделилась геоботаника – наука, исследующая основные закономерности формирования, состава, структуры и функционирования растительных сообществ, а также особенности их пространственного распределения.

Эволюционное учение Ч. Дарвина (1809-1882 гг.) показало, что развитие растений, как и любого живого организма, являлось результатом длительной приспособительной эволюции.

В дальнейшем работы Э. Страсбургера, Ф. ван Тигема, Э. Джеффи легли в основу сравнительной анатомии и эволюционной морфологии растений.

Начинает развиваться палеоботаника, объектом которой являются ископаемые растения.

Экология растений выясняет отношение растительных организмов к факторам среды и взаимоотношения растений с другими организмами. Она возникла на стыке экологии и ботаники на рубеже XIX и XX вв. и в настоящее время это одна из важнейших отраслей знаний о природе.

Помимо фундаментальных ботанических дисциплин, выделяют ряд прикладных наук. Одна из них - ботаническое ресурсоведение, или экономическая ботаника, которая рассматривает все аспекты использования растений человеком.

В зависимости от объектов и методов их изучения, а также практических потребностей выделяют ряд других узких ботанических дисциплин [2]. В пределах морфологии растений выделяют карпологию - раздел знаний о плодах, из анатомии – палинологию, изучающую пыльцу и споры. Альгология изучает водоросли, бриология - мхи, птеридология - папоротники.

В XX-XXI веках наука претерпела большие изменения. Если раньше ею занимались отдельные ученые, зачастую энтузиасты, то сейчас наука стала важной производительной силой и поддерживается государством. Возникли государственные институты, лаборатории, коллективы ученых, которые проводят научные исследования. Изменились и возможности ученых за счет развития современной техники и смежных наук. Так, становится возможным применять возможности электронного микроскопа, органической химии, биохимии, биофизики. Расшифровка сведений о нуклеиновых кислотах и их роли в наследственности и изменчивости оказало огромное влияние на дальнейшее развитие всех разделов ботаники. Для современной науки характерно - расширение международных связей и междисциплинарные исследования.

В Казахстане изучение флоры начато путешественниками-натуралистами, как П.С. Паллас, П.П. Семенов-Таньшанский, А.И. Шренк. В начале XX в. на территорию республики были организованы экспедиции Л.С. Берга, П.П. Сушкина, М.А. Мензбира, Б.А. Федченко, И.Г. Борщова и других.

В первой половине XX в. открываются первые биологические станции: 1924 год – станция защиты растений (ныне Казахский научно-исследовательский институт защиты растений); 1932 год – Главный ботанический сад (ныне Институт ботаники и фитоинтродукции и Институт биологии и биотехнологии растений). Организованы институт ботаники (1945 г.) и почвоведения (1946). В регионах начинают работать Карагандинский ботанический сад (1940), Жезказганский ботанический сад (1939 г.), Илийский ботанический сад (1946 г.), Алтайский ботанический сад (1935 г.), Мангышлакский экспериментальный ботанический сад (1972 г.). Научную работу ведут сотрудники кафедр ботанического профиля.

Хочется отметить следующих исследователей-ботаников и их вклад в науку [2]:

1) Корнилова Валентина Степановна (1908-1973 гг.) – выдающийся палеоботаник Казахстана, д.б.н., профессор (рис. 2). Вся творческая

деятельность ее прошла в КазНУ (ранее КазГУ им. Кирова). Ее по праву считают основателем казахстанской школы палеоботаники. За время многолетних экспедиций Валентина Степановна обследовала территорию практически всего Казахстана. Результаты этих уникальных исследований – обнаружение более 40 новых местонахождений ископаемой флоры, описание более 20 ранее неизвестных науке видов растений. По совокупности опубликованных работ В.С. Корниловой была присуждена ученая степень доктора биологических наук (без защиты диссертации).

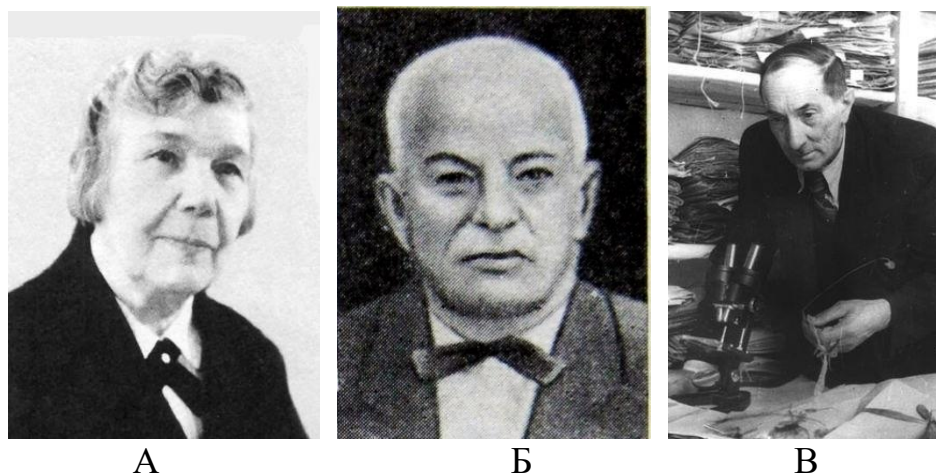


Рисунок 2. Исследователи – ботаники Казахстана: А - Корнилова В.С.,
Б - Павлов Н.В., В – Попов М.Г.

2) Павлов Николай Васильевич (1893-1971 гг.) - является одним из учредителей Национальной Академии Республики Казахстан, соратник и друг К. И. Сатпаева, первый академик – секретарь Отделения биологических и медицинских наук, первый директор Института ботаники АН КазССР, основатель ботанической науки в Казахстане. Его первые работы были посвящены флоре и растительности Кустанайской, Тургайской, Акмолинской областей (1921-1922 гг.). В 1946 в связи с образованием Республиканской Академии наук организован самостоятельный Институт ботаники, директором которого был избран Академик АН КазССР Н. В. Павлов. Возглавляя в течение 16 лет (1937-1953 гг.) сектор, а затем институт, он активно проводил работу по закладке основ планомерного развития многих направлений ботанической науки в Казахстане – флористика, систематика растений, ресурсоведение, геоботаника, интродукция растений, физиология, биохимия, генетика и селекция растений и др. Н.В Павлов автор ряда фундаментальных монографий и учебных пособий. Им опубликовано более 160 работ, среди которых около 20 монографий: трёхтомная «Флора Центрального Казахстана», уникальный труд – «Растительное сырьё Казахстана» (1947) удостоенный Государственной премии СССР.

Под руководством и редакцией Н. В. Павлова был составлен и издан монументальный девятитомник «Флора Казахстана» (1956-1966) и др. Н. В.

Павлов открыл и описал 2 новых рода и 140 новых для науки видов растений. Его имя увековечено в названиях более 20 новых видов растений.

3) Михаил Григорьевич Попов (1893-1955) - выдающийся учёный, работавший над сложными вопросами ряда разделов ботаники – систематики, флористики, ботанической географии, флорогенетики, эволюционного учения и т. д. С 1933 по 1938 гг. М. Г. Попов работал в Казахстане. В г. Алма-Ате он заведовал ботаническим сектором Казахстанского филиала Академии Наук СССР, а также возглавлял кафедру систематики высших растений Казахского Государственного университета, в котором воспитал ряд флористов и ботаников-географов.

Энергично исследовал флору и растительность Казахстана, Заилийского Алатау, Прибалхашья и других мест. Результатом явился ряд ценных публикаций – «Флора Алматинского государственного заповедника», «Растительный покров Казахстана», «Дикие и плодовые заросли окрестностей г. Алма-Ата». Он также описал много новых видов растений разных семейств. М.Г. Попов, изучив растительный покров Средней Азии и Казахстана, создал теорию развития флоры пустынных территорий, основу теории гибридизационных явлений в природе и значение их для эволюции высших растений. Является одним из энергичных авторов монументального многотомника «Флора СССР». Более 50 видов растений названы именем М. Г. Попова.

4) Виталий Петрович Голоскоков (1913-1985) - крупный флорист и систематик, ученик М.Г. Попова (рис. 3). Он – прекрасный знаток флоры и растительности гор, степей и пустынь территорий нашей Республики. В. П. Голоскоков является одним из основателей Отдела флоры высших растений и гербария Института ботаники АН КазССР, составителем и организатором девятитомника «Флора Казахстана», исполнителем и редактором двухтомного «Иллюстрированного определителя растений Казахстана», инициатором выпуска и редактором серийного издания «Ботанические материалы Гербария Института ботаники Академии наук Казахской ССР». Им описан один род и 50 новых для науки видов сосудистых растений. Собрал более 50 тыс. листов гербария, издал в виде эксикат в книге «Список растений Гербария флоры СССР», 190 видов растений, которые хранятся в самых крупных гербариях мира. 12 видов семенных растений и два вида грибов названы его именем.

5) Михайлова Валентина Михайловна (1915-1976) и Кукунов Мадиниет Каратаевич (1940-1998) - являются основателями ботанического ресурсоведения в Казахстане. Они занимались изучением технических, дубильных, медоносных и лекарственных растений Казахстана. Именно им принадлежит заслуга в изучении и популяции солодки в СССР. Под руководством Михайловой В.П. и Кукунова М.К. проведены работы по интродукции хозяйственно-ценных растений в Юго-Восточном, Южном и Западном Казахстане.

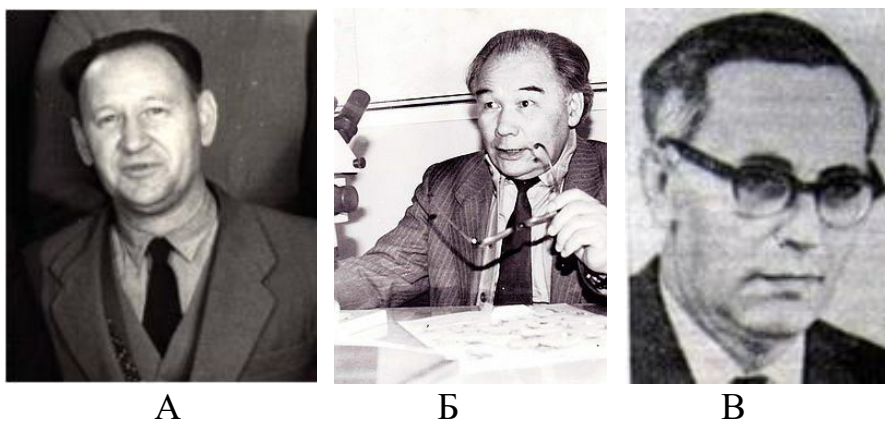


Рисунок 3. Исследователи – ботаники Казахстана: А – Голоскоков В.П.,
Б – Байтенов М.С., В – Быков Б.А.

6) Синицын Геннадий Степанович - знаменитый ученый, автор системы интродукции лекарственных растений в Казахстане. Принимал активное участие в работах по изучению алкалоидсодержащих растений, в частности, занимался изучением биологии и запасов эфедры хвощевой в Казахстане, а также культурой видов паслена птичьего и паслена дольчатого.

Он испытывал в культуре полезные растения, имеющие техническое, пищевое, ароматическое и лекарственное значение. Среди них были как местные (большинство), так и инорайонные и даже экзотические виды, в том числе неумеренно, интенсивно используемые и редкие в природе виды. Под руководством снс, к.б.н. Г.С. Синицына на экспериментальном участке института было испытано в культуре более 50 видов растений.

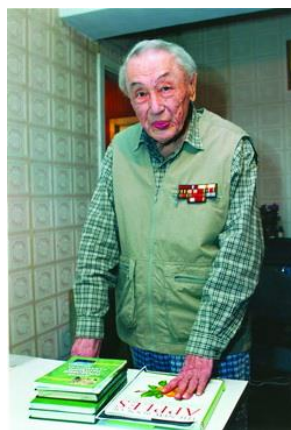
7) Байтенов Муслим Смаилович – ведущий флорист и систематик Казахстана, зоолог, автор систематики жуков-долгоносиков Казахстана и Средней Азии. Хороший художник. Д.б.н., г.н.с. Института ботаники и фитоинтродукции, профессор кафедры ботаники КазНУ. За 50 лет работы в системе академии ему довелось побывать с экспедициями от Карпат до Камчатки, от Новой Земли до Памира. Он автор 6 книг и 160 статей.

8) Быков Борис Александрович (1910-1970) - ведущий ученый, основатель геоботаники в Казахстане. Основные научные работы посвящены геоботанике, флористике и экологии растений. Провел ряд экспедиций по исследованию типов растительного покрова разных районов Казахстана. Разрабатывал общие положения геоботаники и фитоценологии. Один из руководителей геокомплексных исследований на территории Казахстана (1957-1962) и работ по проблемам рационального использования и улучшения пустынных пастбищ (1964 -1970). Провел классификацию пастбищ и сенокосов республики. Завершил работу по флороценогенетическому анализу степей и песчаных пустынь Казахстана, а также темнохвойных лесов Тянь-Шаня. Разрабатывает учения об экобиоморфах и роли биоценозов в эволюции растений. Автор учебника «Геоботаника» (2-е изд. 1957), словаря «Геоботаническая терминология» (1967) и монографий «Доминанты растительного покрова СССР» (т. 1-3, 1960-1965).

9) Байтулин Иса Омарович (1928) - ботаник, доктор биологических наук (1978), профессор (1980), академик НАН РК (1989), заслуженный деятель науки РК (1982) (рис. 4). Директор Главного ботанического сада (1975-1983), директор Института ботаники (1983-1988), академик-секретарь Отделения биологических наук (1988-1990), вице-президент НАН РК (1990-1994), директор Главного ботанического сада НАН РК (1994-1995), с 1995 г. почетный директор, заведующий лабораторией Института ботаники и фитоинтродукции. Им изучены корневые системы сельскохозяйственных растений на фоне различных способов возделывания, древесных интродуцентов и доминантных растений естественных фитоценозов, разработана классификация этих систем; проведено агрономическое и геоботаническое обследование территорий Актюбинской и Целиноградской областей, предложены рекомендации по использованию особенностей корневой системы в селекции растений, агротехнике и фитомелиорации.



А



Б

Рисунок 4. Исследователи – ботаники Казахстана: А – Байтенов И.О.,
Б - Джангалиев А.Д.

10) Джангалиев Аймак Джангалиевич (1903-2011) - ведущий интродуктор плодовых растений, селекционер. Являясь крупным специалистом в области ботаники, лесоведения и плодоводства, убедительно показал в своих научных работах, что проблемы сохранения и эффективного использования диких сородичей культурных растений являются чрезвычайно важными в связи с развитием генетической эрозии сортов важнейших сельскохозяйственных культур. Его работы доказали, что все современные сорта яблони и абрикоса происходят от диких сородичей Казахстана.

1.2 Роль растений в эволюции и поддержании жизни на земле

На Земле существует около 2-2,5 млн. видов организмов и около 500 млн. видов вымерло в предшествующие геологические эпохи. При всем многообразии живых организмов можно выделить несколько разных уровней организации живой материи: молекулярно-генетический, онтогенетический,

популяционно-видовой и биогеоценотический [3]. На каждом уровне строения живая материя характеризуется специфическими элементарными структурами и элементарными явлениями.

На молекулярно-генетическом уровне гены представляют элементарные структуры, способные к конвариантной редупликации и к мутациям.

На онтогенетическом уровне элементарной структурой живого следует считать особь, индивид, а элементарным явлением - онтогенез, то есть развитие особи от зарождения до смерти.

Основу популяционно-видового уровня представляет популяция, а процесс свободного скрещивания (панмиксия) - элементарное явление.

Биогеоценотический уровень жизни характеризуется элементарной структурой - биогеоценозом, элементарным явлением выступает обмен веществ и энергии.

При изучении живой материи выделяют несколько уровней ее организации: молекулярный; клеточный; тканевой; органный; онтогенетический; популяционный; видовой; биогеоценотический; биосферный. Каждому уровню соответствует своя биологическая наука, несколько биологических наук или раздел биологии. Так, на молекулярно-генетическом уровне живые организмы исследуются молекулярной биологией и генетикой; на клеточном - цитологией; на тканевом и органном – анатомией, морфологией и физиологией; на онтогенетическом - морфологией и физиологией; на популяционном – популяционной генетикой; на видовом – систематикой и эволюционным учением; на биогеоценотическом - геоботаникой, экологией, биогеоценологией; на биосферном - биогеоценологией.

Растения, как любые живые организмы, являются открытыми термодинамическими системами, способными к любому обмену веществом и энергией. Без поступления энергии извне эти системы не могут существовать и поддерживать свою целостность.

Растениям характерны все признаки живых организмов, как раздражимость, рост и развитие, дыхание, размножение, движение, обмен веществ и энергией, питание, выделение и др.

В глубокой геологической древности газовая оболочка земли практически не имела в своем составе кислорода. В протерозое (2600-570 млн. лет назад) происходят значительные изменения в атмосфере планеты, которое связано с появлением и жизнедеятельностью цианобактерий (сине-зеленых водорослей). Эта новая группа обладала способностью к кислородному фотосинтезу, то есть могла использовать H_2O в качестве донора электронов, при этом свободный кислород выделялся в атмосферу. Восстановительная атмосфера Земли превратилась в окислительную. Анаэробное живое население планеты постепенно сменилось на аэробное. Концентрация кислорода в результате жизнедеятельности цианобактерий постепенно повышалась и примерно 2 млрд. лет назад достигла 1 % от современной. Существенно изменяются и усложняются биогеохимические циклы. Накопление кислорода стало препятствием для циркуляции элементов в форме восстановленных соединений. Бактериальные архейские сообщества строгих анаэробов заменяются цианобактериальными со-

обществами (цианобактериальные маты), в которых главенствующую роль играют фотосинтезирующие прокариоты.

Изменение характера атмосферы оказалось главной предпосылкой появления строгих аэробов эукариот - этого важнейшего биологического события середины протерозоя. То есть благодаря деятельности растений появляются кислород-дышащие гетеротрофные организмы, существенно возрастает скорость жизненных процессов и процесс накопления органического вещества на планете.

Таким образом, особая роль растений в жизни на Земле состоит в том, что без них было бы невозможно существование животных и человека (рис. 5).

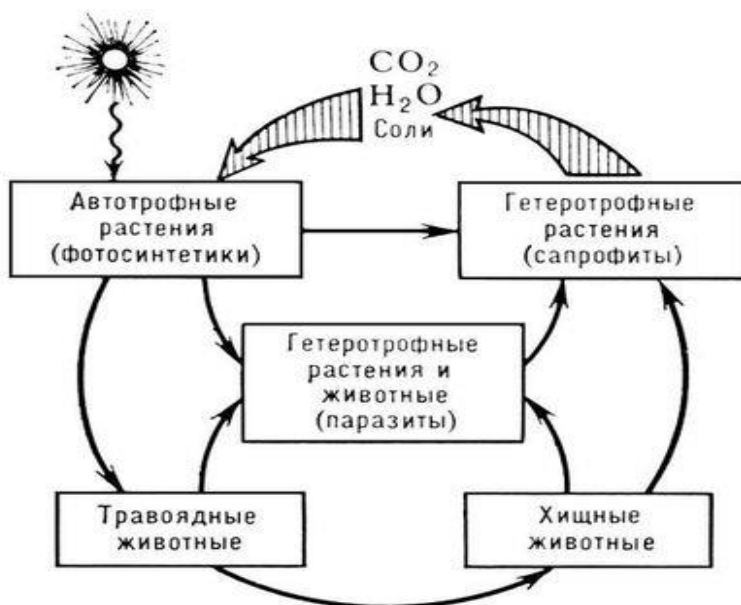


Рисунок 5. Взаимосвязи растений с другими группами живых организмов

Зеленые растения являются основной группой организмов, способных аккумулировать энергию Солнца, создавая органические вещества из неорганических. При этом растения извлекают из атмосферы диоксид углерода (углекислый газ) и выделяют кислород, поддерживая ее постоянный состав. Будучи первичными продуцентами органических соединений, растения являются определяющим звеном в сложных цепях питания большинства гетеротрофов, населяющих Землю.

Благодаря фотосинтезу и непрерывно действующей трансформации биогенных элементов создается устойчивость всей биосферы Земли и обеспечивается ее нормальное функционирование.

Элементы минерального питания также находятся в состоянии постоянного круговорота. Они всасываются растениями из почвы, переходят в новые соединения. Растениями питаются животные. Остатки растений и животных и растений разлагаются микроорганизмами, вещества минерализуются и снова переходят в почвенный слой.

Обитая в различных условиях, растения образуют растительные сообщества (фитоценозы), обуславливая разнообразие ландшафтов и

экологических условий для других организмов. При участии растений формируются почва, торф; скопления ископаемых растений образовали бурый и каменный уголь. Глубокие нарушения растительности неизбежно влекут за собой необратимые изменения биосферы и отдельных ее частей и могут оказаться губительными для человека как биологического вида.

1.3 Роль растений для человека

В настоящее время растения являются важнейшими источниками сырья, биологически активных веществ и пищи для человечества [1-3].

Пищевое значение растений общеизвестно. В качестве продуктов питания человека и корма для животных, как правило, используются части, содержащие запасные питательные вещества или сами вещества, извлеченные тем или иным образом. Плоды и семена многих видов используют для получения растительных масел. Большинство витаминов и микроэлементов также поступает вместе со свежей растительной пищей. Существенную роль в питании людей играют пряности и растения, содержащие кофеин - чай и кофе.

Техническое использование растений и продуктов из них осуществляется по нескольким основным направлениям. Наиболее широко применяются древесина и волокнистые части растений. Ценность древесины определяется потребностью в ней при изготовлении деревянных конструкций любых типов и при производстве бумаги. Сухая перегонка древесины позволяет получить значительное количество важных органических веществ, широко употребляемых в промышленности и в быту. Во многих странах древесина - один из основных видов топлива. Остро стоит вопрос о замене угля и нефти энергетически богатыми веществами, продуцируемыми некоторыми растениями. Несмотря на широкое распространение синтетических волокон, растительные волокна, получаемые из хлопчатника, льна, конопли, джута, липы сохранили большое значение при производстве многих тканей.

Для лечебных целей растения применяют очень давно. В народных и традиционных медицинах они составляют основную массу лекарственных средств.

Целебные свойства растений известны, как уже было сказано, с глубокой древности. С первого дня своего существования на Земле человек был подвержен различным заболеваниям. Обремененный тяжким недугом, он искал способ облегчить свои страдания и находил его в природе.

Проходили века, тысячелетия, а различные народы мира продолжали обращаться к окружающей среде в поисках спасения от самых разных недугов. У всех народов насчитывалось примерно одинаковое количество растений, используемых для врачевания. Число это обычно достигало около 3000. При этом каждый народ, в зависимости от географических условий, имел какие-то свои лекарственные растения.

По мере развития человеческого общества начали появляться различные науки. Одной из первых возникла научная медицина. Современная научная медицина отвергает знахарство, колдовские обряды и многое другое, что не

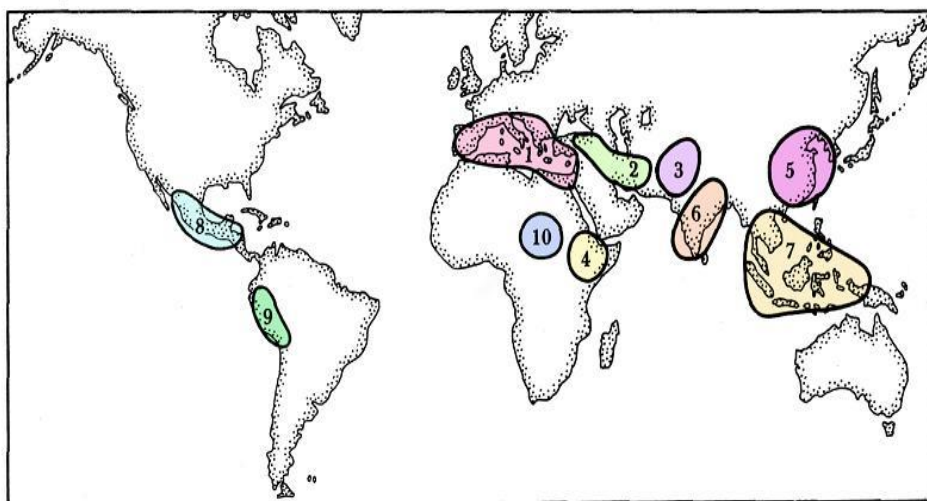
является полезным для врачевания. Однако и сейчас в народе хранятся и переходят из поколения в поколение сведения о способах врачевания недугов с помощью тех или иных лекарственных растений.

В научной медицине России примерно треть препаратов, применяемых для лечения, получают из растений. В Китае – до 90 % лекарственных средств готовят из растений. Считается, что с лечебными целями народы мира используют не менее 21000 видов растений и грибов. Около 30 % всех выпускаемых медицинских препаратов готовят из лекарственного растительного сырья.

Союз народной, традиционной и научной медицины открывает перед человечеством широкие перспективы лечения и предупреждения болезней методами, созвучными с природой, не нарушающими взаимодействия человека с окружающим миром. Стоит отметить, что в каждой стране существуют государственные фармакопеи, в которых определен перечень лекарственных растений и биологически активных веществ, разрешенных к применению в официальной медицине. Лишь благодаря проведенным исследованиям научная медицина взяла на вооружение действующие вещества описанных выше растений, целебный эффект которых до последнего времени не признавался, несмотря на то что в народе издавна использовали сушеницу при грудной жабе, а пустырником заменяли валериану. По мнению специалистов, лекарственные свойства многих растений еще предстоит исследовать.

Не менее 1000 видов растений разводят в декоративных целях.

Активно осуществляется выращивание растений для различных нужд человека (рис. б). Активное исследование растений позволило выявить ряд центров, которые послужили основой их окультурирования, а после распространения в других местах обитания.



Центры происхождения культурных растений (по Н.И.Вавилову, с изменениями): 1 – средиземноморский, 2 – переднеазиатский, 3 – среднеазиатский, 4 – эфиопский, 5 – китайский, 6 – индийский, 7 – индонезийский, 8 – мексиканский, 9 – перуанский, 10 – западносуданский

Рисунок 6. Центры происхождения культурных растений

Таким образом, изучение, охрана и рациональное использование растений является важной задачей современности, что позволяет поддерживать жизнь на планете земля и осуществлять устойчивое развитие.

Контрольные вопросы:

- 1 Какие признаки строения и жизнедеятельности растений позволяют относить их к живым организмам?
- 2 Укажите отличительные особенности строения животных и растительных организмов.
- 3 Какова роль зеленых растений в круговороте веществ в природе?
- 4 Какую роль сыграли растения в формировании современной почвенной и воздушной атмосферы?
- 5 Укажите основные сферы использования растений в жизни современного человека.
- 6 В каких отраслях необходимы знания по ботанике?
- 7 Для чего древние люди окультуривали растения?

Глава 2. Клеточная теория. Строение растительной клетки. Строение и функции органоидов растительной клетки. Свойства растительной клетки

2.1 Особенности строения растительной клетки

Клетка - основная форма организации живой материи, элементарная единица организма. Она представляет собой самовоспроизводящуюся систему, которая обособлена от внешней среды и сохраняет определенную концентрацию химических веществ, но одновременно осуществляет постоянный обмен со средой. Единственная клетка одноклеточного организма универсальна, она выполняет все функции, необходимые для обеспечения жизни и размножения. У многоклеточных организмов клетки чрезвычайно разнообразны по размеру, форме, внутреннему строению и выполняемым функциям [4].

Несмотря на огромное разнообразие, клетки растений характеризуются общностью строения - это эукариоты, имеющие оформленное ядро. От клеток других эукариот (животные, грибы) их отличают следующие особенности:

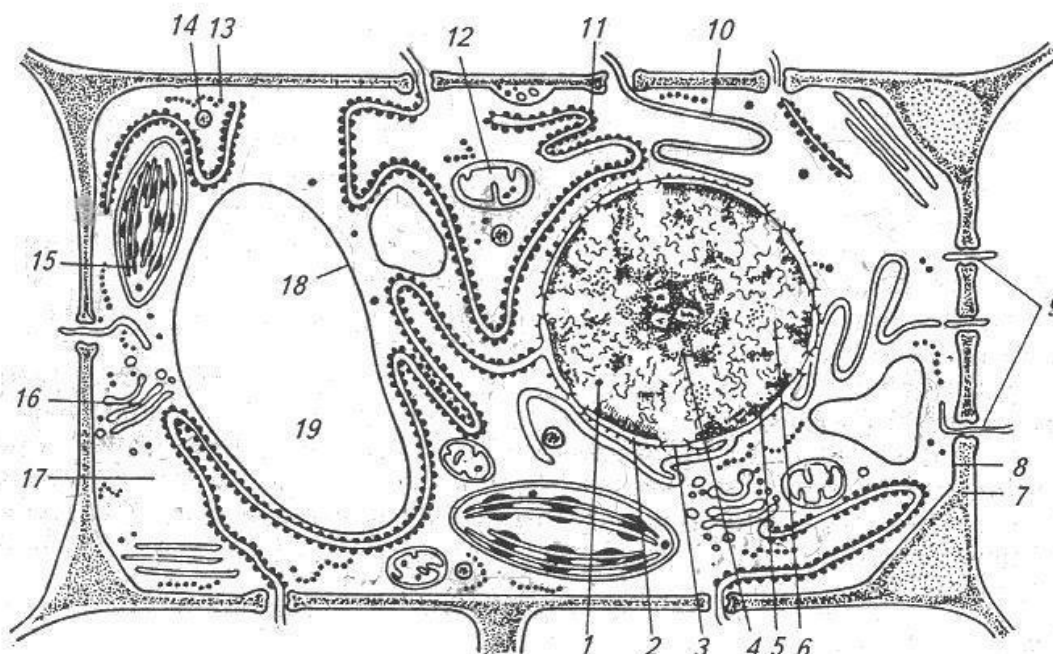
- 1) наличие пластид;
- 2) наличие клеточной стенки, основным компонентом которой является целлюлоза;
- 3) хорошо развитая система вакуолей;
- 4) отсутствие центриолей при делении;
- 5) рост путем растяжения;
- 6) взрослые клетки имеют постоянную форму.

Форма и размеры растительных клеток очень разнообразны. Клетки, диаметр которых по всем направлениям приблизительно одинаков, называются паренхимными; у прозенхимных клеток длина превышает их ширину в 5-6 и более раз. Размеры клеток большинства растений колеблются от 10 до 100 мкм (чаще всего 15-60 мкм), они видны только под микроскопом. Более крупными обычно бывают клетки, запасующие воду и питательные вещества. Мякоть плодов арбуза, лимона, апельсина состоит из столь крупных (несколько миллиметров) клеток, что их можно увидеть невооруженным глазом. Очень большой длины достигают некоторые прозенхимные клетки. Например, лубяные волокна льна имеют длину около 40 мм, крапивы - 80 мм. Число клеток в растении достигает астрономических величин. Так, один лист дерева насчитывает более 100 млн. клеток.

В растительной клетке можно различить три основные части [4]:

- 1) углеводную клеточную стенку, окружающую клетку снаружи;
- 2) протопласт – живое содержимое клетки;
- 3) вакуоль - пространство в центральной части клетки, заполненное водянистым содержимым - клеточным соком. Клеточная стенка и вакуоль являются продуктами жизнедеятельности протопласта.

Протопласт – активное живое содержимое клетки. Протопласт представляет собой чрезвычайно сложное образование, дифференцированное на различные компоненты, называемые органеллами (органоидами), которые постоянно в нем встречаются, имеют характерное строение и выполняют специфические функции (рис. 7).



1 – ядро; 2 – ядерная оболочка; 3 – ядерная пора; 4 – ядрышко; 5 – хроматин; 6 – карิโอплазма; 7 – клеточная стенка; 8 – плазмалемма; 9 – плазмодесмы; 10 – агранулярная эндоплазматическая сеть; 11 – гранулярная эндоплазматическая сеть; 12 – митохондрия; 13 – рибосомы; 14 – лизосома; 15 – хлоропласт; 16 – диктиосома; 17 – гиалоплазма; 18 – тонопласт; 19 – вакуоль

Рисунок 7. Строение растительной клетки

К органеллам клетки относятся ядро, пластиды, митохондрии, рибосомы, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, микротельца. Органеллы погружены в гиалоплазму, которая обеспечивает их взаимодействие. Гиалоплазма с органеллами, за вычетом ядра, составляет цитоплазму клетки. От клеточной стенки протопласт отделен наружной мембраной – плазмалеммой, от вакуоли – внутренней мембраной – тонопластом. В протопласте осуществляются все основные процессы обмена веществ.

Химический состав протопласта очень сложен и разнообразен [4, 5]. Каждая клетка характеризуется своим химическим составом в зависимости от физиологических функций. Основными (конституционными) классами соединений являются: вода (60-90%), белки (40-50% сухой массы протопласта), нуклеиновые кислоты (1-2%), липиды (2-3%), углеводы и другие органические соединения. В состав протопласта входят и неорганические вещества в виде ионов минеральных солей (2-6%). Белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы синтезируются самим протопластом.

Помимо конституционных веществ, в клетке присутствуют запасные вещества (временно выключенные из обмена) и отбросы (конечные его продукты). Запасные вещества и отбросы, как правило, накапливаются в клеточном соке вакуолей в растворенном виде или образуют включения– оформленные частицы, видимые в световой микроскоп. К ним относят вещества вторичного синтеза, изучаемые в курсе фармакогнозии, как терпеноиды, алкалоиды, полифенольные соединения и др.

По физическим свойствам протопласт представляет собой многофазный коллоидный раствор (плотность 1,03-1,1). Обычно это коллоидная система с преобладанием дисперсионной среды – воды. В живой клетке содержимое протопласта находится в постоянном движении, его можно заметить под микроскопом по передвижению органоидов и включений. Ток цитоплазмы называется также циклозом. Он обеспечивает лучшую транспортировку веществ и способствует аэрации клетки.

Цитоплазма – обязательная часть живой клетки, где происходят все процессы клеточного обмена, кроме синтеза нуклеиновых кислот, совершающегося в ядре. Основу цитоплазмы составляет ее матрикс, или гиалоплазма, в который погружены органеллы.

Гиалоплазма – сложная бесцветная, оптически прозрачная коллоидная система, она связывает все погруженные в нее органеллы, обеспечивая их взаимодействие. Гиалоплазма содержит ферменты и активно участвует в клеточном метаболизме, в ней протекают такие биохимические процессы, как гликолиз, синтез аминокислот, синтез жирных кислот и масел и др. Она способна к активному движению и участвует во внутриклеточном транспорте веществ.

Часть структурных белковых компонентов гиалоплазмы формирует надмолекулярные агрегаты со строго упорядоченным расположением молекул - микротрубочки и микрофиламенты. Микротрубочки – это тонкие цилиндрические структуры диаметром около 24 нм и длиной до нескольких микрометров, в основе которых лежит белок тубулин. Микротрубочки участвуют во внутриклеточном транспорте, поддержании формы протопласта. Микрофиламенты представляют собой длинные нити толщиной 5-7 нм, состоящие из сократительного белка актина, который крепится к плазмалемме, пластидам, элементам эндоплазматической сети, рибосомам, микротрубочкам (рис. 8). Микрофиламенты генерируют движение гиалоплазмы и направленное перемещение прикрепленных к ним органелл. Совокупность микротрубочек и микрофиламентов составляет цитоскелет.

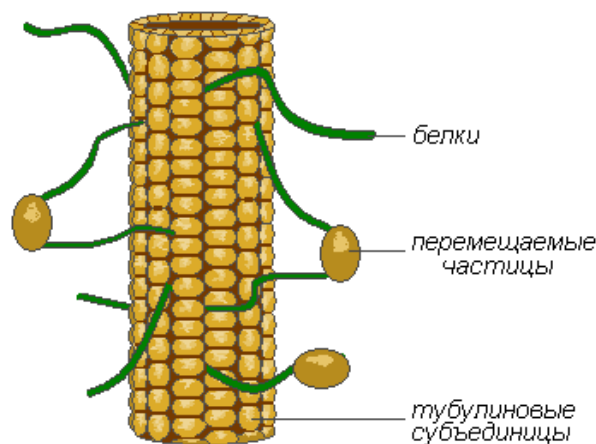


Рисунок 8. Строение микротрубочек

В основе структуры цитоплазмы лежат биологические мембраны – тончайшие (4-10 нм) пленки, построенные в основном из фосфолипидов и белков - липопротеидов. Молекулы липидов образуют структурную основу мембран. Фосфолипиды располагаются двумя параллельными слоями таким образом, что их гидрофильные части направлены наружу, в водную среду, а гидрофобные остатки жирных кислот – внутрь. Часть молекул белков располагается сплошным слоем на поверхности липидного каркаса с одной или обеих его сторон, часть их погружена в этот каркас, а некоторые проходят через него насквозь, образуя в мембране гидрофильные «поры» (рис. 9). Большинство мембранных белков представлено различными ферментами.

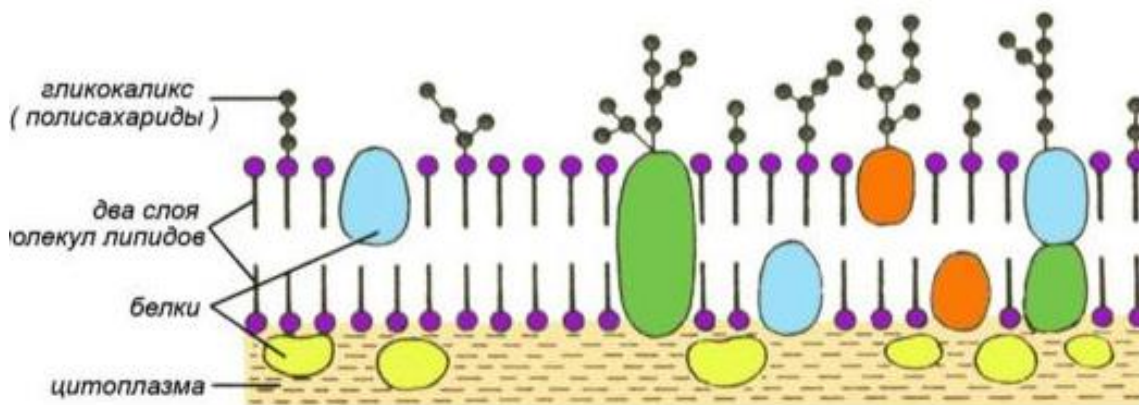


Рисунок 9. Схема строения биологической мембраны

Мембраны – живые компоненты цитоплазмы. Они отграничивают протопласт от внеклеточной среды, создают внешнюю границу органелл и участвуют в создании их внутренней структуры, во многом являясь носителем их функций. Характерной особенностью мембран является их замкнутость, непрерывность – концы их никогда не бывают открытыми. В некоторых особенно активных клетках мембраны могут составлять до 90 % сухого вещества цитоплазмы.

Одно из основных свойств биологических мембран – их избирательная проницаемость (полупроницаемость): одни вещества проходят через них с трудом или вообще не проходят (барьерное свойство), другие проникают легко. Пограничными мембранами протопласта являются плазмалемма – плазматическая мембрана и тонопласт, или вакуолярная мембрана.

Рибосомы – маленькие (около 20 нм), почти сферические гранулы, состоящие из рибонуклеопротеидов – комплексов РНК и различных структурных белков, не имеют мембранной структуры (рис. 10). Рибосомы располагаются в цитоплазме клетки свободно, или же прикрепляются к мембранам эндоплазматической сети. Располагаются рибосомы поодиночке либо группами из 4-40 (полисомы), они являются центрами синтеза белка в клетке.

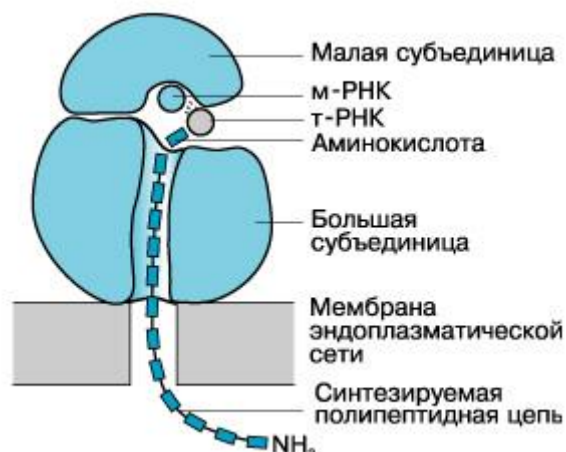


Рисунок 10. Схема строения рибосомы

Рибосома состоит из двух субъединиц (большой и малой), соединенных между собой ионами магния. Субъединицы образуются в ядрышке, сборка рибосом осуществляется в цитоплазме. Рибосомы обнаружены также в митохондриях и пластидах, но их размер меньше.

Эндоплазматическая сеть (эндоплазматический ретикулум) представляет собой разветвленную трехмерную сеть каналов, пузырьков и цистерн, ограниченных мембранами, пронизывающую гиалоплазму (рис. 11). Если на ее поверхности размещены рибосомы, то она носит название гранулярной, или шероховатой; без рибосом называется агранулярной, или гладкой. Агранулярная эндоплазматическая сеть принимает участие в синтезе жиров и других липофильных соединений (эфирные масла, смолы, каучук).

Эндоплазматическая сеть используется для транспортировки веществ. Эндоплазматические сети соседних клеток соединяются через цитоплазматические тяжи - плазмодесмы, которые проходят сквозь клеточные стенки. Эндоплазматическая сеть – центр образования и роста клеточных мембран. Она дает начало таким компонентам клетки, как вакуоли, лизосомы, диктиосомы, микротельца. При посредстве эндоплазматической сети осуществляется взаимодействие между органеллами.

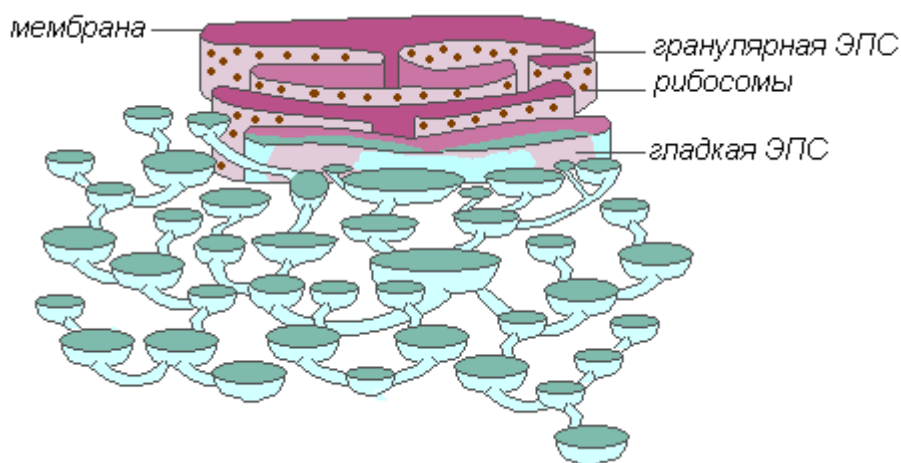


Рисунок 11. Схема строения эндоплазматической сети

Аппарат Гольджи назван по имени итальянского ученого К. Гольджи, впервые описавшего его в животных клетках. В клетках растений аппарат Гольджи состоит из отдельных диктиосом, или телец Гольджи и пузырьков Гольджи. Каждая диктиосома представляет собой стопку из 5-7 и более уплощенных округлых цистерн диаметром около 1 мкм, ограниченных мембраной (рис. 12). По краям диктиосомы часто переходят в систему тонких ветвящихся трубок. Число диктиосом в клетке сильно колеблется (от 10-50 до нескольких сотен) в зависимости от типа клетки и фазы ее развития. Пузырьки Гольджи различного диаметра отчленяются от краев диктиосомных цистерн или краев трубок и направляются обычно в сторону плазмалеммы или вакуоли.

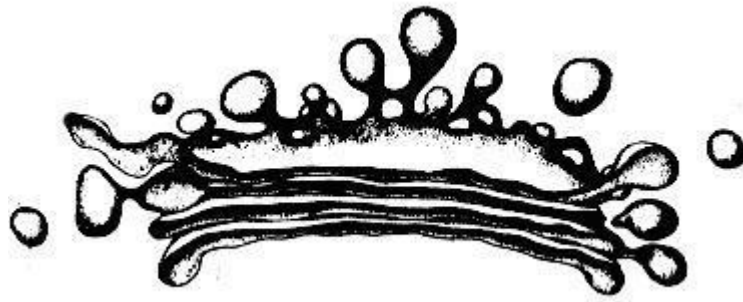
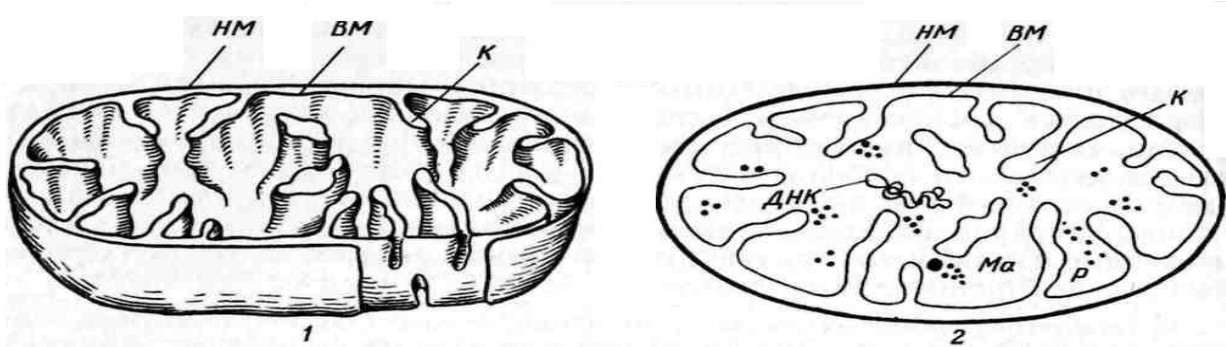


Рисунок 12. Схема строения диктиосомы

Диктиосомы являются центрами синтеза, накопления и выделения полисахаридов, прежде всего пектиновых веществ и гемицеллюлоз матрикса клеточной стенки и слизи.

Лизосомы - органеллы, отграниченные от гиалоплазмы мембраной и содержащие гидролитические ферменты, способные разрушать органические соединения. Лизосомы растительных клеток представляют собой мелкие (0,5-2 мкм) цитоплазматические вакуоли и пузырьки – производные эндоплазматической сети или аппарата Гольджи. Основная функция лизосом - локальный автолиз, то есть разрушение отдельных участков цитоплазмы собственной клетки, заканчивающееся образованием на ее месте цитоплазматической вакуоли. Другая функция лизосом – удаление изношенных или избыточных клеточных органелл, а также очищение полости клетки после отмирания ее протопласта.

Митохондрии - округлые или эллиптические, реже нитевидные органеллы диаметром 0,3-1 мкм, окруженные двумя мембранами. Внутренняя мембрана образует выросты в полость митохондрии – кристы, которые значительно увеличивают ее внутреннюю поверхность. Пространство между кристами заполнено матриксом. В матриксе находятся рибосомы и нити собственной ДНК (рис. 13).



VM – внутренняя мембрана митохондрии; *ДНК* – нить митохондриальной ДНК;
K – криста; *Ma* – матрикс; *HM* – наружная мембрана митохондрии; *P* – митохондриальные рибосомы

Рисунок 13. Схемы строения митохондрии в трехмерном

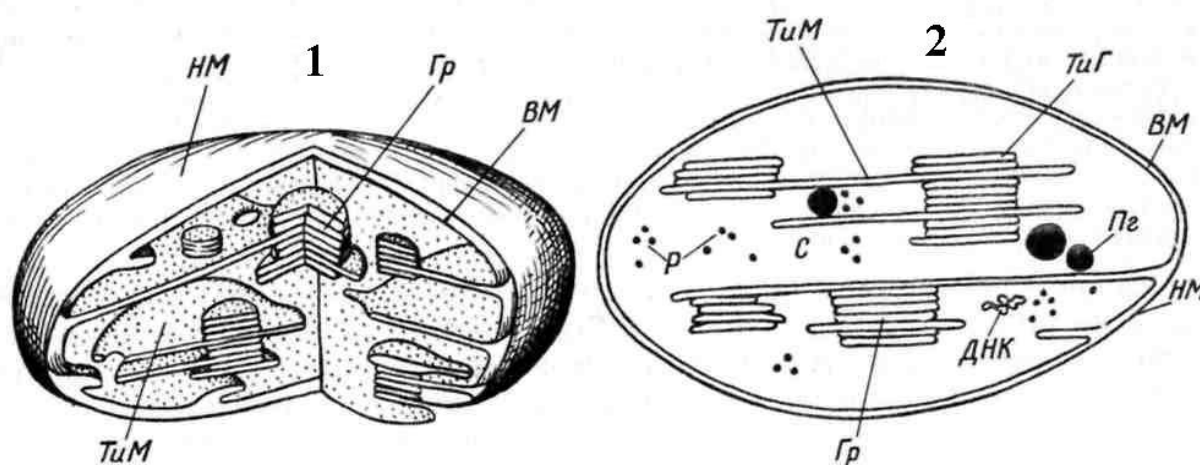
изображении (1) и на срезе (2)

Митохондрии называют силовыми станциями клетки. В них осуществляется внутриклеточное дыхание, в результате которого органические соединения расщепляются с высвобождением энергии. Митохондрии являются постоянными органеллами, которые не возникают заново, а распределяются при делении между дочерними клетками. Увеличение числа митохондрий происходит за счет их собственного деления.

Пластиды - органеллы, характерные только для растений. Различают три типа пластид: 1) *хлоропласты* (пластиды зеленого цвета); 2) *хромoplastы* (пластиды желтого, оранжевого или красного цвета) и 3) *лейкопласты* (бесцветные пластиды). Обычно в клетке встречаются пластиды только одного типа.

Хлоропласты имеют наибольшее значение, в них протекает фотосинтез. Они содержат зеленый пигмент *хлорофилл*, придающий растениям зеленый цвет, и пигменты, относящиеся к группе *каротиноидов*. Хлоропласты растений имеют форму двояковыпуклой линзы и размеры 4-7 мкм, они хорошо видны в световой микроскоп. Число хлоропластов в фотосинтезирующих клетках может достигать 40-50. У водорослей роль фотосинтетического аппарата выполняют *хроматофоры*, они значительно крупнее, число их в клетке – от 1 до 5.

Хлоропласты имеют сложное строение. От гиалоплазмы они отграничены двумя мембранами – наружной и внутренней (рис. 14).



Вм – внутренняя мембрана; *Гр* – грана; *ДНК* – нить пластидной ДНК; *НМ* – наружная мембрана; *Пг* – пластоглобула; *Р* – рибосомы хлоропласта; *С* – строма; *ТuГ* – тилакоид грани; *ТuМ* – межгранный тилакоид

Рисунок 14. Схема строения хлоропласта в трехмерном изображении (1) и на срезе (2)

Внутреннее содержимое называется строма. Внутренняя мембрана формирует внутри хлоропласта сложную, строго упорядоченную систему мембран, имеющих форму плоских пузырьков, называемых тилакоидами, которые собраны в стопки - граны, напоминающие столбики монет. Часто в

хлоропластах встречаются крахмальные зерна, это так называемый первичный, или ассимиляционный крахмал – временное хранилище продуктов фотосинтеза.

Основная функция хлоропластов – фотосинтез, образование органических веществ из неорганических за счет энергии света. Они поглощают энергию света и направляют ее на осуществление реакций фотосинтеза. Эти реакции подразделяются на светозависимые и темновые (не требующие присутствия света). Светозависимые реакции состоят в преобразовании световой энергии в химическую и разложении (фотолизе) воды. Они приурочены к мембранам тилакоидов. Темновые реакции – восстановление углекислого газа воздуха водородом воды до углеводов (фиксация CO_2) – протекают в строме хлоропластов. Наличие ДНК и рибосом указывает, как и в случае митохондрий, на существование в хлоропластах своей собственной белоксинтезирующей системы.

Лейкопласты - мелкие бесцветные пластиды (рис. 15). Они встречаются в основном в клетках органов, скрытых от солнечного света, таких как корни, корневища, клубни, семена. Строение их в общих чертах сходно со строением хлоропластов: оболочка из двух мембран, строма, рибосомы, нити ДНК аналогичны таковым хлоропластов. Однако, в отличие от хлоропластов, у лейкопластов слабо развита внутренняя мембранная система.

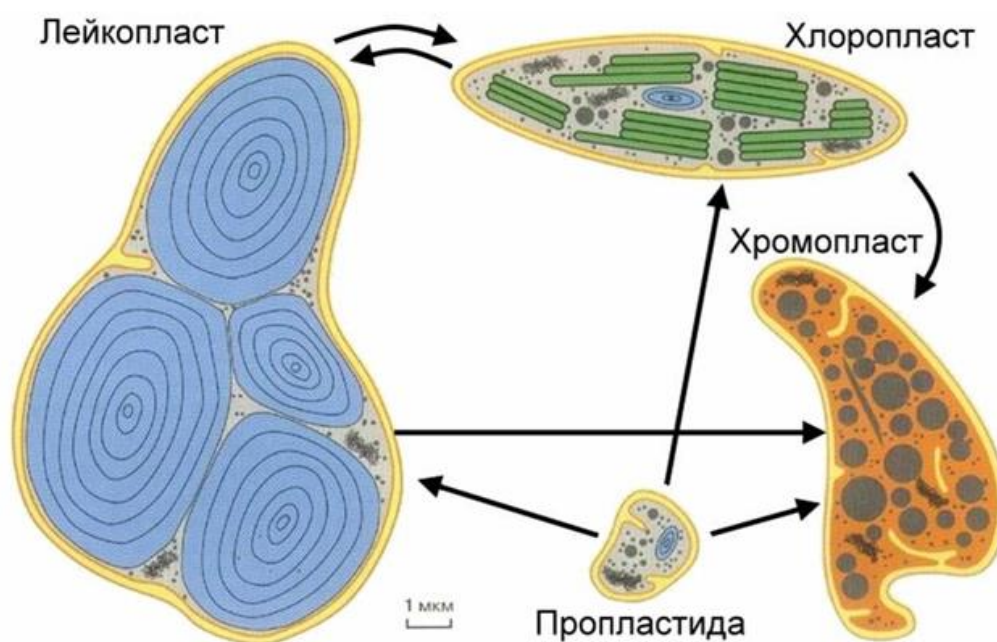


Рисунок 15. Схема строения и происхождения пластид

Лейкопласты – это органеллы, связанные с синтезом и накоплением запасных питательных веществ, в первую очередь крахмала, редко белков и липидов. Крахмал имеет вид зерен, в отличие от ассимиляционного крахмала хлоропластов, он называется запасным, или вторичным. Часто в клетках встречаются лейкопласты, не накапливающие запасные питательные вещества,

их роль еще до конца не выяснена. На свету лейкопласты могут превращаться в хлоропласты.

Хромопласты - пластиды оранжевого, красного и желтого цвета, который обусловлен пигментами, относящимися к группе каротиноидов. Хромопласты встречаются в клетках лепестков многих растений (ноготки, лютик, одуванчик), зрелых плодов (томат, шиповник, рябина, тыква, арбуз), редко - корнеплодов (морковь), а также в осенних листьях.

Внутренняя мембранная система в хромопластах, как правило, отсутствует. Хромопласты имеют более или менее сферическую форму. В некоторых случаях (корнеплоды моркови, плоды арбуза) каротиноиды откладываются в виде кристаллов различной формы. Кристалл растягивает мембраны хромопласта, и он принимает его форму: зубчатую, игловидную, серповидную, пластинчатую, треугольную, ромбовидную и др.

Значение хромопластов до конца еще не выяснено. Большинство из них представляют собой стареющие пластиды. Они, как правило, развиваются из хлоропластов, при этом в пластидах разрушаются хлорофилл и внутренняя мембранная структура, и накапливаются каротиноиды. Это происходит при созревании плодов и пожелтении листьев осенью. Косвенное биологическое значение хромопластов состоит в том, что они обуславливают яркую окраску цветков и плодов, привлекающую насекомых для перекрестного опыления и других животных для распространения плодов.

Вакуоли содержатся почти во всех растительных клетках (рис. 16). Они представляют собой полости в клетке, заполненные водянистым содержимым – клеточным соком.

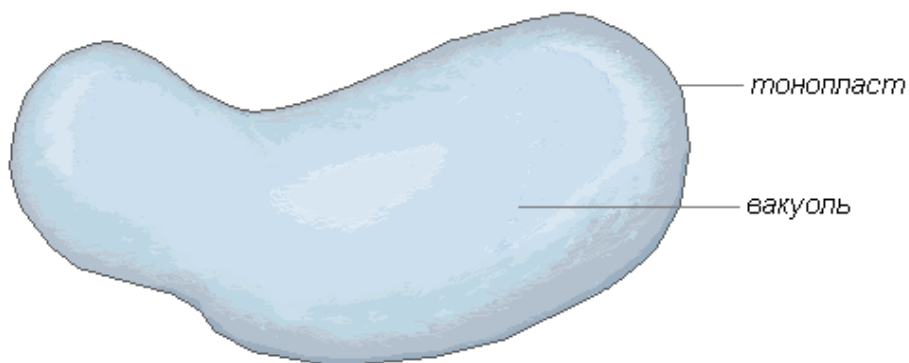


Рисунок 16. Схема строения вакуоли

От цитоплазмы клеточный сок изолирован избирательно проницаемой вакуолярной мембраной – тонопластом. Тонопласт выполняет барьерные и транспортные функции. Для большинства зрелых клеток растений характерна крупная центральная вакуоль, занимающая до 70-90 % объема клетки.

Клеточный сок представляет собой водный раствор различных веществ, являющихся продуктами жизнедеятельности протопласта, в основном, запасными веществами и отбросами. Реакция клеточного сока обычно слабокислая или нейтральная, реже щелочная. Вещества, входящие в состав

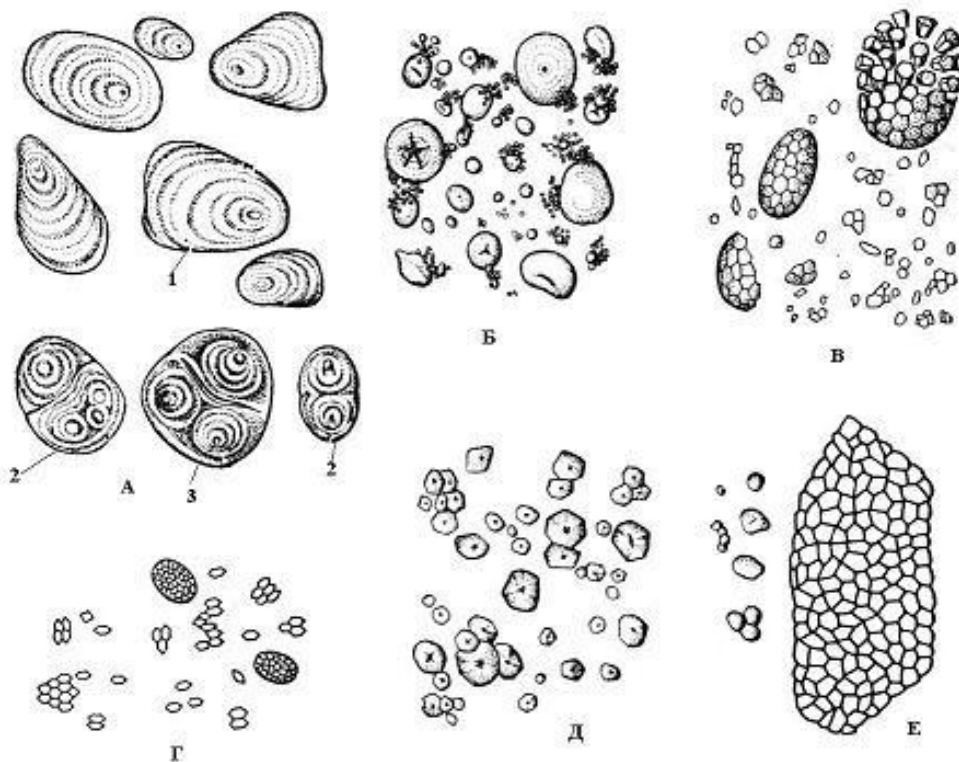
клеточного сока, чрезвычайно разнообразны. Это углеводы, белки, органические кислоты и их соли, аминокислоты, минеральные ионы, алкалоиды, гликозиды, танины, пигменты и другие растворимые в воде соединения. Большинство из них относится к группе эргастических веществ – продуктов метаболизма протопласта, которые могут появляться и исчезать в различные периоды жизни клетки. Многие вещества клеточного сока образуются только в растительных клетках.

Кроме функции накопления запасных веществ и отбросов, вакуоли в растительных клетках выполняют еще одну важную функцию – поддержание тургора. Поступающая в клеточный сок вода оказывает давление на постенный протопласт, а через него и на клеточную стенку, вызывая напряженное, упругое ее состояние, или тургор клетки.

Включения. Образование включений вызвано избыточным накоплением некоторых продуктов обмена веществ в определенных участках клетки – в вакуоли, гиалоплазме, различных органеллах, реже в клеточной стенке. Эти вещества часто выпадают в осадок в аморфном виде или в форме кристаллов – включений. Включения имеют определенную форму и хорошо видны в световой микроскоп. По наличию тех или иных включений, их форме и распределению можно отличить одни виды, роды и семейства растений от других, поэтому они часто служат важным диагностическим признаком при анализе лекарственного растительного сырья.

Включения представляют собой либо запасные вещества (временно выведенные из обмена веществ соединения), либо конечные продукты обмена [4-6]. К первой категории включений относятся крахмальные зерна, липидные капли и отложения белков; ко второй – кристаллы некоторых веществ.

Крахмальные зерна – наиболее распространенные включения растительных клеток. Форма, размер, количество в амилопласте и строение (положение образовательного центра, слоистость, наличие или отсутствие трещин) крахмальных зерен часто специфичны для вида растения (рис. 10). Обычно крахмальные зерна имеют сферическую, яйцевидную или линзовидную форму, однако у картофеля она неправильная. Наиболее крупные зерна (до 100 мкм) характерны для клеток клубней картофеля, в зерновке пшеницы они двух размеров – мелкие (2-9 мкм) и более крупные (30-45 мкм). Для клеток зерновки кукурузы характерны мелкие зерна (5-30 мкм). Сложные крахмальные зерна у риса, овса, гречихи (рис. 17).



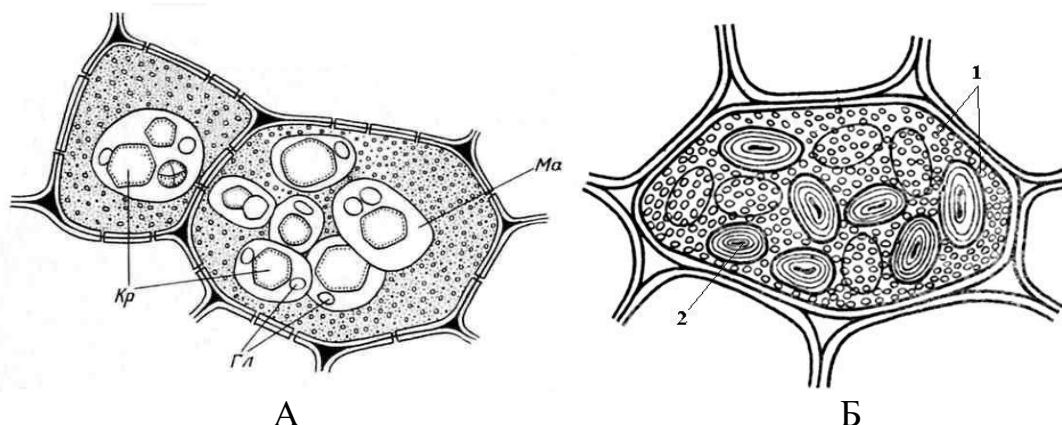
А – картофель; Б – пшеница; В – овес; Г – рис; Д – кукуруза; Е – гречиха; 1 – простое зерно; 2 – сложное зерно; 3 – полусложное зерно

Рисунок 17. Крахмальные зерна различных видов растений

Отложения крахмала широко распространены во всех органах растения, но особенно богаты им семена, подземные побеги (клубни, луковицы, корневища), паренхима проводящих тканей корней и стеблей древесных растений.

Липидные капли встречаются практически во всех растительных клетках. Жирные масла накапливаются у огромного количества растений и по своему значению являются второй после крахмала формой запасных питательных веществ. Особенно богаты ими семена и плоды. Семена некоторых растений (подсолнечник, хлопчатник, арахис) могут содержать до 40% масла от массы сухого вещества. Поэтому растительные жиры получают, главным образом, из семян.

Белковые включения в виде разнообразных аморфных или кристаллических отложений образуются в различных органеллах клетки. Наиболее часто белковые кристаллы можно встретить в ядре, реже - в гиалоплазме, стромах пластид, в расширениях цистерн эндоплазматической сети, матриксе пероксисом и митохондрий. В наибольшем количестве они откладываются в запасяющей ткани сухих семян в виде алейроновых зерен. Они характерны для запасяющих клеток семян масличных растений (лен, подсолнечник, тыква, горчица, клещевина и др.). Реже встречаются простые алейроновые зерна, не содержащие кристаллов, а только аморфный белок (бобовые, рис, кукуруза) (рис. 18).

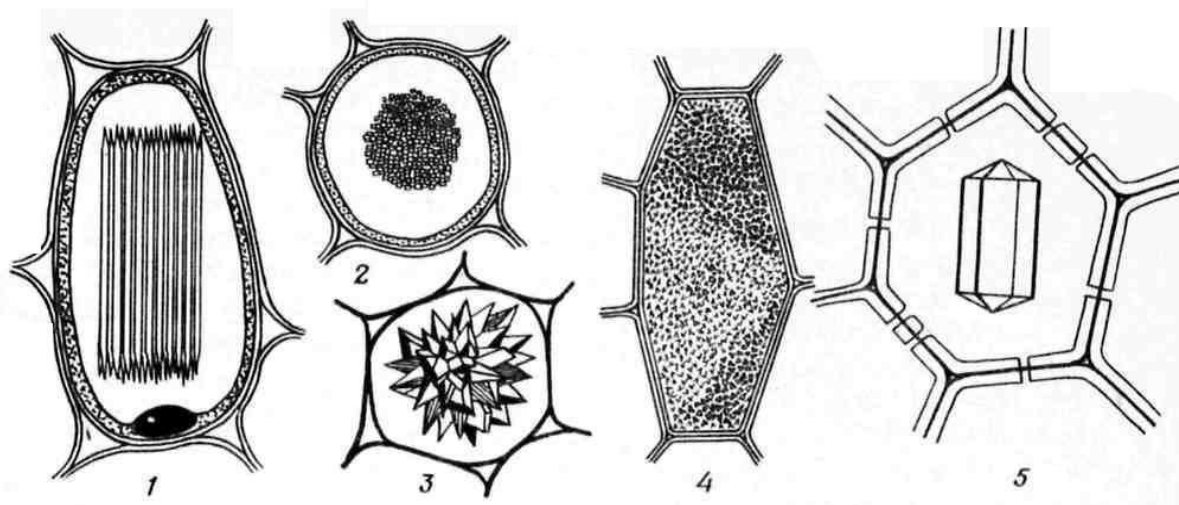


Кр – белковые кристаллы; *Гл* – глобиды; *Ма* – белковый матрикс; 1 - простые гранулы крахмала, 2 – алейроновые зерна

Рисунок 18. Алейроновые зерна в клетках эндосперма семян клещевины(А) и семян фасоли (Б)

Белки и вещества глобидов расходуются на рост и развитие проростка. Кристаллы кальция оксалата часто встречаются в растительных клетках. Они откладываются только в вакуолях. Форма кристаллов кальция оксалата довольно разнообразна (рис. 19) и часто специфична для определенных растений, что используется при диагностике отдельных типов клеток и видов растений.

В отличие от животных, которые выделяют избыток ионов во внешнюю среду вместе с мочой, растения, не имеющие развитых органов выделения, вынуждены накапливать их в тканях. Действительно, кристаллы образуются в больших количествах в тех органах и тканях, которые растения время от времени сбрасывают (листья и кора). Однако имеются данные, что кристаллы могут исчезать из вакуолей. В таком случае их можно рассматривать как место отложения запасного кальция.



1,2 – рафиды (1 – вид сбоку, 2 – вид на поперечном срезе); 3 – друза; 4 – кристаллический песок; 5 – одиночный кристалл

Рисунок 19. Формы кристаллов кальция оксалата

Клеточная стенка (клеточная оболочка) – характерный признак растительной клетки, отличающий ее от клетки животной. Клеточная стенка придает клетке определенную форму. Клеточная стенка придает клетке прочность и защищает протопласт, она уравнивает тургорное давление и препятствует, таким образом, разрыву плазмалеммы. Совокупность клеточных стенок образует внутренний скелет, поддерживающий тело растения и придающий ему механическую прочность.

Клеточная стенка бесцветна и прозрачна, легко пропускает солнечный свет. Обычно стенки пропитаны водой. Клеточная стенка состоит в основном из полисахаридов, которые можно подразделить на *скелетные вещества* и *вещества матрикса*. Скелетным веществом клеточной стенки растений является целлюлоза (клетчатка). У грибов скелетным веществом клеточной стенки является *хитин* – полисахарид, построенный из остатков глюкозамина. Хитин еще более прочен, чем целлюлоза.

Матрикс является сложной смесью полисахаридов, молекулы которых состоят из остатков нескольких различных сахаров и представляют собой более короткие, чем у целлюлозы, и разветвленные цепи. Матричные полисахариды определяют такие свойства клеточной стенки, как сильная набухаемость, высокая проницаемость для воды и растворенных в ней низкомолекулярных соединений, катионообменные свойства.

Клеточные стенки растений часто подвергаются химическим видоизменениям. Одревеснение, или лигнификация происходит в том случае, если в матриксе откладывается лигнин – полимерное соединение фенольной природы, нерастворимое в воде. Одревесневшая клеточная стенка теряет эластичность, резко повышается ее твердость и прочность на сжатие, снижается проницаемость для воды. Опробковение, или суберинизация происходит в результате отложения с внутренней стороны клеточной стенки гидрофобных полимеров – суберина и воска. Субериновая пленка практически непроницаема для воды и для газов, поэтому после ее образования клетка обычно отмирает. Опробковение характерно для стенок клеток покровной ткани пробки. Кутинизации подвергаются наружные стенки клеток покровной ткани эпидермы. Кутикула предохраняет растение от излишнего испарения воды с поверхности растения. Минерализация клеточной стенки происходит вследствие отложения в матриксе большого количества минеральных веществ, чаще всего кремнезема (оксида кремния), реже оксалата и карбоната кальция. Минеральные вещества придают стенке твердость и хрупкость. Отложение кремнезема характерно для клеток эпидермы хвощей, осок и злаков. Приобретенная в результате окремнения жесткость стеблей и листьев служит защитным средством против улиток, а также значительно снижает поедаемость и кормовую ценность растений.

У некоторых специализированных клеток наблюдается ослизнение клеточной стенки. При этом вместо целлюлозной вторичной стенки происходит

отложение аморфных, сильно гидратированных кислых полисахаридов в виде *слизей* и *камедей*, близких по химической природе к пектиновым веществам. Слизи хорошо растворяются в воде с образованием слизистых растворов. Выделяемая растительными клетками слизь выполняет различные функции. Так, слизь корневого чехлика служит в качестве смазки, облегчающей рост кончика корня в почве. Слизевые железки насекомоядных растений (росянка) выделяют ловчую слизь, к которой приклеиваются насекомые. Слизь, выделяемая наружными клетками семенной кожуры (лен, айва, подорожники), закрепляет семя на поверхности почвы и защищает проросток от высыхания.

2.2 Строение ядра и деление клетки

Ядро - основная и обязательная часть эукариотической клетки. Ядро является центром управления обменом веществ клетки, ее ростом и развитием, контролирует деятельность всех других органелл [4]. Ядро хранит генетическую информацию и передает ее дочерним клеткам в процессе клеточного деления. Ядро имеется во всех живых растительных клетках, исключение составляют только зрелые членики ситовидных трубок флоэмы. Клетки с удаленным ядром, как правило, быстро погибают.

Ядро – самая крупная органелла (рис. 20), его размер составляет 10-25 мкм. Очень большие ядра у половых клеток (до 500 мкм). Форма ядра чаще сферическая или эллипсоидальная, но в сильно удлинённых клетках может быть линзовидной или веретеновидной.

Клетка, как правило, содержит одно ядро. В молодых (меристематических) клетках оно обычно занимает центральное положение. По мере роста центральной вакуоли ядро смещается к клеточной стенке и располагается в постенном слое цитоплазмы.

По химическому составу ядро резко отличается от остальных органелл высоким (15-30%) содержанием ДНК – вещества наследственности клетки. В ядре сосредоточено 99% ДНК клетки. В ядре содержатся также в значительных количествах РНК (в основном иРНК и рРНК) и белки.

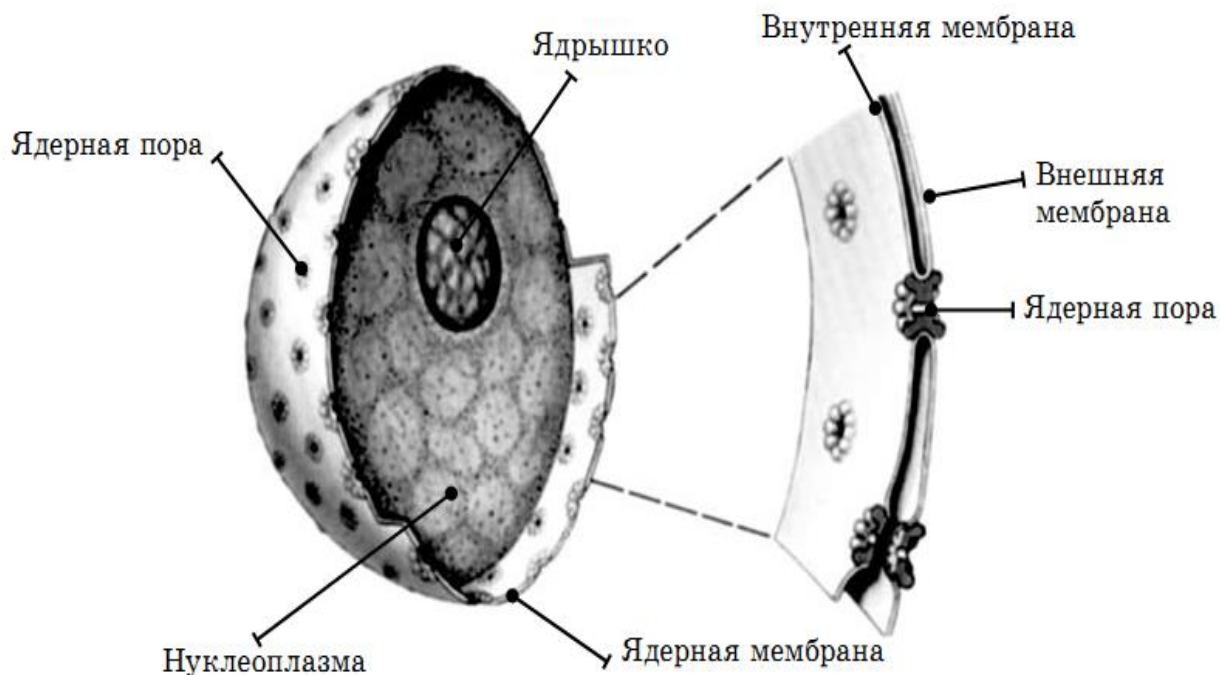


Рисунок 20. Схема строения ядра

Структура ядра одинакова у всех эукариотических клеток. В ядре различают хроматин и ядрышко, которые погружены в кариоплазму; от цитоплазмы ядро отделено ядерной оболочкой с порами.

Ядрышко - плотное, сферическое тельце диаметром 1-3 мкм. Обычно в ядре содержатся 1-2, иногда несколько ядрышек. Ядрышки являются основным носителем РНК ядра, состоят из рибонуклеопротеидов. Функция ядрышек – синтез рРНК и образование субъединиц рибосом.

Образование ядра в эволюции органического мира имело огромное значение:

1 Ядра, реализуя заключенную в хромосомах генетическую информацию, контролирует процессы, происходящие во всей клетке.

2 Именно через деление ядра реализуется процесс имтоза и мейоза.

3 Клетки в одним набором хромосом называют гаплоидной, с двойным – диплоидной. Могут встречаться и полиплоидные клетки. Митоз происходит во всех клетках, мейоз – только в специализированных. Число хромосом обычно четное.

4 Усложнение генетического аппарата сопровождается усложнением строения эукариотической клетки в сравнении с прокариотической (табл. 1), что привело к усложнению старых и появлению новых органелл, важнейшими из которых являются митохондрии и пластиды.

Возникновение новых ядер происходит за счет деления уже существующих. При этом ядро в норме никогда не делится простой перетяжкой пополам, поскольку такой способ не может обеспечить совершенно одинакового распределения наследственного материала между двумя

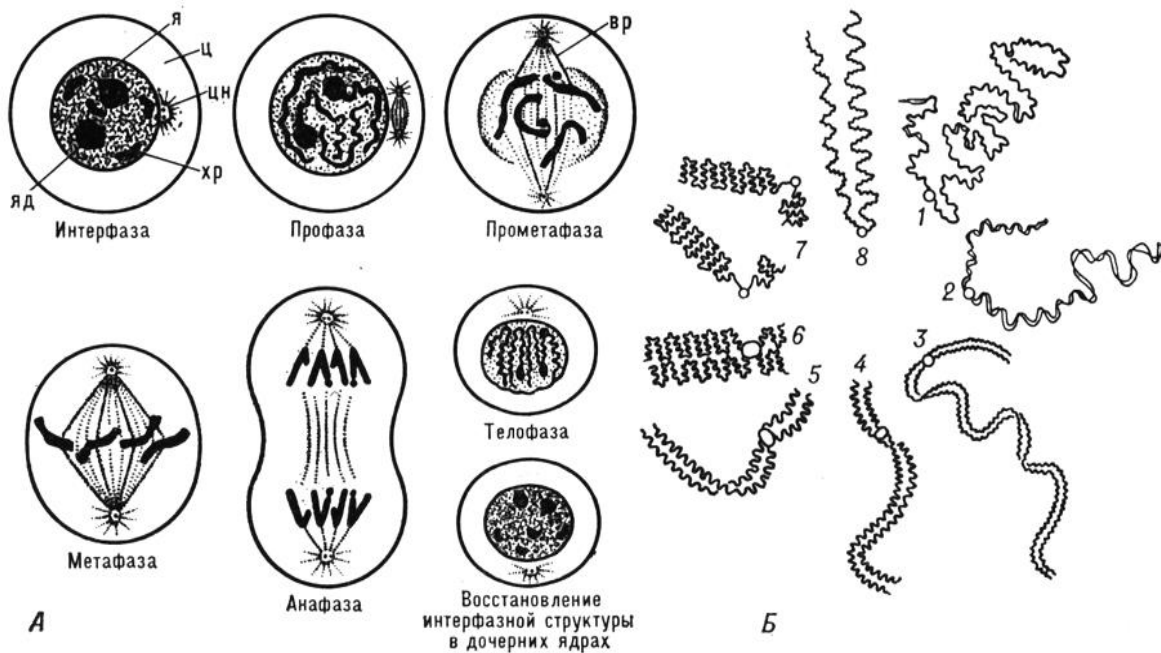
дочерними клетками. Это достигается с помощью сложного процесса деления ядра, называемого митозом.

Таблица 1. Основные особенности клеток прокариот и эукариот (по Л.И. Лотовой)

Признаки	Прокариоты	Эукариоты
Размеры клеток	1-10 мкм	10-100 мкм и более
Общие особенности организации организмов	Одноклеточные, колониальные, нитчатые, подвижные и неподвижные	Одноклеточные, колониальные (подвижные и неподвижные), нитчатые, многоклеточные
Наличие ядра	Нет оформленного ядра	Ядро морфологически хорошо выражено
Деление клеток	Перегородками или перетяжками	Делению клетки предшествует деление ядра. Перегородки развиваются центростремительно или центробежно
Плоидность	Гаплоидные организмы. Типичного полового процесса нет	Гаплоидные и диплоидные организмы. Есть половой процесс и редукционное деление ядра
Наличие межклеточных связей	Нет	Клетки связаны контактами разного типа, у растений – плазмодесмами
Отношение к кислороду	Анаэробы и аэробы	Только аэробы
Способы питания	Гетеротрофные и автотрофные (хемо- и фотосинтез)	Гетеротрофные и автотрофные (фотосинтез)
Пигменты фотосинтеза	Бактериофилл, бактериокаротин, хлорофилл А, каротин, фикоциан, фикоэритрин	Хлорофилл А, В, С, D, каротин, ксантофилл
Оболочки клетки	Муреиновая	Оболочки нет или состоит из полисахаридов: целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества

Митоз – это универсальная форма деления ядра, сходная у растений и животных. В нем различают четыре фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (рис. 21). Период между двумя митотическими делениями называется *интерфаза*.

В профазе в ядре начинают выявляться хромосомы. Сначала они имеют вид клубка из перепутанных нитей. Затем хромосомы укорачиваются, утолщаются и располагаются упорядоченно. В конце профазы исчезает ядрышко, а ядерная оболочка фрагментируется на отдельные короткие цистерны, неотличимые от элементов эндоплазматической сети, кариоплазма смешивается с гиалоплазмой. На двух полюсах ядра появляются скопления микротрубочек, из которых впоследствии образуются нити митотического веретена.



А – схема митоза, я – ядро, ц – цитоплазма, цн – центриоль, яд – ядрышко, хр – хромоцентр, вр – веретено деления; Б – схема изменения хромосом на различных этапах клеточного цикла: 1 - хромосомы в интерфазе; 2-7 - хромосомы при переходе к клеточному делению: 2-4 — в профазе, 5-6 - в прометафазе и метафазе, 7 - в анафазе; 8 - в телофазе

Рисунок 21. Схема клеточного цикла

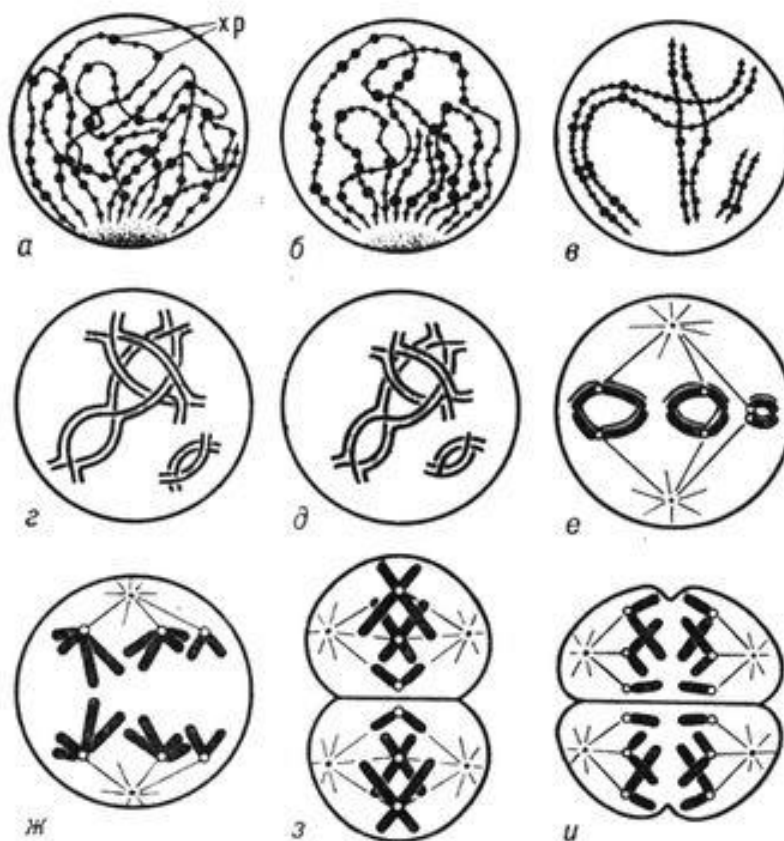
В метафазе хромосомы окончательно обособляются и собираются в одной плоскости посередине между полюсами ядра, образуя *метафазную пластинку*. Хромосомы образованы двумя сложенными по длине одинаковыми *хроматидами*, каждая из которых содержит одну молекулу ДНК. Хромосомы имеют перетяжку - *центромеру*, которая делит их на два равных или неравных плеча. В метафазе хроматиды каждой хромосомы начинают отделяться друг от друга, связь между ними сохраняется только в области центромеры. К центромерам прикрепляются нити митотического веретена.

В анафазе каждая хромосома окончательно разделяется на две хроматиды, которые становятся сестринскими хромосомами. Затем с помощью нитей веретена одна из пары сестринских хромосом начинает двигаться к одному полюсу ядра, вторая - к другому.

Телофаза наступает, когда сестринские хромосомы достигают полюсов клетки. Веретено исчезает, группирующиеся по полюсам хромосомы деконденсируются и удлиняются - они переходят в интерфазный хроматин. Появляются ядрышки, вокруг каждого из дочерних ядер собирается оболочка. Каждая дочерняя хромосома состоит всего из одной хроматиды. Достройка второй половины, осуществляемая путем редупликации ДНК, происходит уже в интерфазном ядре.

Продолжительность митоза колеблется от 1 до 24 часов. В результате митоза и последующей интерфазы клетки получают одинаковую наследственную информацию и содержат идентичные по числу, размеру и форме с материнскими клетками хромосомы.

Мейоз (редукционное деление ядра) – особый способ деления, при котором в отличие от митоза происходит редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное. У растений мейоз – важная часть спорогенеза (процесса образования спор). Мейоз состоит из двух последовательных делений, в каждом из которых можно выделить те же четыре стадии, что и в обычном митозе (рис. 22).



а-д – профазы 1, е – метафаза 1, ж – анафаза 1, з – метафаза 2, анафаза 2; хр - хромосомы

Рисунок 22. Схема мейотического деления

В профазе 1, как и в профазе митоза, хроматин ядра переходит в конденсированное состояние – образуются типичные для данного вида растения хромосомы, ядерная оболочка и ядрышко исчезают. Однако при мейозе гомологичные хромосомы располагаются не в беспорядке, а попарно, контактируя друг с другом по всей их длине. При этом спаренные хромосомы могут обмениваться между собой отдельными участками хроматид. В метафазе первого деления гомологичные хромосомы образуют не однослойную, а двухслойную метафазную пластинку. В анафазе первого деления гомологичные хромосомы каждой пары расходятся по полюсам веретена деления без продольного разъединения их на изолированные хроматиды. В результате в телофазе у каждого из полюсов деления оказывается уменьшенное вдвое, гаплоидное число хромосом, состоящих не из одной, а из двух хроматид. Распределение гомологичных хромосом по дочерним ядрам носит случайный характер.

Сразу после телофазы первого деления начинается второй этап мейоза – обычный митоз с разделением хромосом на хроматиды. В результате этих двух делений и следующего за ними цитокинеза образуются четыре гаплоидные дочерние клетки - тетрада. При этом между первым и вторым ядерными делениями интерфаза, а, значит, и редупликация ДНК, отсутствуют. При оплодотворении диплоидный набор хромосом восстанавливается.

Значение мейоза состоит не только в обеспечении постоянства числа хромосом у организмов из поколения в поколение. Благодаря случайному распределению гомологичных хромосом и обмену их отдельными участками, образующиеся в мейозе половые клетки содержат разнообразнейшие сочетания хромосом. Это обеспечивает разнообразие хромосомных наборов, повышает изменчивость признаков у последующих поколений и, таким образом, дает материал для эволюции организмов.

2.3 Клеточная теория

По итогам изучения строения растительных и животных организмов М. Шлейден, Т. Шванн и Р. Вирхов к середине XIX в. сформулировали первичные положения клеточной теории [4-6]:

1) Клетка - это элементарная, функциональная единица строения всего живого. Многоклеточный организм представляет собой сложную систему из множества клеток, объединённых и интегрированных в системы тканей и органов, связанных друг с другом (кроме вирусов, которые не имеют клеточного строения).

2) Клетка - единая система, она включает множество закономерно связанных между собой элементов, представляющих целостное образование, состоящее из сопряжённых функциональных единиц - органоидов.

3) Клетки всех организмов гомологичны.

4) Клетка происходит только путём деления материнской клетки.

Современная клеточная теория исходит из того, что клеточная структура является главнейшей формой существования жизни, присущей всем живым организмам, кроме вирусов. Совершенствование клеточной структуры явилось главным направлением эволюционного развития, как у растений, так и у животных, и клеточное строение прочно удержалось у большинства современных организмов.

Современные положения клеточной теории:

- Клеточная структура является главной, но не единственной формой существования жизни. Неклеточными формами жизни можно считать вирусы. Правда, признаки живого (обмен веществ, способность к размножению и т. п.) они проявляют только внутри клеток, вне клеток вирус является сложным химическим веществом. По мнению большинства учёных, в своём происхождении вирусы связаны с клеткой, являются частью её генетического материала, «одичавшими» генами.

- Выяснилось, что существует два типа клеток - прокариотические (клетки бактерий и архебактерий), не имеющие отграниченного мембранами ядра, и эукариотические (клетки растений, животных, грибов и протистов), имеющие ядро, окружённое двойной мембраной с ядерными порами. Между клетками прокариот и эукариот существует и множество иных различий. У большинства прокариот нет внутренних мембранных органоидов, а у большинства эукариот есть митохондрии и хлоропласты. В соответствии с теорией симбиогенеза, эти полуавтономные органоиды - потомки бактериальных клеток. Таким образом, эукариотическая клетка - система более высокого уровня организации, она не может считаться целиком гомологичной клетке бактерии (клетка бактерии гомологична одной митохондрии клетки человека). Гомология всех клеток, таким образом, свелась к наличию у них замкнутой наружной мембраны из двойного слоя фосфолипидов (у архебактерий она имеет иной химический состав, чем у остальных групп организмов), рибосом и хромосом - наследственного материала в виде молекул ДНК, образующих комплекс с белками. Это, конечно, не отменяет общего происхождения всех клеток, которое подтверждается общностью их химического состава.

- Клеточная теория рассматривала организм как сумму клеток, а проявления жизни организма растворяла в сумме проявлений жизни составляющих его клеток. Этим игнорировалась целостность организма, закономерности целого подменялись суммой частей.

- Считая клетку всеобщим структурным элементом, клеточная теория рассматривала как вполне гомологичные структуры тканевые клетки и гаметы, протистов и бластомеры. Применимость понятия клетки к протистам является дискуссионным вопросом клеточного учения в том смысле, что многие сложно устроенные многоядерные клетки протистов могут рассматриваться как надклеточные структуры. В тканевых клетках, половых клетках, протистах проявляется общая клеточная организация, выражающаяся в морфологическом выделении кариоплазмы в виде ядра, однако эти структуры нельзя считать качественно равноценными, вынося за пределы понятия «клетка» все их специфические особенности. В частности, гаметы животных или растений - это

не просто клетки многоклеточного организма, а особое гаплоидное поколение их жизненного цикла, обладающее генетическими, морфологическими, а иногда и экологическими особенностями и подверженное независимому действию естественного отбора. В то же время практически все эукариотические клетки, несомненно, имеют общее происхождение и набор гомологичных структур - элементы цитоскелета, рибосомы эукариотического типа и др.

- Догматическая клеточная теория игнорировала специфичность неклеточных структур в организме или даже признавала их, как это делал Вирхов, неживыми. В действительности, в организме кроме клеток есть многоядерные надклеточные структуры (синцитии, симпласты) и безъядерное межклеточное вещество, обладающее способностью к метаболизму и потому живое. Установить специфичность их жизнепроявлений и значение для организма является задачей современной цитологии. В то же время и многоядерные структуры, и внеклеточное вещество появляются только из клеток. Синцитии и симпласты многоклеточных - продукт слияния исходных клеток, а внеклеточное вещество - продукт их секреции, то есть образуется оно в результате метаболизма клеток.

- Проблема части и целого разрешалась ортодоксальной клеточной теорией метафизически: всё внимание переносилось на части организма - клетки или «элементарные организмы».

Целостность организма есть результат естественных, материальных взаимосвязей, вполне доступных исследованию и раскрытию. Клетки многоклеточного организма не являются индивидуумами, способными существовать самостоятельно (так называемые культуры клеток вне организма представляют собой искусственно создаваемые биологические системы). К самостоятельному существованию способны, как правило, лишь те клетки многоклеточных, которые дают начало новым особям (гаметы, зиготы или споры) и могут рассматриваться как отдельные организмы. Клетка не может быть оторвана от окружающей среды (как, впрочем, и любые живые системы). Сосредоточение всего внимания на отдельных клетках неизбежно приводит к унификации и механистическому пониманию организма как суммы частей.

2.4 Сходство и различия между растениями, животными и грибами

Высокоорганизованные растения и животные хорошо отличаются друг от друга, но провести разницу между низкоорганизованными формами бывает затруднительно. Поэтому необходим ряд критериев, которые позволили найти между ними разницу [1-4]:

- 1 Наличие у растений твердой углеводной оболочки – продукта жизнедеятельности протопласта, или клеточной стенки. Клетки животных, как правило, не имеют оболочек, хотя данный признак не является абсолютным. Некоторые клетки животных имеют образования, аналогичные клеточной стенке растений.

2 Процесс поглощения питательных веществ. Животные обычно могут активно их заглатывать, а растения получают минеральные вещества в виде растворов, проходящих сквозь оболочки. Увеличение площади поглощения достигается не только за счет увеличения размеров, но и степени рассечения.

3 Растениям свойственна способность к неограниченному верхушечному росту, приводящему к нарастанию одних частей на другие. Многочисленные метамеры образуют у растений линейные или сильно разветвленные системы. У животных метамерия также может присутствовать: метамерия у плоских червей, приспособленных к паразитическому образу жизни, либо метамерия кольчатых червей, что помогает при ползании.

4 Необходимость поглощения питательных веществ из почвы способствует закреплению растений на одном месте, то есть ограниченной подвижности. Данное правило не касается водных растений, особенно водорослей, способных к активному передвижению. У животных неподвижный образ жизни встречается редко: гидры, полипы, губки и др.

5 С неподвижным образом жизни связаны особенности расселения растений, для чего служат диаспоры – части растений разной морфологической природы, отделившиеся от материнского растения (клубни, корневища, луковицы, выводковые почки, споры, семена, плоды). В отличие от растений животные расселяются при достижении определенного возраста, хотя есть исключения.

6 Автотрофность растений – способность создавать органические вещества из неорганических в процессе фотосинтеза. Поэтому наличие пластид более точный признак для растения, чем наличие клеточной стенки. Хотя среди растений есть и гетеротрофные виды.

В отличие от растений тело гриба, называемое грибницей или мицелием, состоит из тонких ветвящихся нитей (одно- и многоклеточных). Клетки грибов чаще всего многоядерные. У некоторых грибов мицелий переплетается и образует ложную ткань – плектенему, из которой формируются плодовые тела.

Сходство с растениями состоит в наличии у грибов углеводной оболочки, однако скелетные компоненты представлены хитином. Грибы являются гетеротрофными, играют важную роль в разложении отмерших органических останков. Грибы, как и растения, ведут неподвижный образ жизни, способны к неограниченному росту и ветвлению. Питание грибов, как и растений, происходит путем абсорбции веществ.

Контрольные вопросы:

1 Какие признаки строения отличают растительную и животную клетку?

2 Назовите основные органоиды растительной клетки и выполняемые ими функции.

3 Назовите основные положения первоначальной и современной клеточной теории.

4 В чем заключаются отличительные особенности между митотическим и мейотическим делением клетки?

5 Каким образом вещества поступают в клетку? Какова роль клеточной оболочки в этом процессе?

6 Назовите основные экскреторные и запасные питательные вещества растительной клетки. Каким образом они помогают при диагностике лекарственного растительного сырья?

7 Как можно расшифровать каждое положение клеточной теории?

8 Назовите главные отличия клеток растений, животных и прокариот.

9 В чем сходство и различие растений и грибов?

Глава 3. Растительные ткани

3.1 Классификация тканей. Образовательные ткани

Ткани - это устойчивые, закономерно повторяющиеся комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций [6].

Ткани возникли у растений в связи с переходом их предков – водорослей к наземному образу жизни. Переход от условий водной среды к условиям суши сопровождался дифференциацией однородного слоевища водных обитателей на основные вегетативные органы: корень и побег. Возникли группы клеток, выполняющие определенные функции. В процессе эволюции строение тела растений усложнялось: у мхов имеется около 20 различных типов клеток, у папоротникообразных - около 40, у покрытосеменных - более 80. Наиболее совершенные и сложные по структуре ткани сформировались у цветковых растений.

Ткани классифицируют в зависимости от выполняемой функции (рис. 23) [2]. Однако надо помнить, что одна и та же ткань может выполнять несколько функций. Различают *сложные* ткани, состоящие из разнородных элементов, выполняющих разные функции, и *простые* ткани, состоящие из однородных элементов. Функции ткани могут меняться в зависимости от ее возраста. Классификации тканей довольно разнообразны. Наиболее часто выделяют шесть типов тканей: 1) *образовательные*, или *меристемы*; 2) *основные*; 3) *покровные*; 4) *выделительные*; 5) *механические*; 6) *проводящие*. Последние пять типов объединяют в *постоянные* ткани. Они образуются из меристем путем дифференциации клеток.



Рисунок 23. Классификация тканей

Тело растения формируется в результате деятельности *образовательных* тканей, называемых *меристемами*. Основное свойство меристем – способность к делению и образованию новых клеток. В теле растения образовательные ткани функционируют в течение всей жизни. У векового дерева, наряду с очень старыми тканями можно обнаружить и молодые.

Клетки растений обладают тотипотентностью, или генетической идентичностью. Дальнейший рост, дифференсация и специализация клеток проходит под действием разной реализации генетической информации, что ведет к морфогенезу растения. Однако, специализация ведет к утрате способности к делению. Одним из факторов является наличие твердой клеточной оболочки.

В составе меристем различают: 1) *инициальные клетки*, или *инициали*, и 2) *производные от инициалей*. Инициали сохраняют способность к делению в течение всей жизни растения и всегда остаются в составе меристем. Производные от инициалей делятся некоторое число раз, затем превращаются в постоянные ткани.

Клетки меристемы имеют следующие особенности:

- крупное ядро, занимающее около половины ее объема, в ядерной оболочке много пор, ее наружная мембрана участвует в образовании эндоплазматической сети;
- в гиалоплазме много диффузно расположенных рибосом;
- клетка имеет протопластиды с немногочисленными тилакоидами стромы, митохондрии и диктиосомы;
- вакуоли мелкие, их немного;
- плазмалемма хорошо выражена, соседние клетки соединены плазмодесмами;

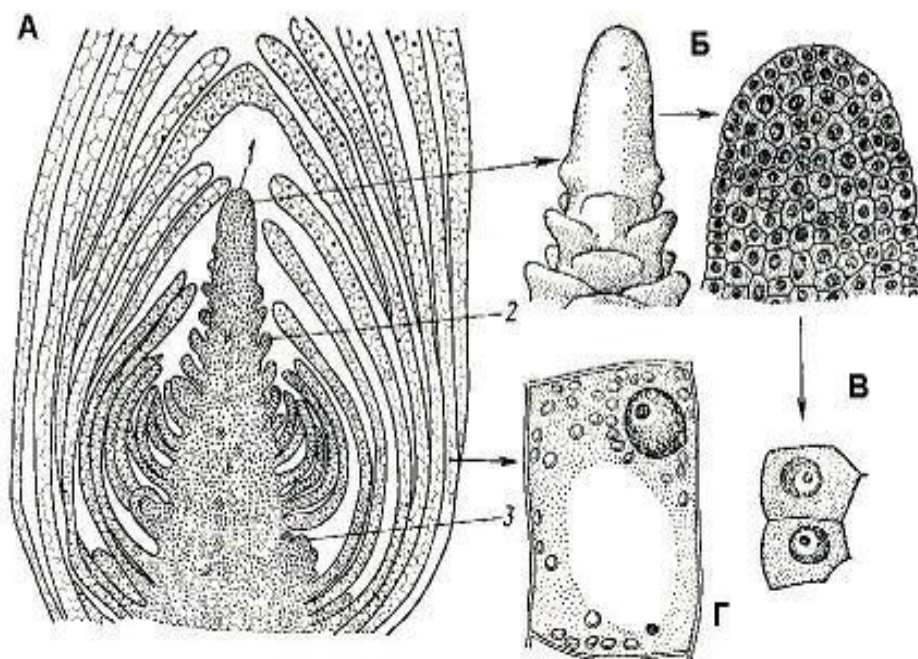
-клетки могут иметь изодиаметрическую (эвмеристема) или прозенхимную форму (прокамбий и камбий);

-меристемным клеткам свойственно неравное деление, то есть клетка делится митотически на две: одна остается истинной клеткой меристемы, а другая, поделившись один или несколько раз, приступает к специализации.

По происхождению различают: 1) *первичные меристемы*, которые берут начало непосредственно от меристем зародыша, и 2) *вторичные меристемы*, образующиеся на более поздних этапах развития растения либо из первичных меристем, либо в результате дедифференциации постоянных тканей. Постоянные ткани, образовавшиеся из первичных меристем, называются *первичными*, из них складывается *первичная структура* тела растения. Из вторичных меристем образуются *вторичные* ткани, которые определяют *вторичный рост* растения.

В зависимости от местоположения выделяют четыре типа меристем: 1) *верхушечные*, или *апикальные*; 2) *боковые*, или *латеральные*; 3) *вставочные*, или *интеркалярные*; 4) *раневые*, или *травматические*.

Верхушечные (апикальные) меристемы закладываются с первых стадий развития зародыша на верхушке побега и на кончике зародышевого корешка (рис. 24). Они обеспечивают рост этих органов в длину. Апикальные меристемы всегда первичны, они образуют конусы нарастания корня и побега.



А – продольный разрез; Б – внешний вид и продольный разрез конуса нарастания; В – клетки первичной меристемы; Г – паренхимная клетка листа, закончившая дифференцировку; 1 – конус нарастания; 2 – зачаток листа; 3 – зачаток бокового побега

Рисунок 24. Верхушечная меристема побега элодеи

Боковые (латеральные) меристемы располагаются по окружности осевых органов (корней, стеблей) в виде цилиндров, которые на поперечных срезах имеют вид колец. Первичные боковые меристемы – *прокамбий, перицикл* – возникают непосредственно под апексами и в непосредственной связи с ними. Вторичные латеральные меристемы: *камбий* – возникает из прокамбия - и *пробковый камбий (феллоген)* - образуется из клеток постоянных тканей. Боковые меристемы обеспечивают рост корня и стебля в толщину. Из прокамбия и камбия образуются проводящие ткани, из феллогена - перидерма.

Вставочные (интеркалярные) меристемы находятся в основаниях междоузлий побегов и молодых листьев. Вставочные меристемы не имеют в своем составе инициалей и со временем полностью превращаются в постоянные ткани. Интеркалярный рост характерен для стеблей злаков, наблюдается также в основании луковиц, завязей.

Раневые (травматические) меристемы обычно образуются при повреждении тканей и органов. Живые клетки постоянных тканей, окружающие пораженные участки, дедифференцируются и начинают делиться, т.е. превращаются во вторичную меристему. Раневые меристемы закрывают рану и способствуют ее заживлению.

Морфологическая классификация меристем основана на ориентации перегородок в делящихся клетках. Выделяют следующие типы меристем:

1 Пластинчатые, состоящие из 1 слоя клеток, деление их происходит перпендикулярно поверхности органа (антиклинально). На поперечном срезе клетки имеют табличные очертания. Эта меристема образует эпидерму.

2 Массивные меристемы, клетки которых делятся в разных направлениях, что приводит к более или менее равномерному увеличению объема ткани. Очертания клеток обычно многоугольные. Из массивных меристем развивается заполняющая спорангий спорогенная ткань.

2 Колончатые, или стержневые, меристемы. Клетки их на поперечном срезе кубические или призматические. Деление происходит в плоскости, перпендикулярной продольной оси органа. Клетки расположены продольными рядами. Такая меристема образует сердцевину стебля.

В результате жизнедеятельности меристемы образуют клетки, которые после периода роста и дифференциации становятся элементами тех или иных постоянных тканей.

3.2 Постоянные ткани. Покровные ткани

Покровные ткани располагаются на поверхности органов растений на границе с внешней средой, они защищают внутренние части растения от неблагоприятных внешних воздействий, излишнего испарения и иссушения, резкой перемены температуры, проникновения микроорганизмов, служат для газообмена и транспирации. Образование покровных тканей было одним из основных условий при переходе растений к наземному образу жизни [2-6].

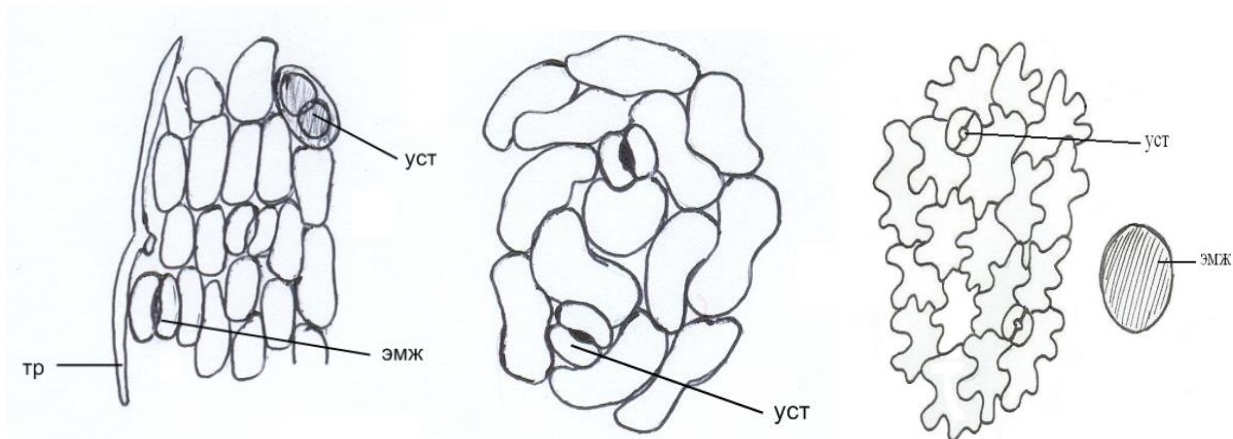
В соответствии с происхождением из различных меристем выделяют *первичные* и *вторичные* покровные ткани. К первичным покровным тканям относят: 1) *ризодерму*, или *эпиблему* и 2) *эпидерму*.

Ризодерма (эпиблема) - первичная однослойная поверхностная ткань корня. Основная функция ризодермы – всасывание, избирательное поглощение из почвы воды с растворенными в ней элементами минерального питания. Через ризодерму происходит выделение веществ, действующих на субстрат и преобразующих его. Характерной особенностью ризодермы является образование у части клеток *корневых волосков*. Корневые волоски увеличивают поглощающую поверхность ризодермы в десять и более раз. Волоски имеют длину 1-2 (3) мм. Ризодерму часто рассматривают как *всасывающую* ткань.

Эпидерма - первичная покровная ткань, образующаяся из *протодермы* конуса нарастания побега. Она покрывает листья, стебли травянистых и молодых побегов древесных растений, цветки, плоды и семена. Основная функция эпидермы - регуляция газообмена и *транспирации* (испарения воды живыми тканями). Кроме того, эпидерма выполняет целый ряд других функций. Она препятствует проникновению внутрь растения болезнетворных организмов, защищает внутренние ткани от механических повреждений и придает органам прочность. Через эпидерму могут выделяться наружу эфирные масла, вода, соли. Эпидерма может функционировать как всасывающая ткань. Она принимает участие в синтезе различных веществ, в восприятии раздражений, в движении листьев.

Эпидерма - сложная ткань, в ее состав входят морфологически различные типы клеток: 1) *основные клетки эпидермы*; 2) *замыкающие и побочные клетки устьиц*; 3) *трихомы*.

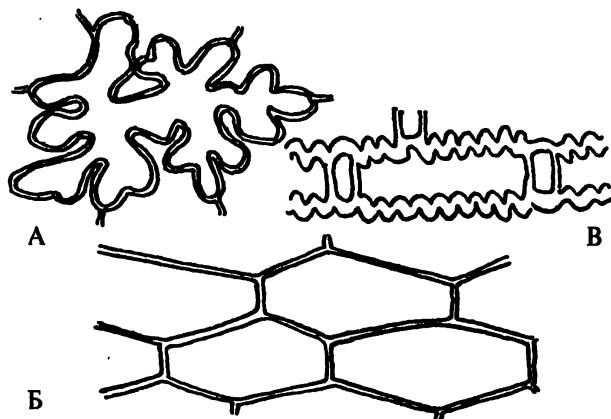
Основные клетки эпидермы- живые клетки таблитчатой формы. Вид клеток с поверхности различен (рис. 25). Клетки плотно сомкнуты, межклетники отсутствуют. Боковые стенки (перпендикулярные поверхности органа) часто извилистые, что повышает прочность их сцепления, реже прямые. Наружные стенки клеток обычно толще остальных. Поверх наружных стенок выделяется сплошной слой кутина, образующий защитную пленку - *кутикулу*.



Тр – трихомы, уст – устьица, эмж – эфирно-масличные железы

Рисунок 25. Строение эпидермиса различных видов растений

В верхней проекции эпидермальные клетки стеблей и линейных листьев продолговатые, у широких листьев – изодиаметрические или лопастные (рис. 26).



А – недотрога мелкоцветковая, Б – рео разноцветное, В – овсяница овечья

Рисунок 26. Очертания клеток эпидермиса листа в верхней проекции

Эпидерма чаще всего состоит из одного слоя клеток. Редко встречается двух- или многослойная эпидерма, преимущественно у тропических растений, живущих в условиях непостоянной обеспеченности водой (бегонии, пеперомии, фикусы). Нижние слои многослойной эпидермы функционируют как водозапасающая ткань. У некоторых растений клеточные стенки могут пропитываться кремнеземом (хвощи, злаки, осоки) или содержать слизи (семена льна, айвы, подорожников). У некоторых растений (некоторые злаки, купена, хвойные виды) оболочки основных клеток эпидермы одревесневают, у других (хвощи) – окремневают. Как правило, основные клетки эпидермы живые, содержат хлоропласты, реже лейкопласты. Но, в отличие от фотосинтезирующей ткани, покровные ткани фотосинтетически менее активные.

Клетки покровной ткани имеют слабо развитую систему внутренних мембран, малочисленные граны состоят из немногих тилакоидов. Крахмал в данных клетках почти не накапливается. Эпидермальные клетки лепестков цветка и сочных плодов содержат хромопласты. Таким образом, основные эпидермальные клетки биологически активные.

Устьица - образования для регуляции транспирации и газообмена. Устьице состоит из двух замыкающих клеток бобовидной формы, между которыми находится устьичная щель, которая может расширяться и сужаться. Под щелью располагается крупный межклетник – *подустьичная полость*.

Каждая из замыкающих клеток в очертании имеет вид фасоли (рис. 27), стенки, обращенные к устьичной щели, утолщены сильнее, чем стенки,

прилегающие к околоустьичным клетками. Наружные и внутренние стенки покрыты слоем кутикулы.

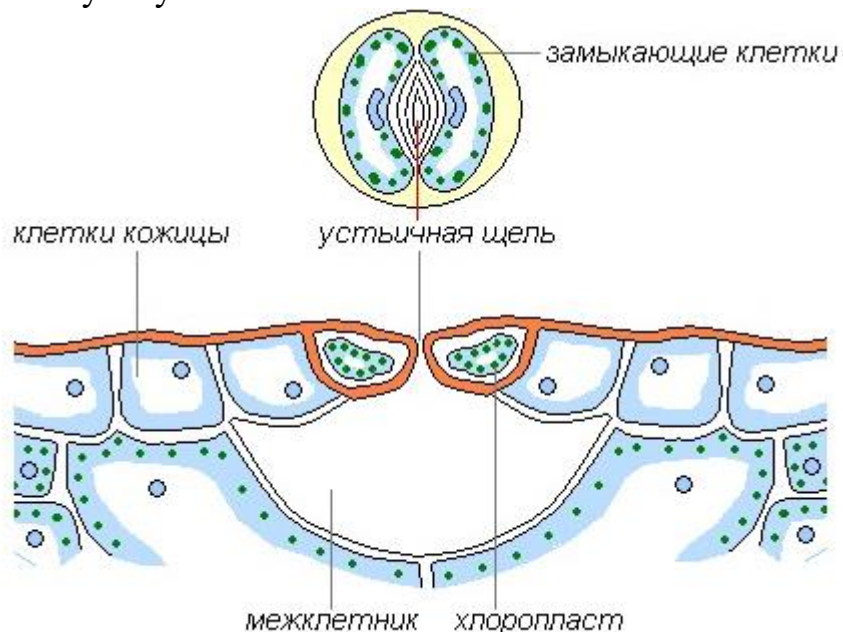
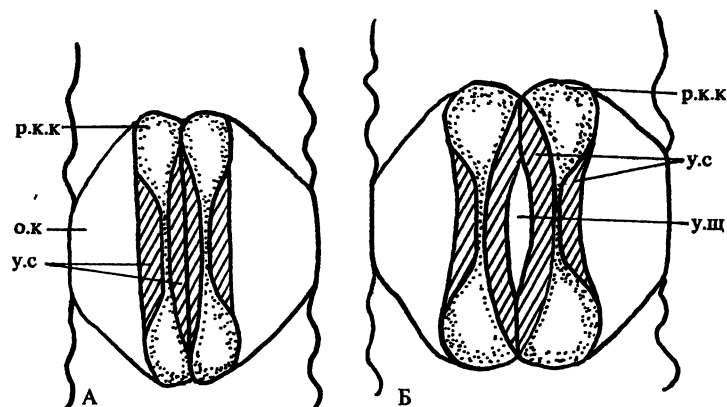


Рисунок 26. Строение устьица

Функционирующие замыкающие клетки живые, с хорошо выраженным ядром и хлоропластами, имеющие граны, состоящие из нескольких тилакоидов. Между замыкающими и околоустьичными клетками встречаются плазмодесмы. Особое строение имеют устьица злаков, у которых утолщены не только стенки, прилегающие к устьичной щели, но и к околоустьичным клеткам (рис. 27).



Р.к.к. – расширенные концы клеток, о.к. – околоустьичная клетка, у.с. – утолщенные стенки замыкающих клеток, у.щ. – устьичная щель

Рисунок 27. Устьице злака с закрытой (А) и открытой (Б) устьичной щелью

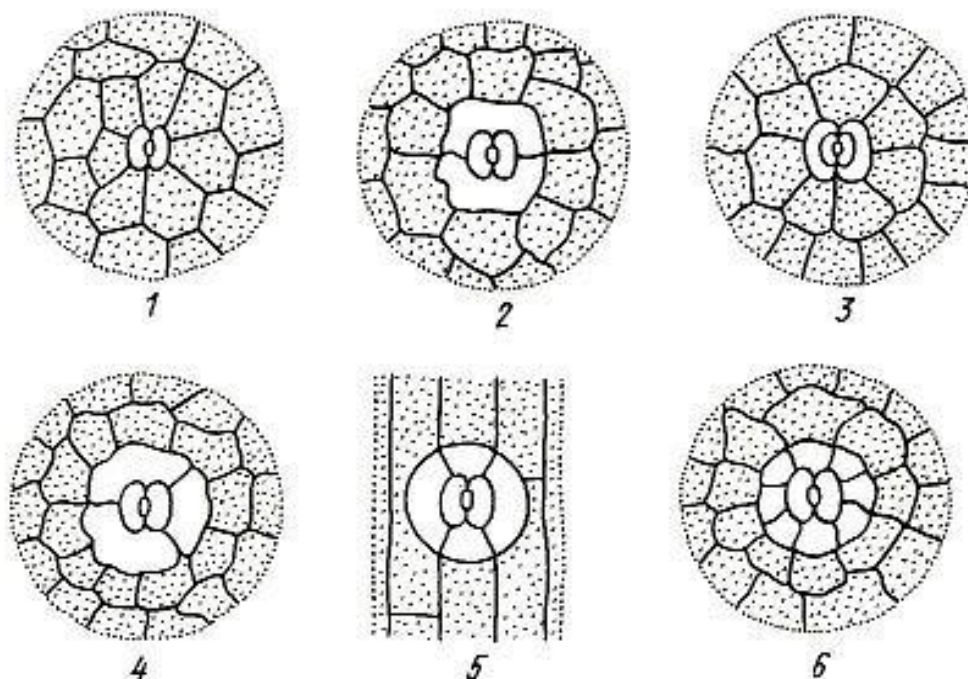
Механизм открывания и закрывания устьица основан на осмотических процессах. При избытке воды в тканях замыкающие клетки ее активно всасывают, тургор повышается, стенки, обращенные к околоустьичным клеткам растягиваются, а утолщенные стенки у устьичной щели раскрываются. Через открытое устьице идет активный газообмен и испарение воды. Закрытие

устьица связано с падением тургора клеток и смыканием стенок замыкающих клеток. Причем состояние устьица обусловлено многими факторами: содержание воды в растении, температура окружающей среды, солнечная активность, состав воздуха и другое. У большинства растений устьица открыты днем и ночью. В жаркие часы устьица обычно закрыты, но у растений пустынь – открыты. У каланхоэ устьица открываются ночью и закрываются днем.

По способам образования устьичные аппараты делят на 3 типа: *перигенный*, *мезогенный* и *мезо-перигенный*.

При развитии перигенного аппарата меристомоида (клетка, дающая начало устьичному аппарату) делится и образует только пару замыкающих клеток. Такое устьице окружено только основными клетками эпидермиса (например, у ириса). При развитии мезогенного аппарата меристомоид после ряда последовательных делений образует замыкающие и все околоустьичные клетки (злаки, крестоцветные, гвоздичные). Мезо-перигенный аппарат образуется в случае, когда из меристомоида образуются замыкающие клетки и часть околоустьичных.

В зрелом эпидермисе невозможно определить, каким образом сформировалось устьице, поэтому существует морфологическая классификация, основанная на числе околоустьичных клеток и их расположении относительно оси устьица. У двудольных распространены 4 типа устьичных аппаратов: аномоцитный, анизоцитный, парацитный и диацитный (рис. 28). У однодольных, наряду с парацитным, встречается тетрацитный тип [7-10].



1 – аномоцитный; 2 – диацитный; 3 – парацитный; 4 – анизоцитный; 5 – тетрацитный; 6 – энциклоцитный

Рисунок 28. Типы устьичного аппарата

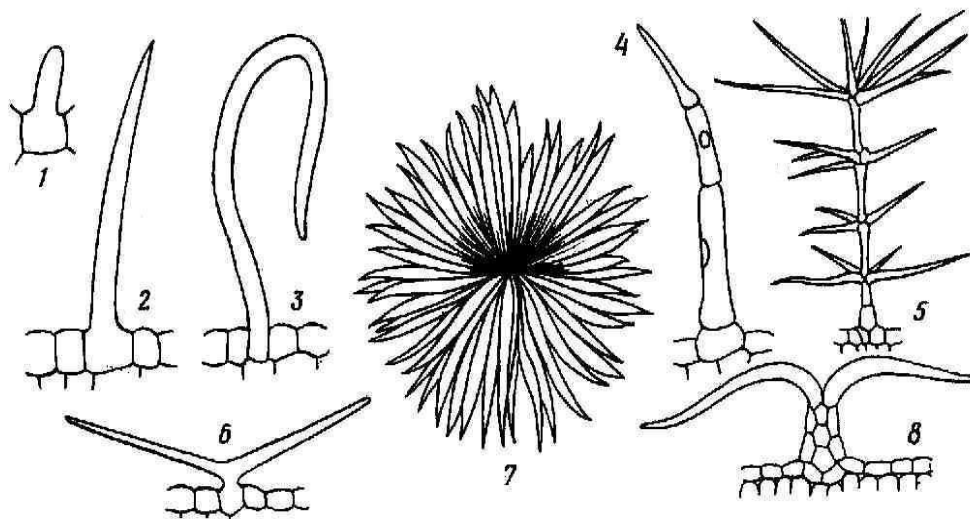
Аномоцитный тип устьичного аппарата обычен для всех групп растений, исключая хвощи. Побочные клетки в этом случае не отличаются от остальных клеток эпидермы. *Диацитный* тип характеризуется двумя побочными клетками, которые располагаются перпендикулярно устьичной щели. Этот тип обнаружен у некоторых цветковых растений, в частности, у большинства губоцветных (мята, шалфей, чабрец, душица) и гвоздичных. При *парацитном* типе две побочные клетки располагаются параллельно замыкающим и устьичной щели. Он найден у папоротников, хвощей и ряда цветковых растений. *Анизоцитный* тип обнаружен только у цветковых растений, в частности, он встречается у крестоцветных (пастушья сумка, желтушник) и пасленовых (белена, дурман, красавка). В этом случае замыкающие клетки окружены тремя побочными, одна из которых заметно крупнее или мельче остальных. *Тетрацитным* типом устьичного аппарата характеризуются преимущественно однодольные. При *энциклоцитном* типе побочные клетки образуют узкое кольцо вокруг замыкающих клеток. Подобная структура найдена у папоротников, голосеменных и некоторых цветковых.

Число и распределение устьиц очень варьируют в зависимости от вида растения и экологических условий. У большинства растений их число составляет 100-700 на 1мм² поверхности листа. С помощью устьиц эпидерма эффективно регулирует газообмен и транспирацию.

У многих растений эпидерма образует наружные одно- или многоклеточные выросты различной формы - трихомы. Трихомы отличаются крайним разнообразием, поэтому признаки широко используются в систематике растений и в фармакогнозии в качестве диагностических.

Трихомы делятся на: 1) *кроющие* и 2) *железистые*. Железистые трихомы образуют вещества, которые рассматриваются как выделения. Они будут рассмотрены в разделе, посвященном выделительным тканям.

Кроющие трихомы имеют вид простых, разветвленных или звездчатых волосков, одно- или многоклеточных (рис. 29). Кроющие трихомы могут длительное время оставаться живыми, но чаще они быстро отмирают и заполняются воздухом.



трихомы: 1-3 – простые одноклеточные, 4 – простой многоклеточный, 5 – ветвистый многоклеточный, 6 – простой двурогий, 7,8 – звездчатый (в плане и на поперечном разрезе листа).

Рисунок 29 - Кроющие трихомы растений

Основная их функция – защита от перегрева, излишней транспирации и поедания животными. Густой слой волосков отражает часть солнечных лучей и уменьшает нагрев, создает затишное пространство около эпидермы, что в совокупности снижает транспирацию. Часто волоски образуют покров только там, где располагаются устьица, например на нижней стороне листьев мать-и-мачехи, багульника. Жесткие, колючие волоски защищают растения от поедания животными, сосочки на лепестках привлекают насекомых.

Из одноклеточных трихом наиболее простое строение имеют папиллы, представляющие собой невысокие выросты эпидермальных клеток. Они создают бархатистую поверхность органа. Чаще всего встречаются на лепестках, хорошо удерживая пыльцу.

От трихомов, образующихся только из эпидермальных клеток, следует отличать эмергенцы, в формировании которых принимают участие и более глубоко расположенные ткани. К ним относят шипы розы, малины, ежевики, покрывающие черешки листьев и молодые побеги.

Строение волосков, степень их развития, особенности размещения создают различные типы опушения, представляющие важные морфологические признаки растений. Так, бархатистое опушение обусловлено папиллами, шелковистое – прямыми, тонкими, прижатыми к поверхности волосками, мохнатое – извилистыми волосками, мохнатое – извилистыми волосками без определенной ориентации. Густые перистые волоски образуют войлочное опушение, короткие и простые – шерстистое. Опушение может состоять из волосков одного или нескольких типов. Бывает равномерным и неравномерным. Случается, что верхняя и нижняя стороны имеют разный тип опушения, нередко волоски развиваются только вдоль жилок листа [10].

Продолжительность жизни первичных тканей неодинакова для разных органов и растений. К *вторичным* покровным тканям относятся: 1) *перидерма* и 2) *корка*, или *ритидом*.

Перидерма – сложная многослойная покровная ткань, которая приходит на смену первичным покровным тканям – ризодерме и эпидерме. Перидерма покрывает корни вторичного строения и стебли многолетних побегов. Она может возникнуть и в результате залечивания поврежденных тканей раневой меристемой. Она состоит из трех комплексов клеток, различных по строению и функциям. Это: 1) *феллема*, или *пробка*, выполняющая главные защитные функции; 2) *феллоген*, или *пробковый камбий*, за счет работы которого образуется перидерма в целом; 3) *феллодерма*, или *пробковая паренхима*, питающая феллоген (рис. 29).

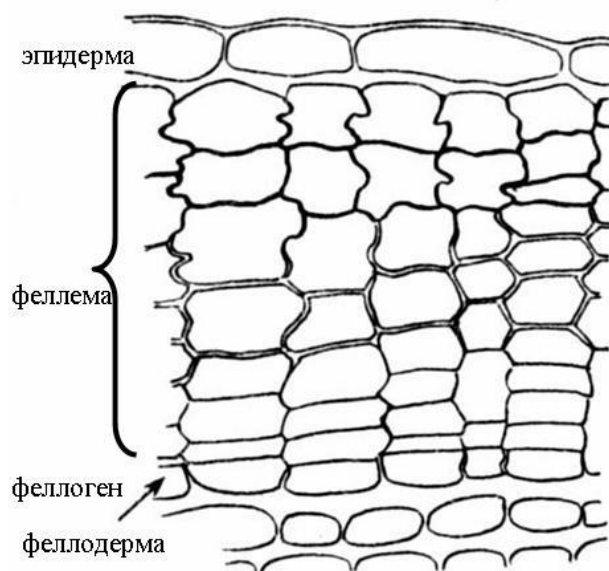
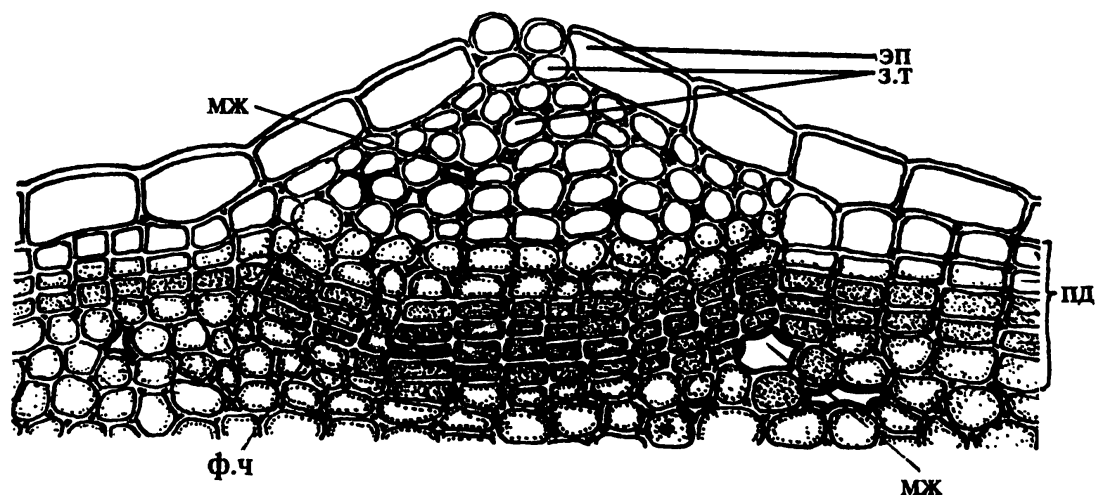


Рисунок 29. Строение перидермы стебля бузины

Феллема (пробка) состоит из нескольких слоев таблитчатых клеток, расположенных плотно, без межклетников. Вторичные клеточные стенки состоят из чередующихся слоев суберина и воска, что делает их непроницаемыми для воды и газов. Клетки пробки мертвые, они не имеют протопласта и заполнены воздухом. В полости клеток могут также откладываться вещества, повышающие защитные свойства пробки. Феллоген (пробковый камбий)- вторичная латеральная меристема. Это один слой меристематических клеток, откладывающих клетки пробки наружу и клетки феллодермы внутрь органа. Феллодерма (пробковая паренхима) относится к основным тканям и состоит из живых паренхимных клеток. Однако часто феллоген работает односторонне, откладывая только пробку, а феллодерма остается однослойной.

Главная функция пробки - защита от потери влаги. Кроме того, пробка предохраняет растение от проникновения болезнетворных организмов, а также дает механическую защиту стволам и ветвям деревьев, а феллоген залечивает нанесенные повреждения, образуя новые слои пробки. Поскольку клетки пробки заполнены воздухом, пробковый футляр обладает малой теплопроводностью и хорошо предохраняет от резких колебаний температуры.

Газообмен и транспирация в органах, покрытых перидермой, происходят через *чечевички*. В местах чечевичек пробковые слои разорваны и чередуются с паренхимными клетками, рыхло соединенными между собой (рис. 30). По межклетникам этой выполняющей ткани циркулируют газы. На молодых побегах чечевички выглядят как небольшие бугорки. По мере утолщения ветвей их форма меняется. У березы они растягиваются по окружности ствола и образуют характерный рисунок из черных черточек на белом фоне. У осины чечевички принимают форму ромбов.



З.т. – заполняющая ткань чечевички, мж – межклетники, пд – перидерма, ф.ч. – феллоген чечевички, эп – клетки эпидермы

Рисунок 30. Схема строения чечевички

В корнях чечевичек нет, однако, они обнаружены у сосны, растущей на болотах. В этом случае их образование не связано с устьицами.

У большинства древесных растений на смену гладкой перидерме приходит трещиноватая корка (ритидом). У сосны это происходит на 8-10-м году, у дуба – в 25-30 лет, у граба – в 50 лет. Лишь у некоторых деревьев (осина, бук, платан, эвкалипт) корка вообще не образуется.

Корка возникает в результате многократного заложения новых прослоек перидермы во все более глубоких слоях коры. Живые клетки, заключенные между этими прослойками, погибают. Таким образом, корка состоит из чередующихся слоев пробки и прочих отмерших тканей коры. Мертвые ткани корки не могут растягиваться, следуя за утолщением ствола, поэтому на стволе появляются трещины, не доходящие, однако, до глубинных живых тканей. Граница между перидермой и коркой внешне заметна по появлению этих трещин, особенно ясна эта граница у березы, у которой белая береста (перидерма) сменяется черной трещиноватой коркой. Толстая корка надежно предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур.

3.3 Абсорбционные ткани

Поглощение веществ у растений происходит чаще всего через поверхность тела. Если у водорослей и водных растений в этом процессе принимает участие вся поверхность вида, то у наземных форм существуют специализированные структуры и ткани, непосредственно контактирующие с источником питания.

Так, у некоторых растений, обитающих в регионах с жарким и сухим климатом, эпидерма образует волоски, абсорбирующими атмосферную влагу.

Такие волоски могут быть одно- и многоклеточными, часто сложного строения (рис. 31) [10].

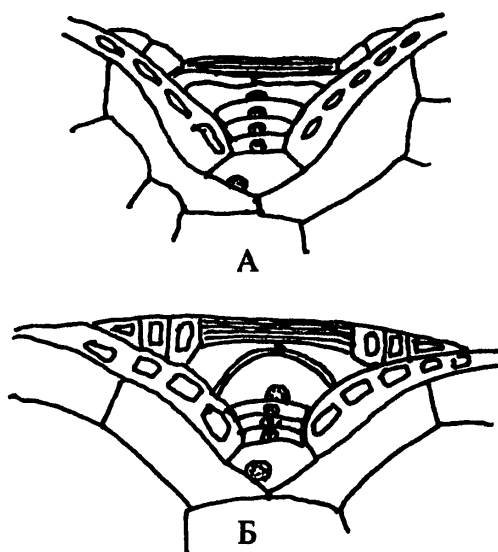
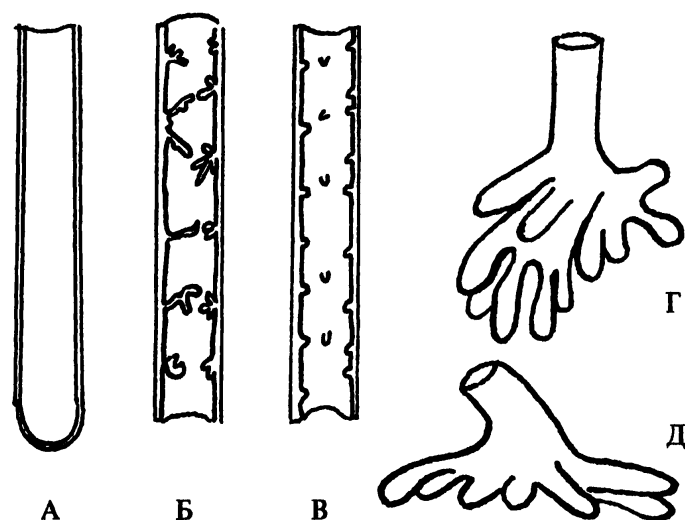


Рисунок 31. Абсорбирующий волосок фриезии в период насыщения волей (А) и в обезвоженном состоянии (Б)

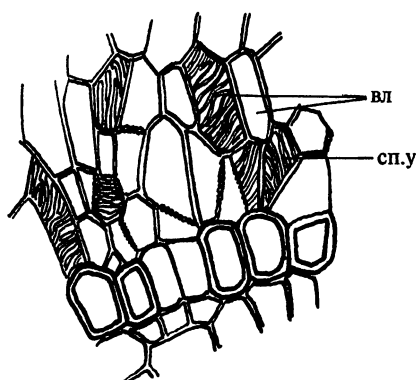
В одних случаях волоски состоят из живых клеток, иногда из мертвых, с тонкими оболочками. У бескорневых растений почвенную влагу поглощают ризоиды, у корневых растений – корневые волоски. *Ризоид* представляет собой длинную шланговидную клетку с закругленной верхушкой (рис. 32). При контакте с частичками почвы верхушка ризоида становится лопастной. У многих листостебельных мхов встречаются ветвистые ризоиды. У маршанции ризоиды двух типов: простые с гладкими стенками; язычковые с зубчатыми оболочками.

У тропических однодольных эпифитов (семейства Орхидные и Ароидные) на воздушных корнях не образуются корневые волоски, а формируется многослойная ткань – *веламен* (рис. 33).



А – простой ризоид маршанции, Б, В – язычковые ризоиды маршанции, Г, Д – лопастные ризоиды листостебельного мха

Рисунок 32. Схема строения ризоидов

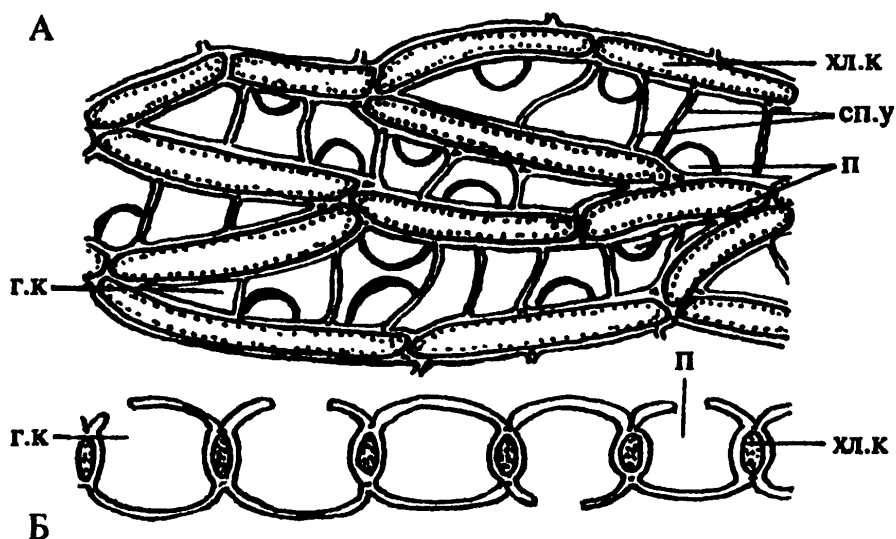


Вл. – веламен, сп.у. – спиральные утолщения оболочек клеток

Рисунок 33. Наружный покров (веламен) воздушного корня эпифитной орхидеи

Клетки веламена бывают разной формы, всегда плотно сомкнуты. В процессе развития протопласты отмирают, оболочки имеют поры. В сухую погоду клетки веламена заполнены воздухом, в сырую они поглощают воду, которая проникает в клетки через сквозные отверстия, как по капиллярам. Веламен обнаружен в подземных корнях некоторых видов спаржи.

Сфагновые мхи имеют *гиалиновые клетки*. Это – крупные мертвые клетки со спиральными утолщениями внутренних оболочек, со сквозными отверстиями – порами, через которые поступает внутрь вода (рис. 34). Наличием гиалиновых клеток объясняется большая влагоемкость сфагновых мхов. Так, масса воды может в несколько раз превышать его сухую массу.



Г.к. – гиалиновые клетки, п – поры, сп.у. – спиральные утолщения оболочек гиалиновых клеток, хл.к. – хлорофиллоносные клетки

Рисунок 34. Схема строения листа сфагнума в плане (А) и в разрезе (Б)

Наряду с подпоглощающими тканями существуют ткани и отдельные клетки, участвующие в абсорбции органических веществ. У мхов они расположены в местах контакта гаметофита с ножкой спорофита, в семенах – между зародышем и запасяющей тканью, у растений-паразитов – в наружном слое клеток гаустории.

Есть отдельный тип клеток, который участвует в поглощении солей. Может встречаться на нижней стороне листьев подводных растений (элодея, рдест). Такие клетки называют *передаточными*. Они представляют собой специализированные паренхимные клетки, приспособленные к массовому обмену продуктами метаболизма через наружные оболочки и мембраны.

Таким образом, наземные растения хорошо приспособлены не только к поддержанию водного режима за счет поглощения воды, но и способны осуществлять внутренний транспорт органических веществ.

3.5 Фотосинтезирующие ткани

Ассимиляционная ткань (хлорофиллоносная паренхима, хлоренхима) выполняет функцию фотосинтеза. Она располагается в основном в листьях и стеблях травянистых растений сразу за эпидермой. Клетки живые, тонкостенные, чаще паренхимной формы. 70-80% объема протопласта составляют хлоропласты. Характерно наличие межклетников, которые облегчают газообмен [2].

Хлоренхима – одна из типов ассимиляционной ткани. Клетки ее имеют первичную оболочку с плазмодесмами, центральную вакуоль, постенный слой цитоплазмы с ядром и другими органоидами. Клетки данной ткани содержат большое количество хлоропластов.

Расположенными группами пластиды, митохондрии и пероксисомы составляют единую систему, осуществляющую не только фотосинтез, но и дыхание. Число пластид в клетке не одинаково для разных растений. Так, у многих моховидных в клетке расположена только 1 пластида, у других мхов – более 100. В значительной степени варьирует число пластид и у покрытосеменных растений: у пуперонии – 3-5, у фасоли - 30-40.

Поскольку для процесса фотосинтеза нужен свет, то расположены ассимиляционные ткани либо непосредственно под прозрачной эпидермой, либо чуть глубже. Лучше всего хлоренхима развита в молодых листьях и стеблях.

Клетки хлоренхимы обычно изодиаметрической формы, реже овальной, лопастной или складчатой. Складки позволяют увеличивать поверхность для фотосинтеза. Такие складчатые клетки имеют игольчатые листья сосны.

Хлоропласты могут менять свое расположение в клетке. Пассивное перемещение связано с током цитоплазмы, активное – со сменой режима освещения. При рассеянном свете они размещены вдоль стенок, перпендикулярных падающим лучам. На ярком свете они параллельны падающим лучам. В темноте пластиды располагаются вблизи внутренних стенок клеток.

Стоит отметить, что фотосинтез выполняют не только специализированные клетки хлоренхимы, но и клетки эпидермиса и колленхимы. Таким образом, в фотосинтезе участвуют разные ткани растений, но только у хлоренхимы эта функция единственная. Для фотосинтезирующих тканей свойственно приповерхностное расположение, чтобы иметь доступ к солнечному свету.

3.6 Проводящие ткани. Проводящие пучки

Важнейшим достижением в эволюции растений при выходе на сушу является образование подземных органов для поглощения воды и минеральных солей, а также надземных органов, осуществляющих образование органических веществ [6]. У растений возникла потребность обмена между органами органическими и неорганическими веществами, что привело к формированию проводящих тканей – ксилемы и флоэмы.

По *ксилеме* от корней к листьям поднимаются вещества почвенного питания – вода и растворенные в ней минеральные соли (*восходящий*, или *транспирационный ток*). По *флоэме* от листьев к корням передвигаются вещества, образовавшиеся в процессе фотосинтеза, главным образом сахара (*нисходящий ток*, или *ток ассимилянтов*).

Проводящие ткани образуют в теле растения непрерывную разветвленную систему, соединяющую все органы – от тончайших корешков до самых молодых побегов. Ксилема и флоэма представляют собой сложные ткани, в их состав входят разнородные элементы – проводящие, механические, запасные, выделительные. Самыми важными являются проводящие элементы, именно они выполняют функцию проведения веществ.

Ксилема и флоэма формируются из одной и той же меристемы и, поэтому, в растении всегда располагаются рядом. *Первичные* проводящие ткани образуются из первичной латеральной меристемы – *прокамбия*, *вторичные* – из вторичной латеральной меристемы – *камбия*. Вторичные проводящие ткани имеют более сложное строение, чем первичные.

Первичные проводящие ткани имеют все высших растения, тогда как вторичные – свойственны голосеменным и двудольным покрытосеменным.

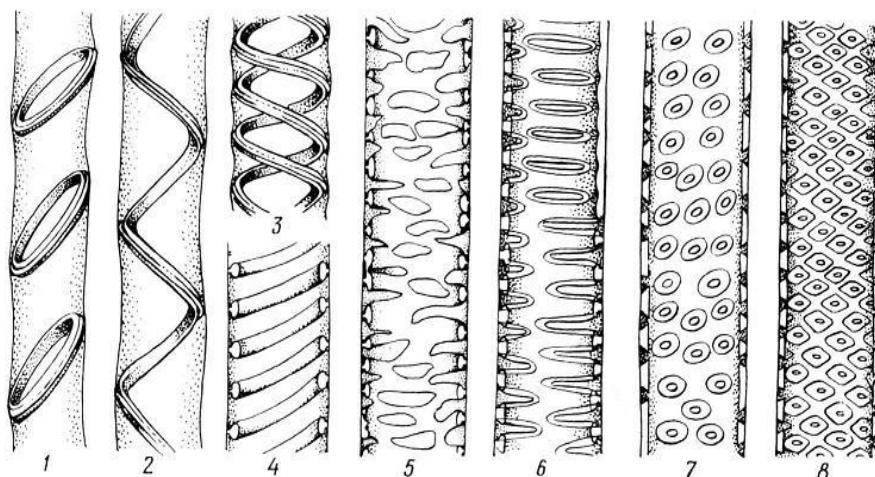
Ксилема (древесина) состоит из проводящих элементов – *трахеид* и *сосудов (трахей)*, механических элементов – *древесинных волокон (волокон либриформа)* и элементов основной ткани – *древесинной паренхимы*.

Проводящие элементы ксилемы носят название *трахеальных* элементов. Различают два типа трахеальных элементов – *трахеиды* и *членикисосудов*.

Трахеида представляет собой сильно вытянутую в длину клетку с ненарушенными первичными стенками. Передвижение растворов происходит путем фильтрации через окаймленные поры. Сосуд состоит из многих клеток, называемых *члениками* сосуда. Членики расположены друг над другом, образуя трубочку. Между соседними члениками одного и того же сосуда имеются сквозные отверстия – *перфорации*. По сосудам растворы передвигаются значительно легче, чем по трахеидам.

Трахеальные элементы в зрелом, функционирующем состоянии – мертвые клетки, не имеющие протопластов. Сохранение протопластов затрудняло бы передвижение растворов.

Сосуды и трахеиды передают растворы не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлении в соседние трахеальные элементы и в живые клетки. Боковые стенки трахеид и сосудов сохраняются тонкими на большей или меньшей площади. В то же время они имеют вторичные утолщения, придающие стенкам прочность. В зависимости от характера утолщений боковых стенок трахеальные элементы называются кольчатыми, спиральными, сетчатыми, лестничными и точечно-поровыми (рис. 35).



1 – кольчатое, 2-4 – спиральные, 5 – сетчатое утолщения; 6 – лестничная, 7 – супротивная, 8 – очередная поровость

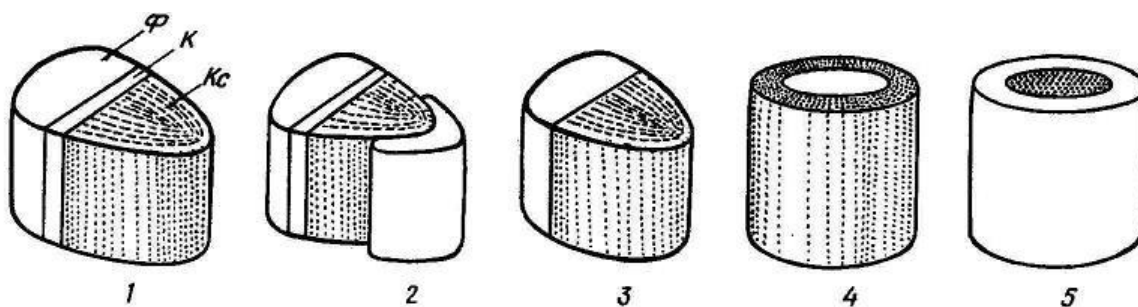
Рисунок 35. Типы утолщения боковых стенок у трахеальных элементов

Древесинная паренхима и древесинные волокна выполняют запасные и опорные функции соответственно.

Флоэма (луб) состоит из проводящих - *ситовидных* - элементов, *сопровождающих клеток (клеток-спутниц)*, механических элементов - *флоэмных (лубяных) волокон* и элементов основной ткани - *флоэмной (лубяной) паренхимы*. В отличие от трахеальных элементов проводящие элементы флоэмы и в зрелом состоянии остаются живыми. На стенках ситовидных элементов имеются группы мелких сквозных отверстий - *ситовидные поля*, через которые сообщаются протопласты соседних клеток и происходит транспорт веществ. В члениках ситовидных трубок в зрелом состоянии отсутствуют ядра, однако они остаются живыми и деятельно проводят вещества. Клетки-спутницы имеют ядра и цитоплазму с многочисленными митохондриями; в них происходит интенсивный обмен веществ. Между ситовидными трубками и прилегающими к ним сопровождающими клетками имеются многочисленные цитоплазматические связи. Считается, что клетки-спутницы вместе с члениками ситовидных трубок составляют единую физиологическую систему, осуществляющую ток ассимилятов.

Длительность функционирования ситовидных трубок невелика. У однолетников и в надземных побегах многолетних трав - не более одного вегетационного периода, у кустарников и деревьев - не более 3-4 лет. При отмирании живого содержимого ситовидной трубки, отмирает и клетка-спутница.

В теле растения ксилема и флоэма расположены рядом, образуя или слои, или обособленные тяжи, которые называют проводящими пучками. Различают несколько типов проводящих пучков (рис. 36).



1 – открытый коллатеральный; 2 – открытый биколлатеральный; 3 – закрытый коллатеральный; 4 – концентрический закрытый центрофлоэмный; 5 – концентрический закрытый центроксилемный; К – камбий; Кс – ксилема; Ф – флоэма

Рисунок 36. Типы проводящих пучков

Закрытые пучки состоят только из первичных проводящих тканей, они не имеют камбия и далее не утолщаются. Закрытые пучки характерны для

споровых и однодольных растений. *Открытые пучки* имеют камбий и способны к вторичному утолщению. Они характерны для голосеменных и двудольных растений.

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы в пучке различают следующие типы. Наиболее обычны *коллатеральные пучки*, в которых флоэма лежит по одну сторону от ксилемы. Коллатеральные пучки могут быть открытыми (стебли двудольных и голосеменных растений) и закрытыми (стебли однодольных растений). Если с внутренней стороны от ксилемы располагается дополнительно тяж флоэмы, такой пучок называется *биколлатеральным*. Биколлатеральные пучки могут быть только открытыми, они характерны для некоторых семейств двудольных растений (тыквенные, пасленовые и др.). Встречаются также *концентрические пучки*, в которых одна проводящая ткань окружает другую. Они могут быть только закрытыми. Если в центре пучка находится флоэма, а ксилема ее окружает, пучок называется *центрофлоэмным*, или *амфивазальным*. Такие пучки часто встречаются в стеблях и корневищах однодольных растений. Если в центре пучка располагается ксилема, и ее окружает флоэма, пучок называется *центроксилемным*, или *амфикрибральным*. Центроксилемные пучки обычны у папоротников. Многие авторы выделяют *радиальные пучки*. Ксилема в таком пучке располагается в виде лучей от центра по радиусам, а флоэма – между лучами ксилемы. Радиальный пучок – характерный признак корня первичного строения.

3.7 Запасающие ткани

Органические вещества, образующиеся растениями, расходуются не полностью. Часть из них запасается. Запасающая паренхима служит местом отложения питательных веществ (крахмала, белков, жирных масел). У однолетних растений запасующих паренхим мало, у многолетников много. Запасные питательные вещества могут откладываться в живых клетках любой ткани, но особенно ярко эта функция проявляется у специализированных запасующих тканей, хорошо развитых в семенах, корнях, подземных побегах (рис. 37) [6, 10].

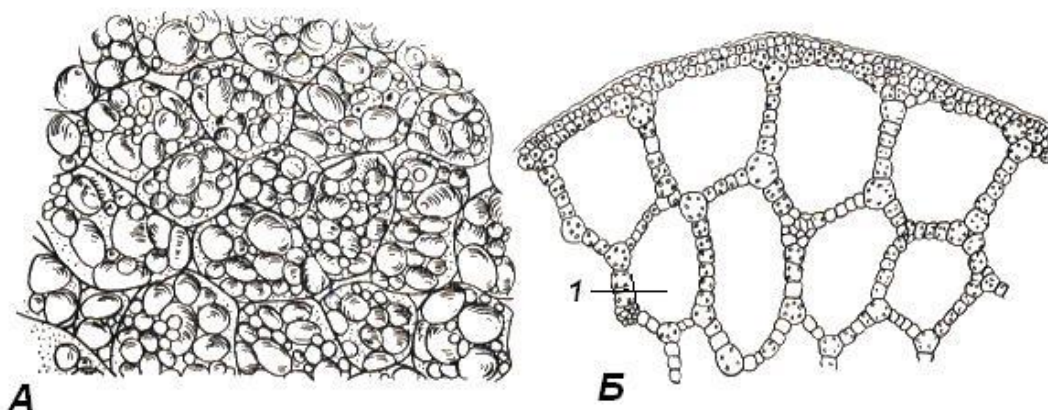


Рисунок 37. Запасающая паренхима клубня картофеля (А) и аэренхима стебля рдеста (Б); 1- межклетник

Запасные вещества откладываются в сердцевине и первичной коре, это большая часть околоплодников сочных плодов. В семенах запасные вещества сосредоточены в зародыше (у многих двудольных) или в специализированных тканях – триплоидный эндосперм или диплоидный перисперм.

Клетки запасяющих тканей обычно изодиаметрической формы, живые. запасные вещества локализованы в вакуолях, гиалоплазме, пластидах и оболочках. Так, в вакуолях накапливаются водорастворимые углеводы (глюкоза, сахароза), придающие сладкий вкус плодов. В цитоплазме отдельные вещества (крахмал, инулин) могут накапливаться в виде зерен (аллейроновые зерна) и кристаллов, жиры накапливаются в виде капель.

Из запасяющих органоидов важное значение имеют аминопласты - разновидность лейкопластов, внутри которых накапливается крахмал. У некоторых видов лейкопласты накапливают белки. Такие пласты называются протеинопластами. Встречаются они в клетках лукович безвременника и листьях ели. Запасающую функцию выполняют сферосомы, накапливающие липиды.

Клетки запасяющих тканей могут быть хранилищами не одного, а нескольких типов органических веществ. Так, семена гороха содержат крахмал и алейрон, клещевины – жир и алейрон. В зерновках злаков алейрон и крахмал пространственно разделены.

Выполняют запасающую функцию и оболочки клеток, в которых накапливаются гемицеллюлоза.

Разновидностью запасяющей ткани является водоносная паренхима, выполняющая функцию запасаения воды. Воздухоносная паренхима (аэренхима) выполняет функцию вентиляции, снабжая ткани и органы кислородом. Она хорошо развита в погруженных органах водных и болотных растений (кувшинка, кубышка, аир, вахта).

Водозапасающая ткань может состоять из живых и мертвых клеток. Водозапасающая ткань, состоящая из живых клеток, располагается обычно в несколько слоев под эпидермисом (например, в листьях фикуса, бромелий, ананаса). Мертвые водозапасающие клетки представляют собой крупные трахеиды различной формы. Они контактируют с рабочими трахеидами, из которых получают воду.

К водозапасающей ткани относят ткань, содержащую слизь, хорошо удерживающую воду. Примером могут служить специализированные клетки в оболочках некоторых семян, дающие густое ослизнение при прорастании.

Функция запасаения воды может быть сопряжена с активным поглощением воды. Поэтому иногда к водозапасающим тканям относят веламен, гиалиновые клетки сфагновых мхов и водозапасающие волоски.

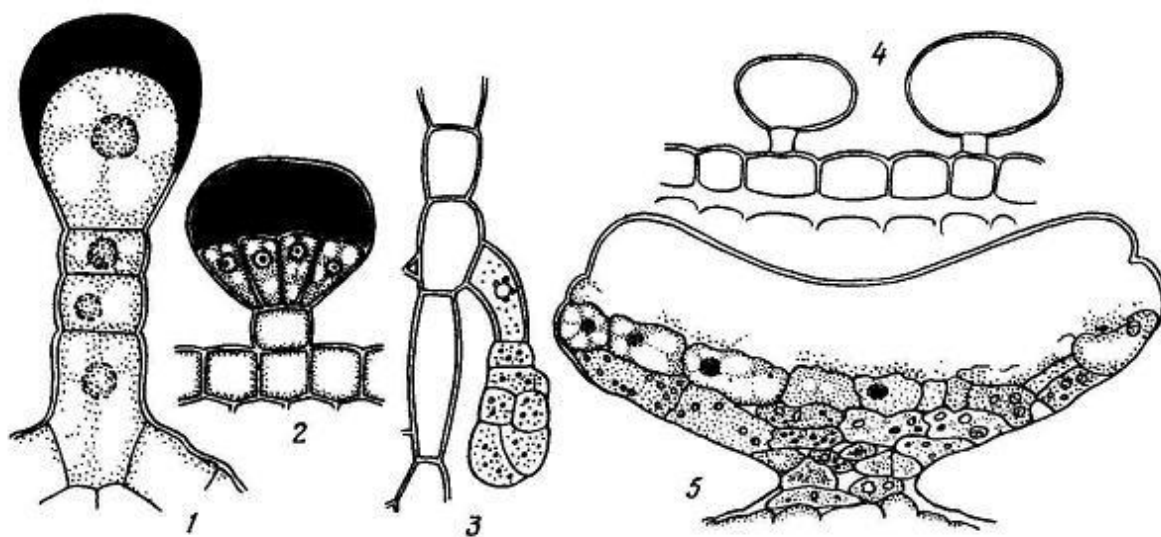
Таким образом, запасяющие ткани и отдельные клетки имеют разный тип строения, функцию запасаения могут выполнять клетки разных специализированных тканей.

3.8 Выделительные, или секреторные, ткани

В процессе жизнедеятельности в растениях образуется ряд веществ, не участвующих в дальнейшем метаболизме. Удаление конечных продуктов обмена происходит в результате *секреции* – акта отделения вещества от протопласта. Клетки выделительных тканей живые, тонкостенные, паренхимной формы. Выделительные ткани классифицируют на *наружные* и *внутренние* в зависимости от того, выделяют ли они свои секреты наружу или изолируют их внутри тела растения [2, 3].

Секреция – сложный процесс, состоящий из нескольких этапов: образование веществ, их накопление, полимеризация, приобретение этими веществами специфических свойств, удаление из клетки.

Наружные выделительные структуры выделяют секретируемые вещества в окружающую среду. Железистые трихомы и железистые эмергенцы часто встречаются у растений. *Железистые волоски* обычно имеют хорошо заметную ножку из одной или нескольких клеток и одно- или многоклеточную головку (рис. 38). Клетки головки являются секреторными клетками, выделяющими секрет под кутикулу, которой покрыт волосок. При разрыве кутикулы вещество изливается наружу, после чего целостность кутикулы восстанавливается, и может накопиться новая капля секрета.

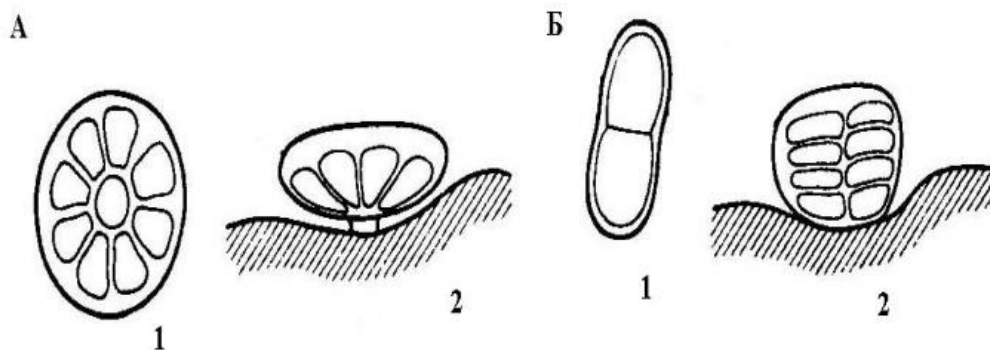


1- волосок пеларгонии с эфирным маслом, выделенным под кутикулу; 2 – железка розмарина; 3 – волосок картофеля; 4 – пузырьчатые волоски лебеды с водой и солями в вакуолях; 5 – железка листа черной смородины

Рисунок 38. Железистые волоски и железки

Железистые волоски на листьях пеларгонии выделяют эфирное масло; сидячие головчатые волоски, образующие мучнистый налет на листьях маревых, – воду и соли. *Железки* отличаются от волосков отсутствием ножки или очень короткой ножкой и всегда многоклеточной головкой.

Часто железки имеют характерное строение для определенных систематических групп. Так, у представителей семейства губоцветных секреторные клетки, вырабатывающие эфирное масло, располагаются в железке радиально, а у сложноцветных секреторные клетки в эфирномасличных железках располагаются в 2 ряда и 3-4 яруса (рис. 39).



1 - вид с поверхности; 2 - вид сбоку

Рисунок 39. Схема строения эфирномасличных железок губоцветных (А) и сложноцветных (Б)

Примером железистых эмергенцев являются жгучие волоски крапивы (рис. 40). Они имеют расширенное многоклеточное основание и крупную конечную клетку с маленькой, закругленной, легко обламывающейся головкой. Стенки клетки пропитаны кремнеземом, и острые края после обламывания головки ранят кожу, впрыскивая ядовитый секрет подобно шприцу.

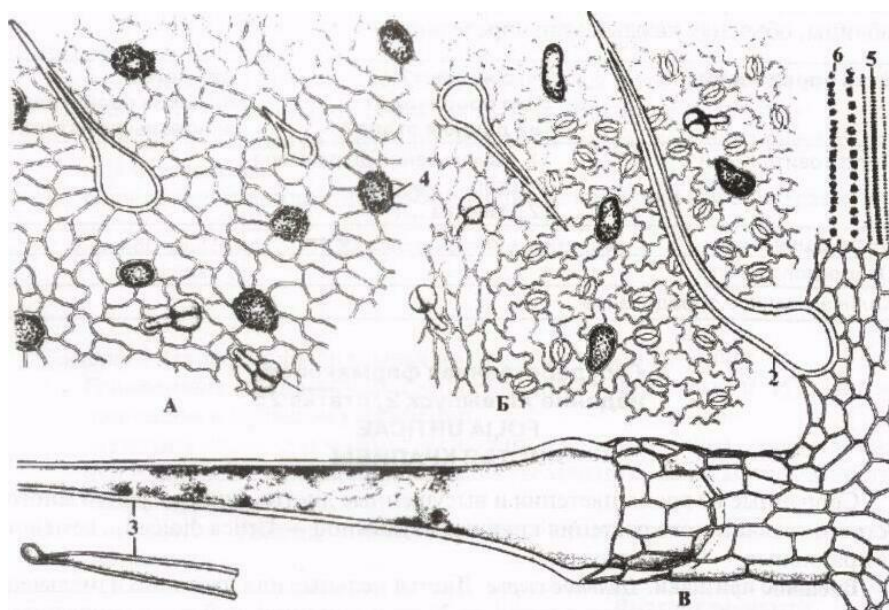


Рисунок 40. Строение эмергенцев крапивы

Гидатоды выделяют капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли. Этот процесс называется *гуттация*. Гуттация характерна для растений,

живущих при высокой влажности атмосферы, и для проростков с еще несформированной испаряющей листовой поверхностью, таким образом, поддерживая равновесие между поглощением воды и ее испарением.

В простейших случаях гидатоты представляют собой одноклеточные или многоклеточные волоски, внешне сходные с кроющими волосками. У других видов образуются многоклеточные волоски с крупноядерными клетками (рис. 41). Выделение воды происходит через тонкие стенки. У черного перца гидатоды имеют вид головчатых волосков, расположенных в углублениях листовых пластин.

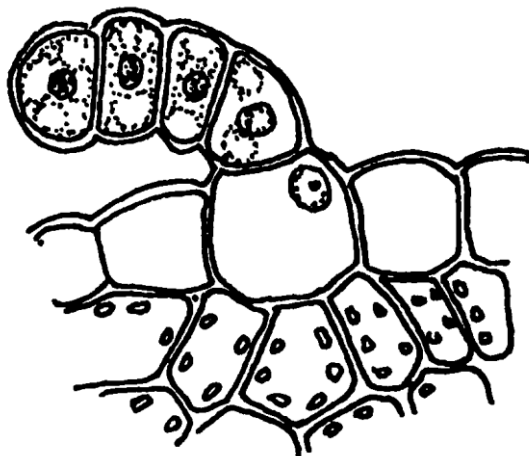


Рисунок 41. Схема гидатодов фасоли

Особенно сильно гуттация характерная для тропических и субтропических растений. Так, у калоказии 1 гидатода выделяет до 200 капель воды в минуту, до 100 см³ в сутки. Активно выделяет воды некоторые цезальпиевые, создавая в лесу впечатление дождя. В умеренном климате гуттация отмечена у ивы ломкой, смородины, черемухи.

Солевые железки многих растений, растущих на засоленных почвах, выделяют избыток минеральных солей, поднимающихся с транспирационным током через ксилему. Обычно такие железки расположены в углублениях листьев, но иногда выступают над поверхностью. Встречаются солевые железки у представителей Кермековых, Вербеновых и Мятликовых.

Гидропоты характерны для водных растений. Это особые эпидермальные клетки или группы клеток, служащие как для поглощения, так и выделения воды.

Нектарники выделяют нектар, представляющий собой водный раствор сахаров с примесью белков, спиртов и ароматических веществ. Они обычно образуются на частях цветка. Нектар служит пищей для насекомых, некоторых птиц, являющихся агентами перекрестного опыления растений.

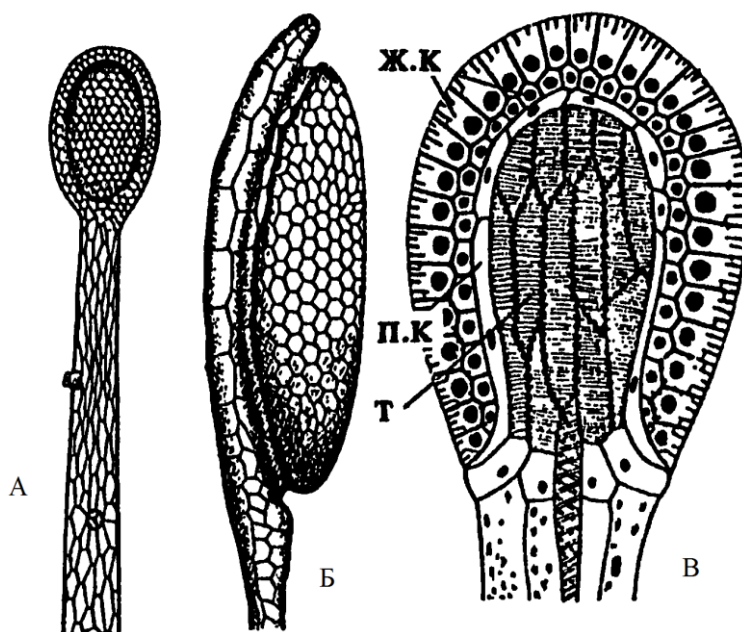
Нектарники морфологически разнообразны: дисковидные, головчатые, чашевидные, нитевидные. Они состоят из эпидермальных или субэпидермальных клеток, богатых цитоплазматическим содержимым. К ним примыкают клетки флоэмы, из которых в нектарники поступают сахаристые

вещества. Нектар выделяется либо через оболочки клеток, либо через специальные устья без околоустьичных клеток.

Осмофоры выделяют летучие эфирные масла, обуславливающие аромат цветка.

Пищеварительные железки насекомоядных, или хищных, растений (росянка, венерина мухоловка) выделяют жидкость, содержащую пищеварительные ферменты и кислые полисахариды. Они служат для улавливания и переваривания мелких насекомых, являющихся для этих растений дополнительным источником азота.

У жирянки выявлено 2 типа секреторных структур: длинные ловчие и пищеварительные волоски. Первые выделяют слизь, привлекающую насекомых, вторые – секрет для их переваривания. Железистые волоски росянки состоят из многоклеточной ножки и овальной головки (рис. 42).



Ж.к. – железистые клетки, п.к. – паренхимные клетки, т – трахеиды; А – общий вид железистого волоска, Б – головка волоска, В – головка волоска в продольном разрезе

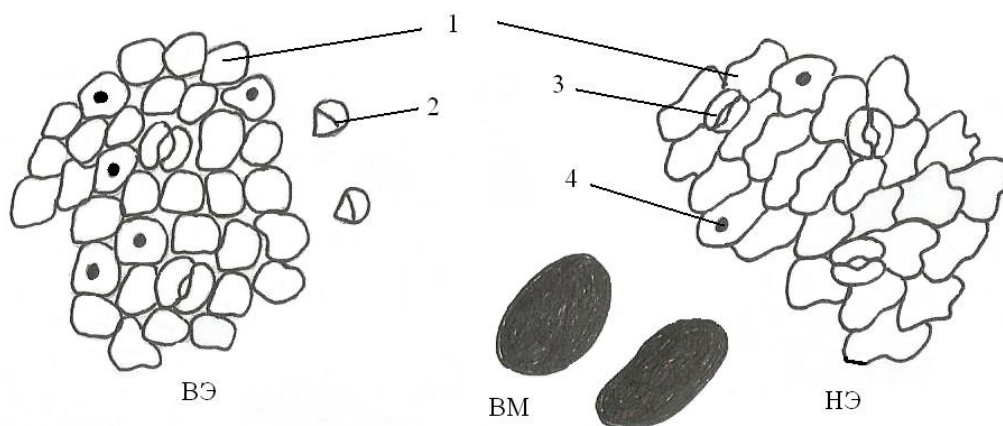
Рисунок 42. Схема строения железистого волоска росянки

У всех хищных растений секреторные клетки имеют плотный протопласт, богатый белковыми веществами, крупные, иногда полиплоидные ядра. В активном состоянии они слабо вакуолизированы.

Внутренние выделительные структуры выделяют и накапливают вещества, остающиеся внутри растения. Выделительные (секреторные) клетки накапливают различные вещества: эфирное масло, слизи, дубильные вещества, кристаллы кальция оксалата и др. (рис. 43).

Секреторные вместилища (вместилища выделений) представляют собой полости внутри тела растения, заполненные секретом. Они очень разнообразны

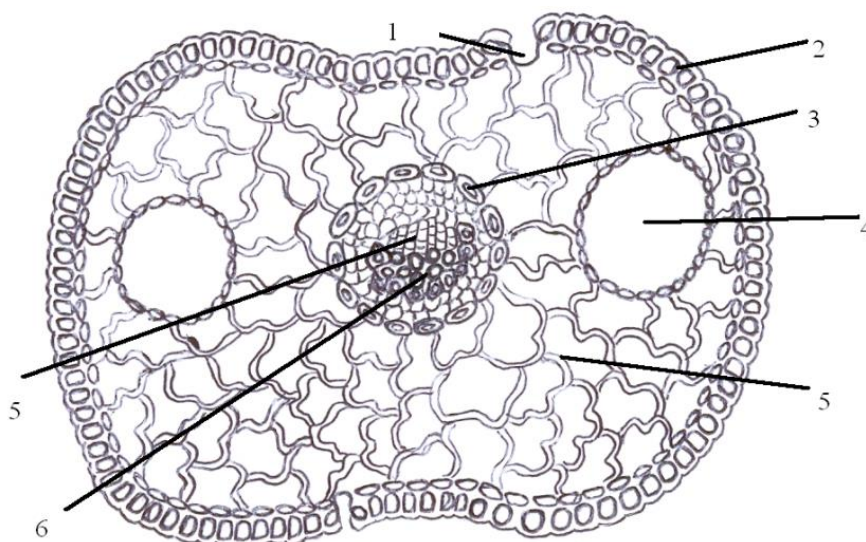
по форме и происхождению. Схизогенные вместилища образуются вследствие расхождения клеток и формирования крупного межклетника, выстланного живыми эпителиальными клетками, которые образуют вещества, заполняющие полость вместилища.



ВЭ – верхний эпидермис, НЭ – нижний эпидермис, ВМ – вместилища с эфирным маслом, 1 – основные клетки эпидермиса, 2 - эфирно-масличные железы, 3 – устьица, 4 – неспециализированные паренхимные клетки с каплями эфирного масла

Рисунок 43 - Препарат листа *Artemisia proceriformis* с поверхности

Схизогенные вместилища могут представлять собой длинные вытянутые каналы, образующие связную систему в теле растения (смоляные ходы хвойных, эфирномасличные каналы зонтичных, аралиевых). Встречаются и короткие вместилища схизогенного происхождения (рис. 44).



1 – эпидермис, 2 – устьице, 3 – эндодерма, 4 – смоляной ход, 5 – мезофилл, 5 – флоэма, 6 – ксилема

Рисунок 44 - Поперечный срез листа можжевельника казацкого

Лизигенные вместилища образуются в результате растворения группы клеток после накопления ими веществ (эфирномасличные вместилища в околоплоднике citrusовых). Часто встречаются вместилища смешанного происхождения - *схизолизигенные*.

Млечники (млечные трубки) - живые клетки, содержащие в вакуолях *млечный сок*, или *латекс*. В состав млечного сока входят углеводы (крахмальные зерна у молочайных, сахара у сложноцветных), белки (у фикуса), жиры, слизи, дубильные вещества, эфирные масла, каучук. *Членистые* млечники состоят из многих клеток, протопласты и вакуоли которых слились в единую разветвленную систему (сложноцветные, маковые). *Нечленистые* млечники образованы одной гигантской клеткой, пронизывающей все растение (тутовые, молочайные).

3.9 Механические ткани

Механическая паренхима занимает промежуточное положение между основными и механическими тканями. Это живые паренхимные клетки со слегка утолщенной одревесневшей клеточной стенкой. Неспециализированная паренхима (основная паренхима, неспецифическая паренхима) представляет собой живую паренхимную ткань без выраженной функции. Эта ткань всегда присутствует в теле растения, составляя его большую часть [2-6, 10].

Ориентация всех тканей в пространстве связана с поддержанием вертикального положения, что ведет к необходимости образования механических тканей. У водных растений потребность в этих тканях не велика, так как вода хорошо поддерживает тела этих видов.

Механические (скелетные, опорные, арматурные) ткани выполняют в растении роль скелета, который скрепляет ткани и части органов между собой. Они придают растениям прочность, способность противостоять действию тяжести собственных органов, порывам ветра, дождю, снегу, вытаптыванию животными. Клетки механических тканей разнообразны по форме, но имеют общий признак - сильно утолщенные клеточные стенки, которые даже после отмирания протопласта продолжают выполнять опорную функцию. Различают два типа механических тканей: 1) *колленхиму* (от греч. kolla - клей) и 2) *склеренхиму* (от греч. scleros - твердый и enchyma - ткань).

Обе механические ткани характеризуются плотным смыканием клеток и сильным утолщением оболочек.

Колленхима (производная основной меристемы) - механическая ткань молодых растущих органов, возникает очень рано, когда еще продолжается рост органа в длину. Способна к растяжению. Колленхима состоит из живых, вытянутых по оси органа клеток с тупыми или скошенными концами. В клетках часто содержатся хлоропласты. Клеточные стенки утолщены неравномерно и никогда не одревесневают. Колленхима располагается сразу за покровной тканью в молодых стеблях, цветоносах, черешках листьев, образуя сплошной цилиндр или тяжи в ребрах. В зависимости от характера утолщения стенок

клеток различают три типа колленхимы: 1) *уголковую*, 2) *пластинчатую* и 3) *рыхлую*.

Уголковая колленхима имеет стенки, утолщенные в углах клеток. Утолщения стенок соседних клеток смыкаются, образуя трех – пятиугольники (рис. 45). Уголковая колленхима часто встречается в стеблях травянистых растений, черешках листьев, вдоль главной жилки листа.

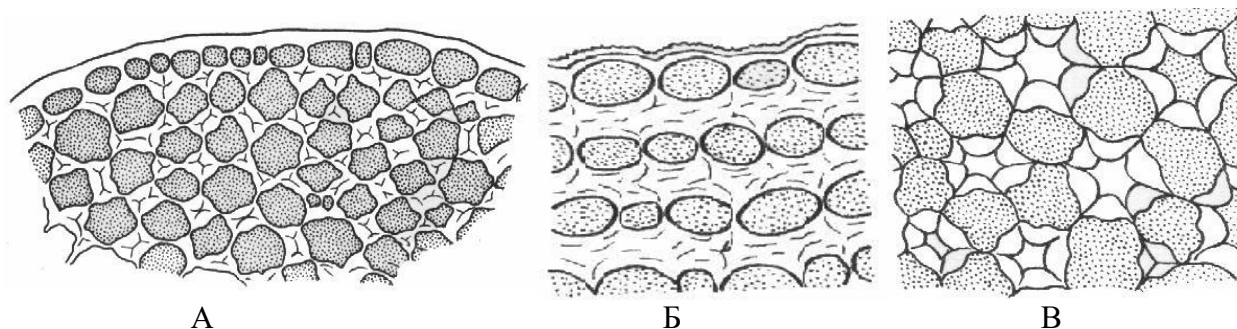


Рисунок 45 - Уголковая (А), пластинчатая (Б) и рыхлая (В) колленхима

Пластинчатая колленхима имеет утолщения тангенциальных, т. е. параллельных поверхности органа, стенок клеток, которые располагаются параллельными слоями, радиальные стенки остаются тонкими. На поперечном срезе ткань напоминает хрящевую ткань. Она встречается, чаще всего, в молодых стеблях древесных растений, стеблях подсолнечника.

Рыхлая колленхима имеет хорошо выраженные межклетники. Утолщению подвергаются лишь те части стенок, которые прилегают к межклетным пространствам. Рыхлая колленхима встречается у некоторых травянистых растений (лопух, дурман, красавка белладонна, мать-и-мачеха, горец земноводный и другие). Утолщение оболочек происходит перед окончанием роста клеток в длину, на срезах – выглядят светлыми из-за сильного лучепреломления. Утолщенные стенки состоят из целлюлозы, но багит также пектином. Наличие пектина обуславливает высокую влагоемкость ткани, содержание воды составляет 60-70 % от всей массы. Поэтому некоторые исследователи считают, что данная ткань не только выполняет механическую функцию, но и регулирует осмотическое давление. То есть колленхима может выполнять функции механической ткани только в состоянии тургора.

Склеренхима встречается наиболее часто, во всех органах: корнях, стеблях, листьях, плодах, цветках, семенах. Клетки склеренхимы имеют равномерно утолщенные и, как правило, одревесневшие стенки. Различают два типа склеренхимы: 1) *волокна* и 2) *склереиды*, различающиеся формой клеток.

Волокна - прозенхимные клетки, сильно вытянутые в длину и заостренные на концах. Они обеспечивают прочность органов растений на растяжение, сжатие и изгибы. Прочность волокон повышается благодаря тому, что фибриллы целлюлозы проходят в них винтообразно, меняя направление во внешних и внутренних витках.

Склеренхима, как и колленхима, ткань первичная, обычно производные основной меристемы. По прочности на разрыв склеренхима не уступает строительной стали, однако в 6-10 раз менее пластична.

Склерейды - клетки, имеющие различную форму, чаще паренхимную. Они встречаются как поодиночке, в виде идиобластов, так и группами. Это мертвые клетки с очень толстыми одревесневшими стенками, пронизанными поровыми каналами, которые часто ветвятся (рис. 46). Склерейды возникают вследствие склерификации первоначально живых тонкостенных клеток. Склерификация поэтапный процесс, включающий фазы сильного утолщения оболочек, одревеснения оболочек, постепенного отмирания протопласта. В зависимости от формы клеток выделяют несколько типов склерейд. Наиболее часто встречаются *брахисклерейды*, или *каменистые клетки* и *астросклерейды*.

Каменистые клетки имеют более или менее округлую форму. Из них состоят косточки вишни, сливы, персика, скорлупа грецкого ореха. Они встречаются в мякоти плодов груши, айвы, рябины, в корнях хрена среди тонкостенных клеток. У груши при созревании плода наблюдается раздревеснение каменных клеток.

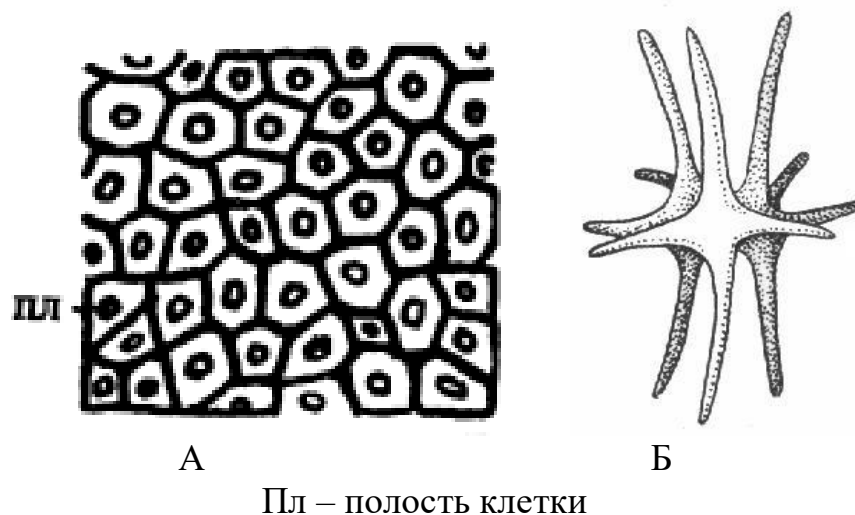


Рисунок 46 – Волокна склеренхимы на поперечном срезе (А) и астросклерейды кубышки (Б)

Астросклерейды имеют ветвистую форму с отростками, направленными в разные стороны. Они располагаются в виде идиобластов в мезофилле листьев некоторых растений (камелия, маслина, кубышка), скрепляя рыхлые ткани подобно шпильке в волосах. Склерейды, напоминающие берцовые кости, называются остеосклерейдами.

Контрольные вопросы:

1 Назовите простые и сложные ткани, первичные и вторичные ткани. Приведите примеры.

2 Почему покровные ткани относятся к сложным тканям? Укажите выполняемые функции.

3 Какую роль выполняют проводящие и механические ткани в организме растения?

4 Какой тип механической ткани характерен для растущих организмов? Какой – для взрослых растений?

5 Деятельность какой ткани у древесных видов ведет к формированию годичных колец?

6 Какие ткани выполняют несколько функций?

7 Опишите деятельность проводящих тканей.

Глава 4. Вегетативные и генеративные органы растений

4.1 Вегетативные органы растения: корень. Типы корневых систем. Морфология, анатомия и физиология корня. Видоизменения корней

Корень - основной вегетативный орган растения, выполняющий в типичном случае функцию почвенного питания. Корень - осевой орган, обладающий радиальной симметрией и неопределенно долго нарастающий в длину благодаря деятельности апикальной меристемы. От побега он морфологически отличается тем, что на нем никогда не образуются листья, а апикальная меристема всегда прикрыта корневым чехликом.

Кроме главной функции поглощения веществ из почвы, корни выполняют и другие функции:

1) корни укрепляют («заякоривают») растения в почве, делают возможным вертикальный рост и вынесение побегов наверх;

2) в корнях синтезируются различные вещества, которые затем передвигаются в другие органы растения;

3) в корнях могут откладываться запасные вещества;

4) корни взаимодействуют с корнями других растений, микроорганизмами, грибами, обитающими в почве.

Совокупность корней одной особи образует единую в морфологическом и физиологическом отношении корневую систему.

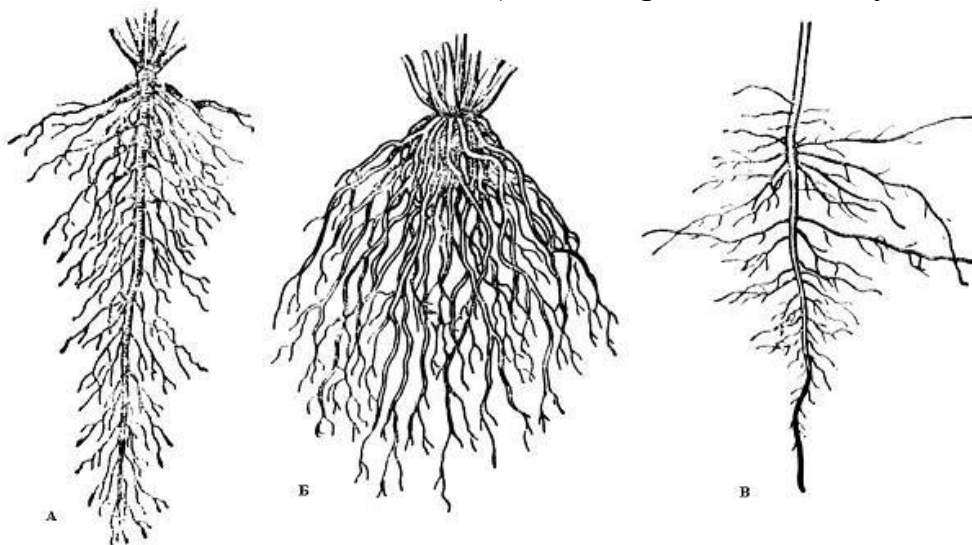
В состав корневых систем входят корни различной морфологической природы – *главный* корень, *боковые* и *придаточные* корни.

Главный корень развивается из зародышевого корешка. Боковые корни образуются на корне (главном, боковом, придаточном), который по отношению к ним обозначается как *материнский*. Боковые корни закладываются *эндогенно*, т.е. во внутренних тканях материнского корня. Придаточные корни могут возникать и на стеблях, и на листьях, и на корнях. По происхождению выделяют следующие типы корневых систем (рис. 47):

1) система главного корня представлена главным корнем (первого порядка) с боковыми корнями второго и последующих порядков (у многих кустарников и деревьев, большинства двудольных растений);

2) система придаточных корней развивается на стеблях, листьях; встречается у большинства однодольных растений и многих двудольных, размножающихся вегетативно;

3) смешанная корневая система образована главным и придаточными корнями с их боковыми ответвлениями (многие травянистые двудольные).



А – система главного корня; Б – система придаточных корней; В – смешанная корневая система (А и В – стержневые корневые системы; Б – мочковатая корневая система)

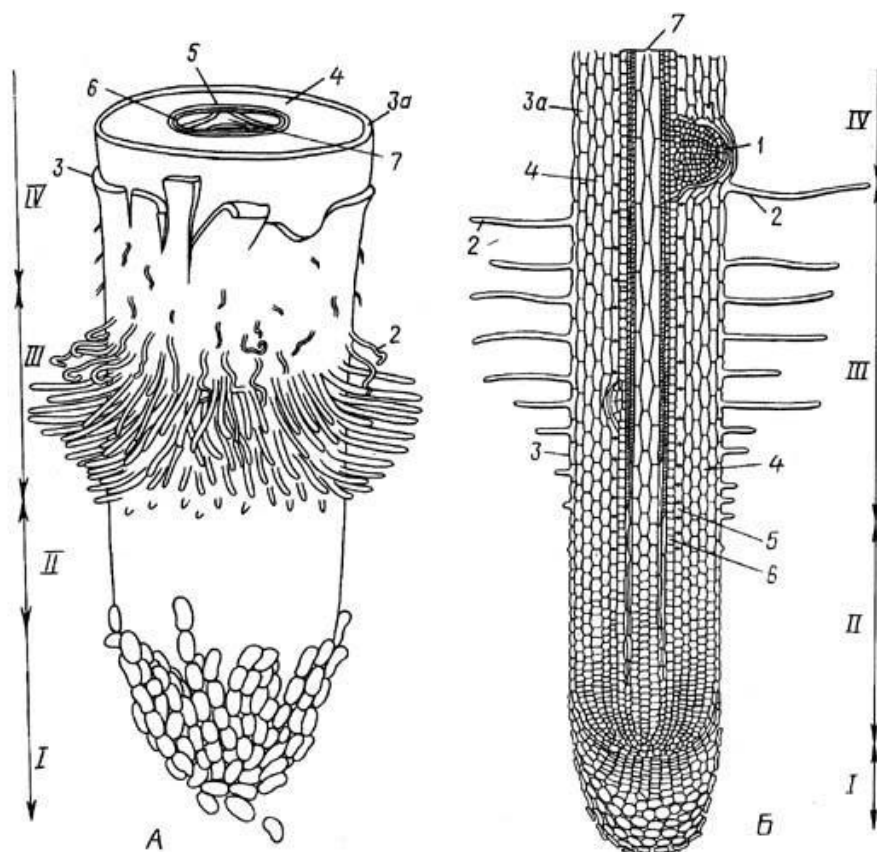
Рисунок 47 – Типы корневых систем

По форме различают *стержневую* и *мочковатую* корневые системы. В стержневой корневой системе главный корень сильно развит и хорошо заметен среди остальных корней. В мочковатой корневой системе главный корень незаметен или его нет, а корневая система составлена многочисленными придаточными корнями.

Корень обладает потенциально неограниченным ростом. Однако в естественных условиях рост и ветвление корней ограничено влиянием других корней и почвенных экологических факторов. Основная масса корней располагается в верхнем слое почвы (15 см), наиболее богатом органическими веществами. Корни деревьев углубляются в среднем на 10-15 м, а в ширину распространяются обычно за пределы радиуса крон. Корневая система кукурузы заходит на глубину около 1,5 м и примерно на 1 м во все стороны от растения. Рекордная глубина проникновения корней в почву отмечена у пустынного мескитового кустарника - более 53 м.

У одного растения ржи, выращенного в теплице, общая длина всех корней составила 623 км. Суммарный прирост всех корней за одни сутки равнялся примерно 5 км. Общая поверхность всех корней у этого растения составила 237 м² и была в 130 раз больше поверхности надземных органов.

Зоны молодого корневого окончания - это разные по длине части молодого корня, выполняющие неодинаковые функции и характеризующиеся определенными морфологическими и анатомическими особенностями (рис. 48) [11-14].



I – корневой чехлик; II – зоны деления и растяжения; III – зона всасывания; IV – начало зоны проведения: 1 – растущий боковой корень; 2 – корневые волоски; 3 – ризодерма; 3а – экзодерма; 4 – первичная кора; 5 – эндодерма; 6 – перицикл; 7 – осевой цилиндр

Рисунок 48 - Общий вид (А) и продольный срез (Б) корневого окончания

Кончик корня снаружи всегда прикрыт корневым чехликом, защищающим апикальную меристему [15-21]. Чехлик состоит из живых клеток и постоянно обновляется: по мере того, как с его поверхности слущиваются старые клетки, на смену им, изнутри, апикальная меристема образует новые молодые клетки. В клетках центральной части чехлика содержится много крахмальных зерен. По-видимому, эти зерна служат *статолитами*, т. е. способны перемещаться в клетке при изменении положения кончика корня в пространстве, благодаря чему корень растет всегда в сторону действия силы тяжести (*положительный геотропизм*).

Под чехликом находится зона деления, представленная апикальной меристемой, в результате деятельности которой формируются все прочие зоны и ткани корня. Зона деления имеет размеры около 1 мм. Вслед за зоной деления располагается зона растяжения, или зона роста. В этой зоне клетки почти не делятся, а сильно растягиваются (растут) в продольном направлении, вдоль оси корня. Протяженность зоны растяжения обычно невелика и не превышает нескольких миллиметров.

Далее идет зона поглощения, или зона всасывания. В этой зоне покровной тканью является *ризодерма* (*эпиблема*), клетки которой несут многочисленные

корневые волоски. Зона поглощения имеет протяжение до нескольких сантиметров. Эту зону называют также зоной дифференциации, поскольку именно здесь происходит образование постоянных первичных тканей. Продолжительность жизни корневого волоска не превышает 10-20 дней. Выше зоны всасывания, там, где исчезают корневые волоски, начинается зона проведения. По этой части корня вода и растворы солей, поглощенные корневыми волосками, транспортируются в вышележащие органы растения. В зоне проведения формируются боковые корни.

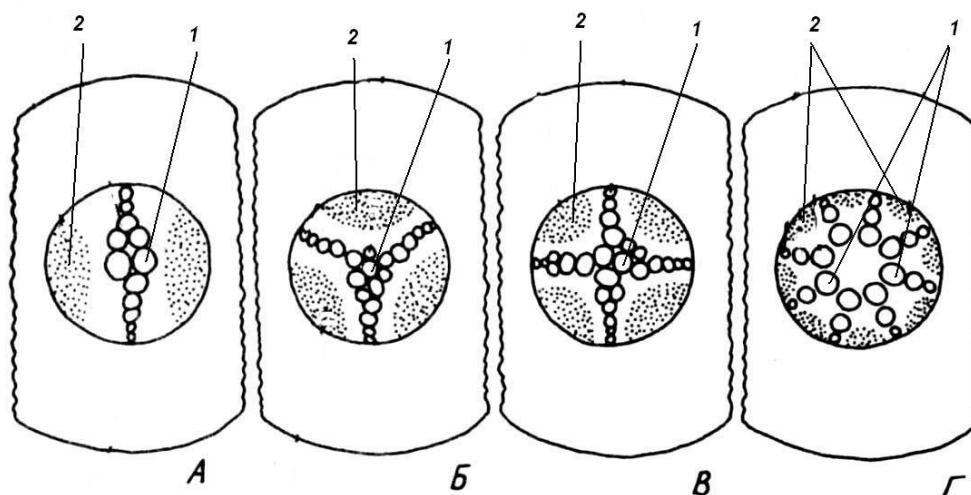
Первичная структура корня [21] образуется в результате деятельности апикальной меристемы. Корень отличается от побега тем, что его апикальная меристема откладывает клетки не только внутрь, но и наружу, пополняя чехлик. Число и расположение инициальных клеток в апексах корней значительно варьируют у растений, принадлежащих к разным систематическим группам. Производные инициалей уже вблизи апикальной меристемы дифференцируются в первичные меристемы – 1) *протодерму*, 2) *основную меристему* и 3) *прокамбий*. Из этих первичных меристем в зоне всасывания формируются три системы тканей: 1) *ризодерма*, 2) *первичная кора* и 3) *осевой (центральный) цилиндр*,

Наружные слои первичной коры, подстилающие ризодерму, образуют экзодерму. Экзодерма возникает как ткань, регулирующая прохождение веществ из ризодермы в кору, но после отмирания ризодермы выше зоны всасывания она оказывается на поверхности корня и превращается в защитную покровную ткань. Экзодерма формируется как один слой (реже несколько слоев) и состоит из живых паренхимных клеток, плотно сомкнутых между собой.

Самый внутренний слой первичной коры - эндодерма. Она в виде непрерывного цилиндра окружает стелу. Эндодерма в своем развитии может пройти три ступени. На первой ступени ее клетки плотно прилегают друг к другу и имеют тонкие первичные стенки. На их радиальных и поперечных стенках образуются утолщения в виде рамок - *пояски*. В поясках Каспари откладываются суберин и лигнин, что делает их непроницаемыми для растворов. Поэтому вещества из коры в стелу и из стелы в кору могут пройти только по симпласту, т. е. через живые протопласты клеток эндодермы и под их контролем.

Центральный (осевой) цилиндр, или стела формируется в центре корня. Уже вплотную к зоне деления самый наружный слой стелы образует перицикл, клетки которого долго сохраняют характер меристемы и способность к новообразованиям. В молодом корне перицикл состоит из одного ряда живых паренхимных клеток с тонкими стенками (рис. 49). Перицикл выполняет несколько важных функций. У большинства семенных растений в нем закладываются боковые корни. У видов с вторичным ростом он участвует в формировании камбия и дает начало первому слою феллогена. В перицикле часто происходит образование новых клеток, входящих затем в его состав. У некоторых растений в перицикле возникают также зачатки придаточных почек.

В старых корнях однодольных растений клетки перицикла часто склерифицируются.



А – диархный; Б – триархный; В – тетрархный; Г – полиархный: 1 – ксилема; 2 – флоэма

Рисунок 49 - Типы строения осевого цилиндра корня (схема)

За перициклом находятся клетки прокамбия, которые дифференцируются в первичные проводящие ткани. Элементы флоэмы и ксилемы закладываются по кругу, чередуясь друг с другом, и развиваются центростремительно. Однако ксилема в своем развитии обычно обгоняет флоэму и занимает центр корня. На поперечном разрезе первичная ксилема образует звезду, между лучами которой располагаются участки флоэмы. Такая структура получила название радиального проводящего пучка.

Звезда ксилемы может иметь различное число лучей – от двух до многих. Если их два, корень называют *диархным*, если три – *триархным*, четыре – *тетрархным*, а если много – *полиархным*. Число лучей ксилемы обычно зависит от толщины корня. В толстых корнях однодольных растений оно может достигать 20-30. В корнях одного и того же растения число лучей ксилемы может быть различно, в более тонких ответвлениях оно сокращается до двух.

Пространственное разделение тяжей первичной флоэмы и ксилемы, расположенных на разных радиусах, и их центростремительное заложение представляют собой характерные особенности строения центрального цилиндра корня и имеют большое биологическое значение. Элементы ксилемы максимально приближены к поверхности стелы, и в них легче, минуя флоэму, проникают растворы, поступающие из коры.

Центральная часть корня обычно занята одним или несколькими крупными сосудами ксилемы. Присутствие сердцевины вообще нетипично для корня, однако в корнях некоторых однодольных в середине находится небольшой участок механической ткани (рис. 50) или тонкостенные клетки, возникающие из прокамбия. Первичная структура корня характерна для

молодых корней всех групп растений. У споровых и однодольных растений первичное строение корня сохраняется в течение всей жизни.

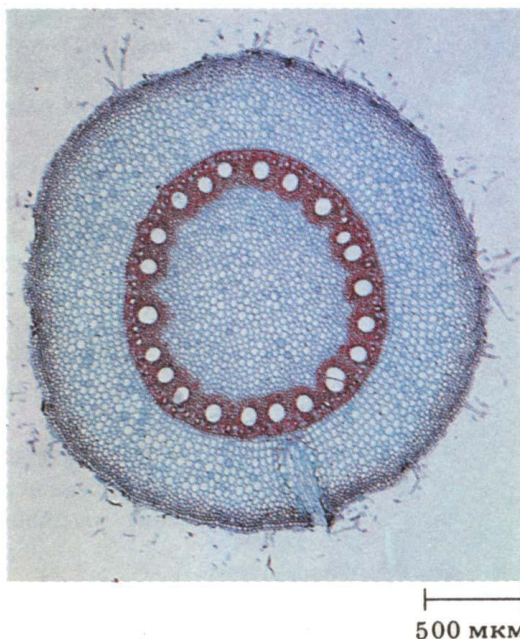


Рисунок 50 - Поперечный срез корня кукурузы

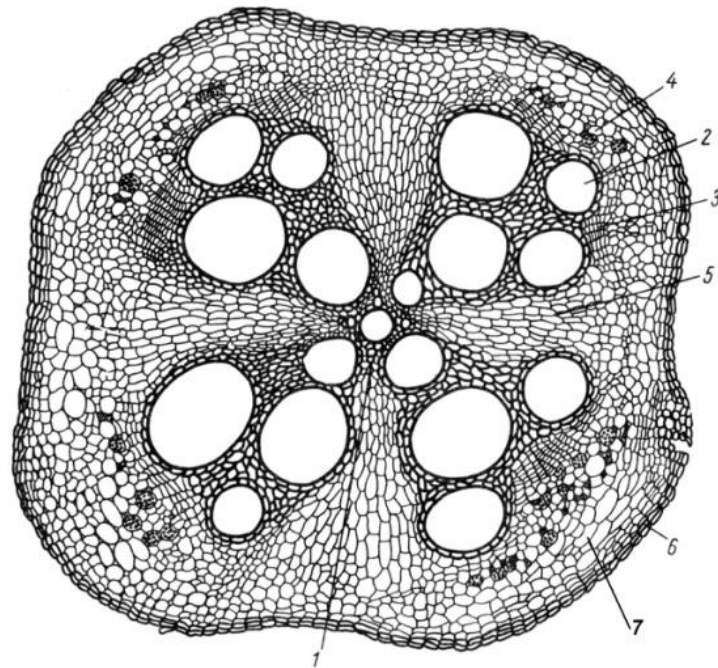
У голосеменных и двудольных растений первичное строение сохраняется недолго и выше зоны всасывания сменяется вторичным. Вторичное утолщение корня происходит за счет деятельности вторичных боковых меристем – *камбия* и *феллогена*. Камбий откладывает внутрь слои вторичной ксилемы (*древесины*) и наружу вторичную флоэму (*луб*). Если этот процесс длится долго, то корни достигают значительной толщины.

Участки камбия, возникшие из перицикла, состоят из паренхимных клеток и не способны откладывать элементы проводящих тканей. Они образуют *первичные сердцевинные лучи*, представляющие собой широкие участки паренхимы между вторичными проводящими тканями (рис. 51). *Вторичные сердцевинные*, или *лубодревесинные лучи* возникают дополнительно при длительном утолщении корня, они обычно уже первичных. Сердцевинные лучи обеспечивают связь между ксилемой и флоэмой корня, по ним происходит радиальный транспорт различных соединений.

В результате деятельности камбия первичная флоэма оттесняется наружу и сдавливается. Звезда первичной ксилемы остается в центре корня, ее лучи могут сохраняться в течение длительного времени, но чаще центр корня заполняется вторичной ксилемой, и первичная ксилема становится незаметной.

Многолетние корни древесных растений в результате длительной активности камбия нередко сильно утолщаются. Вторичная ксилема у таких корней сливается в сплошной цилиндр, окруженный снаружи кольцом камбия и сплошным кольцом вторичной флоэмы (рис. 51). По сравнению со стеблем

границы годичных колец в древесине корня выражены значительно слабее, луб развит сильнее, сердцевинные лучи, как правило, шире.



1 – первичная ксилема; 2 – вторичная ксилема; 3 – камбий; 4 – вторичная флоэма; 5 – первичный сердцевинный луч; 6 – пробка; 7 – паренхима вторичной коры

Рисунок 50 - Поперечный срез корня тыквы (вторичное строение)

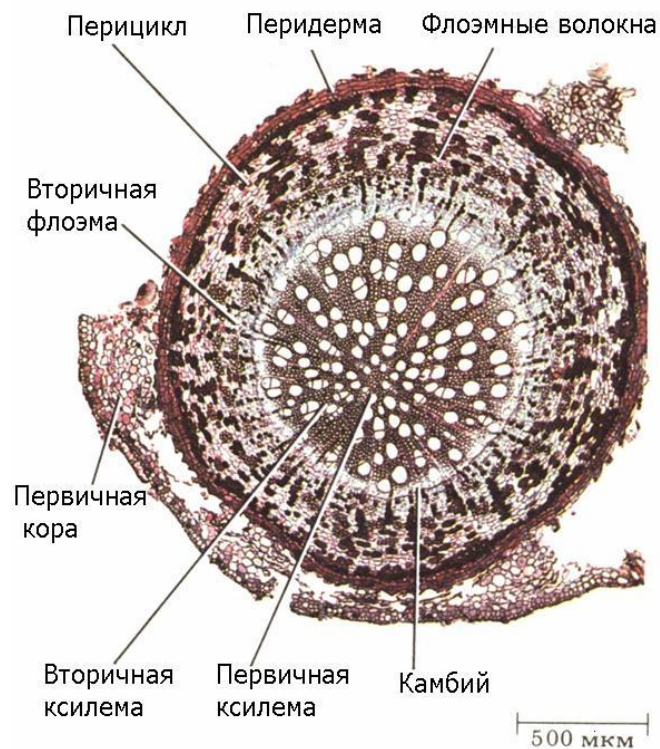


Рисунок 51 - Поперечный срез корня ивы в конце первого вегетационного периода

Если корни выполняют особые функции, их строение меняется [21]. Резкое, наследственно закрепленное видоизменение органа, вызванное сменой функций, носит название метаморфоза. Видоизменения корней очень разнообразны.

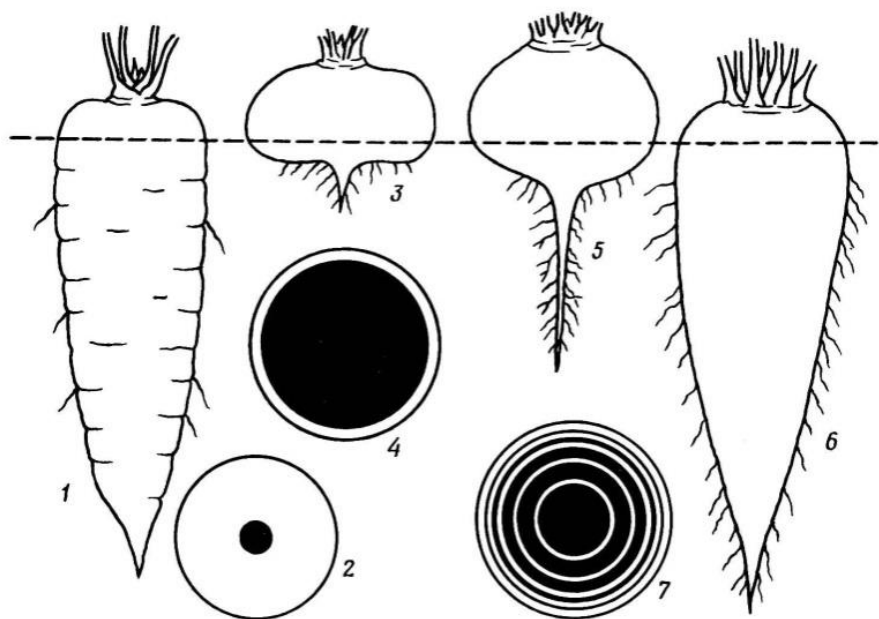
Корни многих растений образуют симбиоз с гифами почвенных грибов, называемый *микоризой* («грибокорень»). Микориза образуется на сосущих корнях в зоне поглощения. Грибной компонент облегчает корням получение воды и минеральных элементов из почвы, часто гифы грибов заменяют корневые волоски. В свою очередь, гриб получает от растения углеводы и другие питательные вещества. Различают два основных типа микоризы. Гифы *эктотрофной* микоризы образуют чехол, окутывающий корень снаружи. Эктотрофная микориза широко распространена у деревьев и кустарников. *Эндотрофная* микориза встречается в основном у травянистых растений. Эндотрофная микориза находится внутри корня, гифы внедряются в клетки коровой паренхимы. Микотрофное питание очень широко распространено. Некоторые растения, например орхидные, вообще не могут существовать без симбиоза с грибами.

На корнях бобовых возникают особые образования – *клубеньки*, в которых поселяются бактерии из рода *Rhizobium*. Эти микроорганизмы способны усваивать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное состояние. Часть веществ, синтезированных в клубеньках, усваивают растения, а бактерии используют вещества, находящиеся в корнях. Этот симбиоз имеет большое значение для сельского хозяйства. Бобовые растения благодаря дополнительному источнику азота богаты белками. Они дают ценные пищевые и кормовые продукты и обогащают почву азотистыми веществами.

Очень широко распространены *запасающие* корни. Они обычно утолщены и сильно паренхиматизированы. Сильно утолщенные придаточные корни называют *корневыми шишками*, или *корнеклубнями* (георгин, некоторые орхидные). У многих, чаще двулетних, растений со стержневой корневой системой возникает образование, носящее название *корнеплода*. В образовании корнеплода принимают участие и главный корень, и нижняя часть стебля. У моркови почти весь корнеплод составлен корнем, у репы корень образует лишь самую нижнюю часть корнеплода (рис. 52).

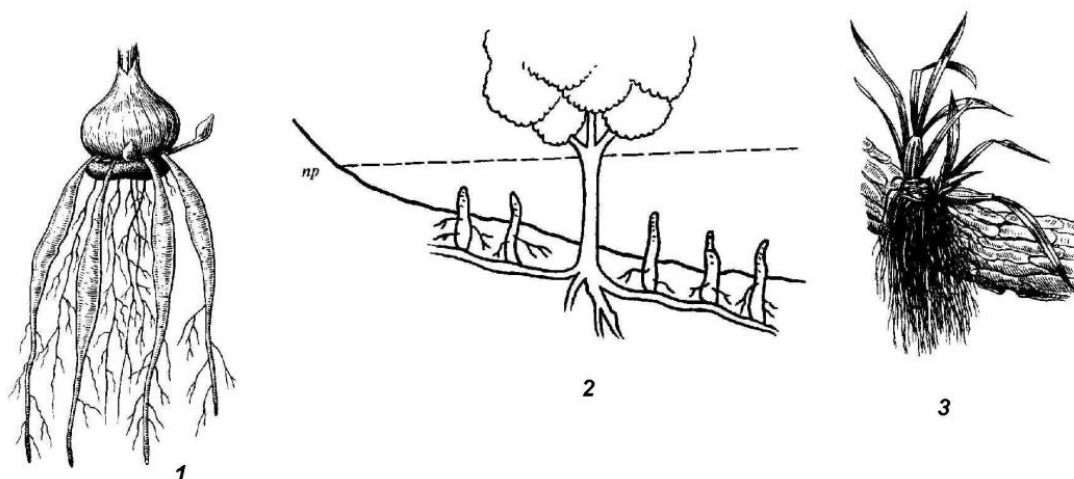
Корнеплоды культурных растений возникли в результате длительного отбора. В корнеплодах сильно развита запасаящая паренхима и исчезли механические ткани.

У многих луковичных и корневищных растений образуются *втягивающие*, или *контрактильные* корни (рис. 33). Они могут укорачиваться и втягивать побег в почву на оптимальную глубину на время летней засухи или зимних морозов. Втягивающие корни имеют утолщенные основания с поперечной морщинистостью.



(на поперечных разрезах ксилема черная; горизонтальным пунктиром показана граница стебля и корня)

Рисунок 52 - Корнеплоды моркови (1, 2), репы (3, 4) и свеклы (5, 6, 7)



1 – клубнелуковица гладиолуса с утолщенными у основания втягивающими корнями; 2 – дыхательные корни с пневматофорами у авиценнии (*np* – зона прилива); 3 – воздушные корни орхидеи

Рисунок 53 - Метаморфозы корня

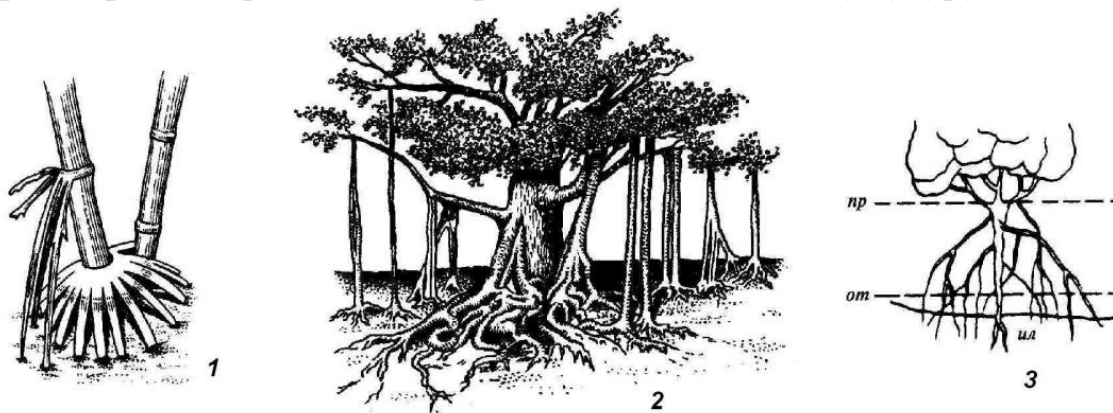
Воздушные корни образуются у многих тропических эпифитных однодольных из семейств орхидных, ароидных, бромелиевых [21, 22]. Эпифиты поселяются на других растениях, но не паразитируют на них, а используют как подпорку для поднятия вверх, к свету. Воздушные корни свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению атмосферной влаги. На их поверхности образуется *веламен*. Веламен, как и ризодерма, образуется из протодермы, но это многослойная ткань. Клетки веламена отмирают, их стенки

имеют сетчатые или спиральные утолщения. Через поры и сквозные отверстия в клеточных стенках влага проникает капиллярным путем. Изнутри веламен подстилается экзодермой со сложно построенными пропускными клетками, через которые вода передается в клетки коры и осевого цилиндра. Веламен встречается и у некоторых наземных однодольных (кливия, хлорофитум), в этом случае он выполняет функцию механической защиты и предохраняет растение от потери воды из первичной коры.

Дыхательные корни, или *пневматофоры* образуются у некоторых тропических древесных растений, живущих в условиях недостатка кислорода (таксодиум, или болотный кипарис; растения мангровых зарослей, обитающие по болотистым берегам океанических побережий). Пневматофоры растут вертикально вверх и высовываются над поверхностью почвы.

Через систему отверстий в этих корнях, связанных с аэренхимой, воздух поступает в подводные органы.

У некоторых растений для поддержания побегов в воздушной среде образуются дополнительные *опорные* корни. Они отходят от горизонтальных ветвей кроны и, достигнув поверхности почвы, интенсивно ветвятся, превращаясь в столбовидные образования, поддерживающие крону дерева (*столбовидные* корни баньяна) (рис. 54). *Ходульные* корни отходят от нижних участков стебля, придавая стеблю устойчивость. Они образуются у растений мангровых зарослей, растительных сообществ, развивающихся на затопляемых во время прилива тропических берегах океанов, а также у кукурузы.



1 – ходульные корни кукурузы; 2 – столбовидные корни баньяна; 3 – ходульные корни ризофоры (*пр* – зона прилива; *от* – зона отлива; *ил* – поверхность илистого дна)

Рисунок 54 - Опорные корни

Побеги плюща, стремясь к солнцу, обвивают другие растения или прикрепляются к стенам при помощи корней - *прицепок*. У паразитических растений корни видоизменяются в присоски – *гаустории*, которые внедряются в ткани других растений и поглощают из клеток воду и питательные вещества (рис. 55).



Рисунок 55 – Гаустории растений

4.2 Вегетативные органы растения: побег и системы побегов. Морфология, анатомия и физиология стебля. Типы строения стебля. Видоизменения стеблей

Побег, как и корень, - основной орган растения [22]. *Вегетативные* побеги в типичном случае выполняют функцию воздушного питания, но имеют ряд других функций и способны к разнообразным метаморфозам. *Спороносные* побеги (в том числе и цветок) специализированы как органы *репродуктивные*, обеспечивающие размножение.

Побег образуется верхушечной меристемой как единое целое и, поэтому, представляет собой единый орган того же ранга, что и корень. Однако по сравнению с корнем побег имеет более сложное строение. Вегетативный побег состоит из осевой части – *стебля*, имеющего цилиндрическую форму, и *листьев* – плоских боковых органов, сидящих на стебле. Кроме того, обязательной частью побега являются *почки* – зачатки новых побегов, обеспечивающие нарастание побега и его ветвление, т.е. образование системы побегов. Главную функцию побега – фотосинтез – осуществляют листья; стебли – преимущественно несущие органы, выполняющие механическую и проводящую функции.

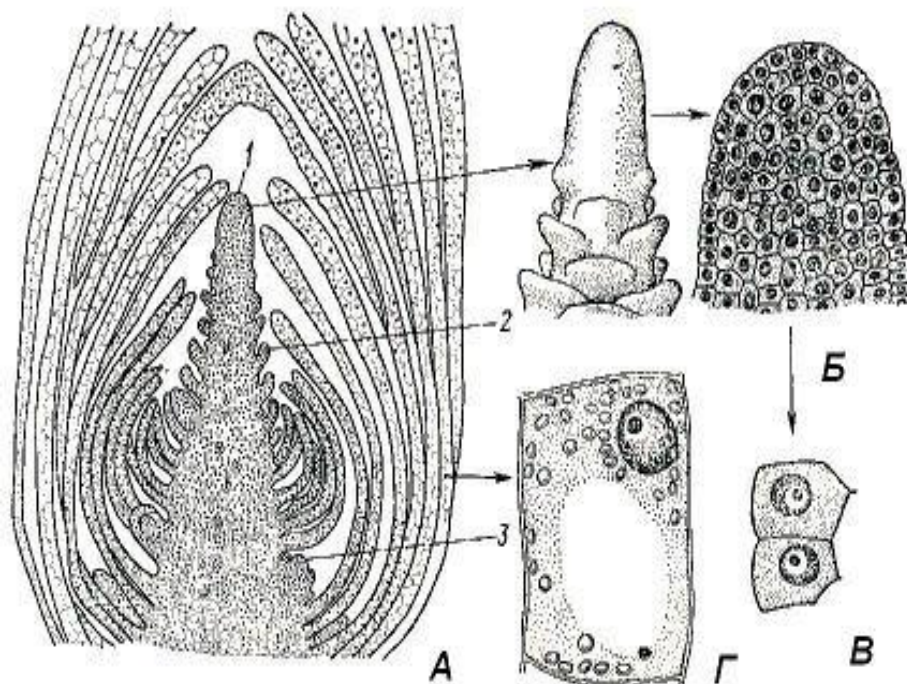
Главная черта, отличающая побег от корня, - его облиственность. Участок стебля, от которого отходит лист (листья) называется *узел*. Участки стебля между соседними узлами – *междоузлия*. Узлы и междоузлия повторяются вдоль оси побега. Таким образом, побег имеет *метамерное* строение, *метамером* (повторяющимся элементом) побега являются узел с листом и пазушной почкой и нижележащее междоузлие.

Первый побег растения – его *главный* побег, или побег первого порядка. Он образуется из зародышевого побега, заканчивающегося *почечкой*, которая формирует все последующие метамеры главного побега. По положению эта почка – *верхушечная*; пока она сохраняется, данный побег способен к

дальнейшему росту в длину с образованием новых метамеров. Кроме верхушечной, на побеге образуются *боковые* почки. У семенных растений они находятся в пазухах листьев и называются *пазушными*. Из боковых пазушных почек развиваются *боковые* побеги, и происходит ветвление, за счет которого увеличивается общая фотосинтезирующая поверхность растения. Формируется *система побегов*, представленная главным побегом (побегом первого порядка) и боковыми (побегами второго порядка), а при повторении ветвления – боковыми побегами третьего, четвертого и последующих порядков. Побег любого порядка имеет свою верхушечную почку и способен к нарастанию в длину.

Почка - это зачаточный, еще не развернувшийся побег. Внутри почки заключена меристематическая верхушка побега – его *апекс* (рис. 56). Апекс представляет собой активно работающий ростовой центр, который обеспечивает формирование всех органов и первичных тканей побега.

Из *вегетативных* почек развиваются вегетативные побеги, состоящие из стебля, листьев и почек. В *вегетативно-генеративных* почках заложен ряд вегетативных метамеров, а конус нарастания превращен в зачаточный цветок или соцветие. *Генеративные*, или *цветочные* почки заключают в себе только зачаток соцветия или одиночного цветка, в последнем случае почку называют *бутоном*.



А – продольный срез; Б – конус нарастания (внешний вид и продольный срез); В – клетки апикальной меристемы; Г – паренхимная клетка сформировавшегося листа; 1 – конус нарастания; 2 – зачаток листа; 3 – зачаток пазушной почки.

Рисунок 56 -Верхушечная почка побега элодеи

Наружные листья почки часто видоизменяются в *почечные чешуи*, выполняющие защитную функцию и предохраняющие меристематические

части почки от высыхания и резких перепадов температур. Такие почки называются *закрытыми* (зимующие почки деревьев и кустарников и некоторых многолетних трав). *Открытые* почки не имеют почечных чешуй.

Кроме обычных, экзогенных по заложению, пазушных почек у растений часто образуются *придаточные*, или *адвентивные* почки. Придаточные почки могут образоваться на стеблях (тогда они обычно расположены в междоузлиях), листьях и корнях. Они обеспечивают активное вегетативное возобновление и размножение тех многолетних растений, у которых они имеются. В частности, при помощи придаточных почек возобновляются и размножаются *корнеотпрысковые* растения (малина, осина, осот, одуванчик).

В сезонном климате умеренной зоны развертывание побегов из почек у большинства растений носит периодический характер. У деревьев и кустарников, а также у многих многолетних травянистых растений почки разворачиваются в побеги один раз в году – весной или в начале лета, после чего формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют *годовыми побегами*, или *годовыми приростами*. В бессезонном климате за один год могут образоваться несколько побегов, разделенных небольшими периодами покоя. Такие побеги, образующиеся за один цикл роста, называют *элементарными побегами*.

Почки, впадающие на некоторое время в состояние покоя, а затем дающие новые элементарные и годовые побеги, называют *зимующими* или *покоящимися*. Такие почки - обязательный признак любого многолетнего растения, древесного или травянистого, именно они обеспечивают многолетность существования особи.

Особую категорию составляют *спящие почки*, очень характерные для лиственных деревьев, кустарников, кустарничков и ряда многолетних трав. По происхождению они, как и почки регулярного возобновления, могут быть пазушными и придаточными, но, в отличие от них, не разворачиваются в побеги в течение многих лет. Стимулом для пробуждения спящих почек служит обычно или повреждение основного ствола или ветви (пневая поросль после порубки у ряда деревьев), или естественное старение материнской системы побегов, связанное с затуханием жизнедеятельности нормальных почек возобновления (смена стволиков у кустарников).

Направление роста побегов. Побеги, растущие вертикально, перпендикулярно поверхности земли, носят название *ортотропных*. Горизонтально растущие побеги называются *плагиотропными*. Направление роста может меняться в процессе развития побега (рис. 57).

Главный побег в большинстве случаев сохраняет ортотропный рост и остается *прямо стоячим*. Боковые побеги могут расти в различном направлении, часто они образуют разный величины угол с материнским побегом. В процессе роста побег может изменить направление с плагиотропного на ортотропное, тогда он называется *приподнимающимся*, или *восходящим*. Побеги с сохраняющимся в течение жизни плагиотропным ростом называются

стелющимися. Если они образуют в узлах придаточные корни, их называют *ползучими*.

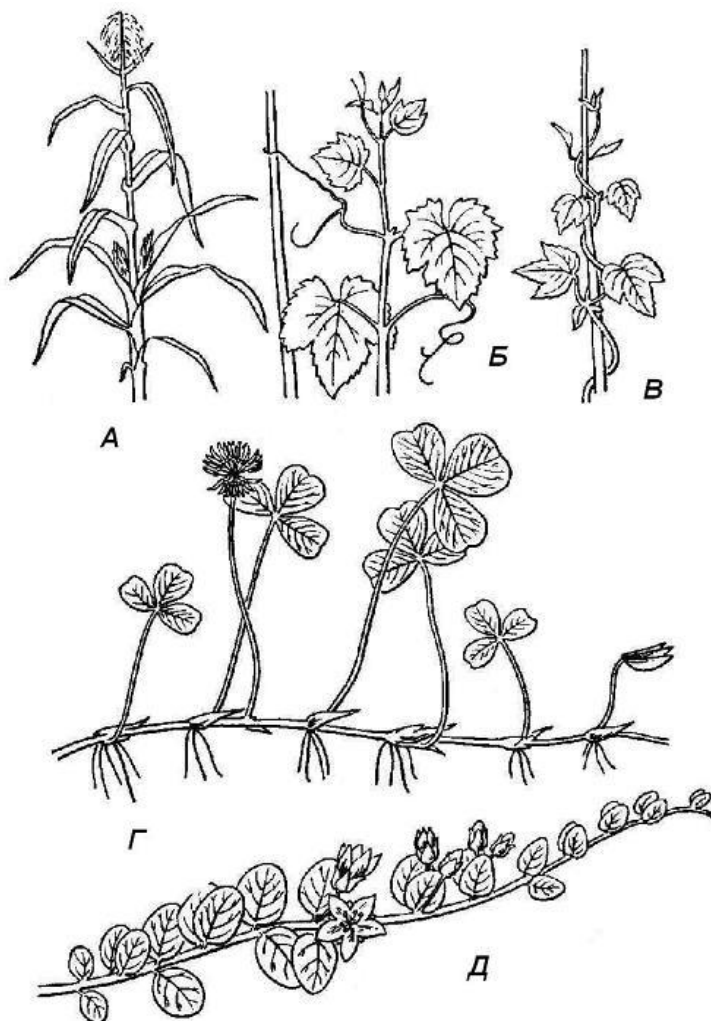


Рисунок 57 - Типы побегов по положению в пространстве: А – прямостоячий; Б – цепляющийся; В – вьющийся; Г – ползучий; Д – стелющийся

Листорасположение, или *филлотаксис* – порядок размещения листьев на оси побега. Различают несколько основных типов листорасположения (рис. 58). *Спиральное*, или *очередное* листорасположение наблюдается, когда на каждом узле расположен один лист. *Двурядное* листорасположение можно рассматривать как частный случай спирального. При этом на каждом узле находится один лист, охватывающий широким основанием всю или почти всю окружность оси. *Мутовчатое* листорасположение возникает, если на одном узле закладывается несколько листьев. *Супротивное* листорасположение – частный случай мутовчатого, когда на одном узле образуются два листа, точно друг против друга.

Порядок заложения листовых зачатков на апексе побега – наследственный признак каждого вида, иногда характерный для рода и даже целого семейства растений. Листорасположение взрослого побега определяется в первую очередь генетическими факторами. Однако в процессе развертывания побега из почки и его дальнейшего роста на расположение листьев могут оказывать влияние

внешние факторы, главным образом, условия освещения и сила тяжести. Поэтому окончательная картина листорасположения может сильно отличаться от первоначальной и обычно приобретает ярко выраженный приспособительный характер.



1 – спиральное у дуба; 2 – схема спирального листорасположения; 3 – двурядное у гастерии (*a* – вид растения сбоку, *b* – вид сверху, схема); 4 – мутовчатое у олеандра; 5 – супротивное у сирени

Рисунок 58 -Типы листорасположения

Листья располагаются так, что их пластинки оказываются в наиболее благоприятных в каждом конкретном случае условиях освещения [23, 24]. Наиболее ярко это проявляется в форме *листовой мозаики*, наблюдаемой на плагитропных и розеточных побегах растений (рис. 59).

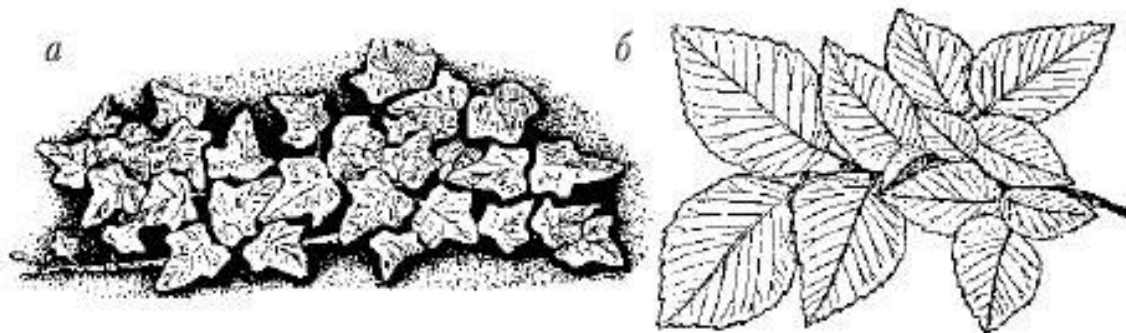
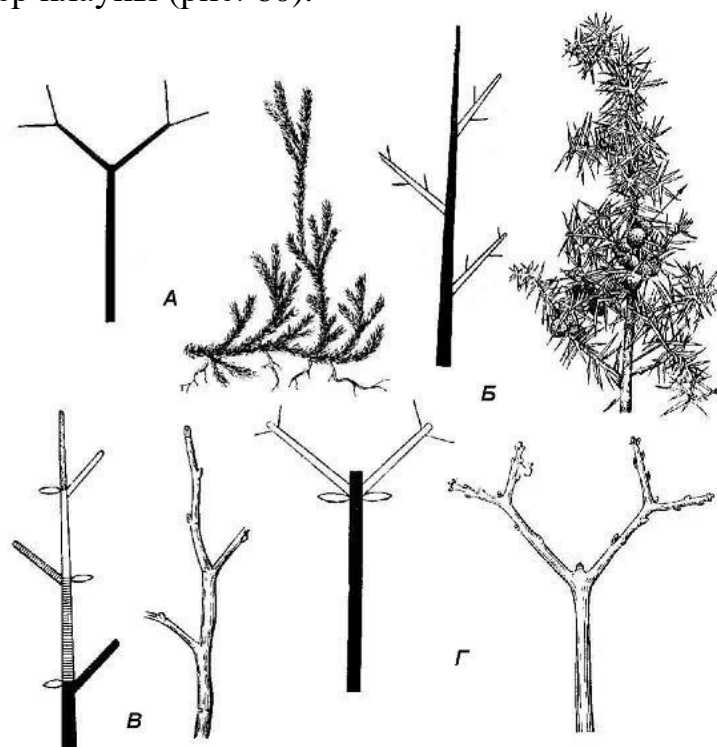


Рисунок 59 – Листовая мозаика плюща (а) и вяза (б)

При этом пластинки всех листьев располагаются горизонтально, листья не затевают друг друга, а образуют единую плоскость, где нет просветов; более мелкие листья заполняют промежутки между крупными.

Типы ветвления побега. Ветвление - это образование системы осей. Оно обеспечивает увеличение общей площади соприкосновения тела растения с воздушной средой, водой или почвой. Ветвление возникло в процессе эволюции еще до появления органов. В простейшем случае верхушка главной оси вильчато ветвится и дает начало двум осям следующего порядка. Это *верхушечное*, или *дихотомическое* ветвление. Верхушечным ветвлением обладают многие многоклеточные водоросли, а также некоторые примитивные растения, например плауны (рис. 60).



А – дихотомическое (плаун); Б – моноподиальное (можжевельник); В – симподиальное по типу монохазия (черемуха); Г – симподиальное по типу дихазия (клен).

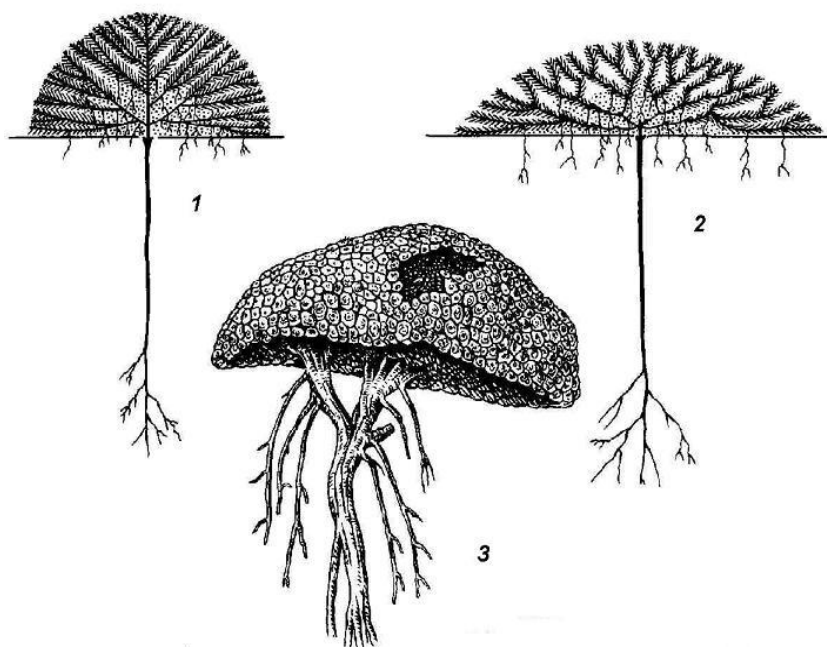
Рисунок 60 -Типы ветвления побега

Для остальных групп растений характерен более специализированный *боковой* тип ветвления. При этом боковые ветви закладываются ниже верхушки главной оси, не затрагивая ее способности к дальнейшему нарастанию. При таком способе потенциальные возможности ветвления и образования систем органов гораздо более обширны и биологически выгодны. Различают два типа бокового ветвления: *моноподиальное* и *симподиальное*. При моноподиальной системе ветвления каждая ось представляет собой моноподий, т.е. результат работы одной верхушечной меристемы. Моноподиальное ветвление характерно для большинства голосеменных и многих травянистых покрытосеменных растений. Большинство покрытосеменных растений, однако, ветвится по

симподиальному типу. При симподиальном ветвлении верхушечная почка побега на определенном этапе отмирает или прекращает активный рост, но начинается усиленное развитие одной или нескольких боковых почек. Из них образуются побеги, замещающие побег, прекративший рост.

В зависимости от числа замещающих осей различают симподиальное ветвление по типу *монохазия*, *дихазия* и *плейохазия*. Ветвление по типу дихазия, или *ложнодихотомическое* ветвление характерно для побегов с супротивным листорасположением (сирень, калина).

Другая крайность – растения, слишком обильно ветвящиеся. Они представлены жизненной формой *растений-подушек* (рис. 61). Очень сильно ветвятся представители жизненной формы *перекати-поле*, характерной для степных растений. Шаровидно разветвленная, очень рыхлая система побегов представляет собой огромное соцветие, которое после созревания плодов отламывается у основания стебля и перекатывается ветром по степи, рассеивая семена.



1, 2 – схемы строения растений-подушек; 3 – азорелла с острова Кергелен.

Рисунок 61 - Растения – подушки

У многих растений в пределах системы побегов наблюдается определенная специализация. Ортотропные и плагиотропные, удлиненные и укороченные побеги выполняют разные функции.

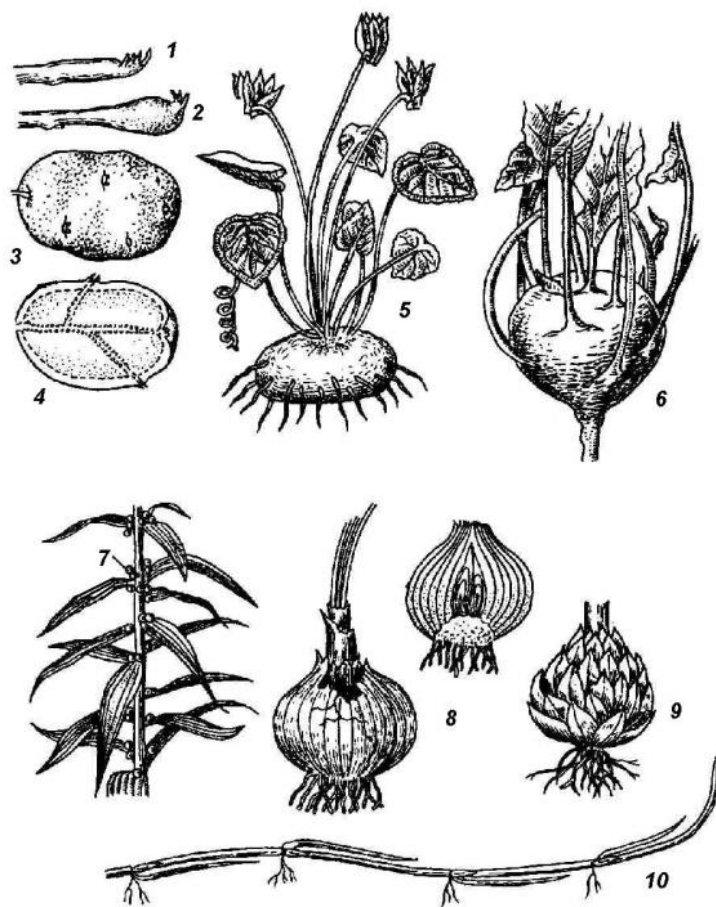
Удлиненными называют побеги с нормально развитыми междоузлиями. У древесных растений они называются ростовыми и располагаются по периферии кроны, определяя ее форму. Их главная функция – захват пространства, увеличение объема фотосинтезирующих органов. *Укороченные* побеги имеют сближенные узлы и очень короткие междоузлия. Они формируются внутри кроны и поглощают проникающий туда рассеянный свет. Часто укороченные

побеги у деревьев являются цветоносными и выполняют функцию размножения.

У травянистых растений обычно укороченные *розеточные* побеги выполняют функцию многолетних скелетных и фотосинтезирующих, а удлиненные формируются в пазухах розеточных листьев и являются цветоносными (подорожник, манжетка, фиалки). Если пазушные цветоносы безлистные, их называют *стрелками*. Тот факт, что у древесных растений цветоносные побеги укороченные, а у травянистых – удлиненные, биологически хорошо объясним. Для успешного опыления соцветия трав должны быть приподняты над травостоем, а у деревьев даже укороченные побеги в кроне находятся в благоприятных для опыления условиях.

В ходе приспособления к специфическим условиям среды обитания или в связи с резкой сменой функций побеги могут видоизменяться (метаморфизироваться).

Наиболее часто встречающимся подземным метаморфозом побега является корневище (рис. 62) - долговечный подземный побег, выполняющий функции отложения запасных питательных веществ, возобновления, а иногда и вегетативного размножения. Корневище формируется у многолетних растений, как правило, не имеющих во взрослом состоянии главного корня. По положению в пространстве оно может быть *горизонтальным*, *косым* или *вертикальным*.



1, 2, 3, 4 – последовательность развития и строение клубня картофеля; 5 – клубень цикламена; 6 – клубень кольраби; 7 – луковички лилии тигровой; 8 –

луковица лука репчатого; 9 – луковица лилии; 10 – участок длинного корневища пырея ползучего

Рисунок 62 - Подземные метаморфозы побега

Корневище обычно не несет зеленых листьев, но, будучи побегом, сохраняет метамерную структуру. Узлы выделяются либо по листовым рубцам и остаткам сухих листьев, либо по живым чешуевидным листьям, также в узлах располагаются пазушные почки. По этим признакам корневище легко отличить от корня. Как правило, на корневище формируются придаточные корни; из почек вырастают боковые ответвления корневища и надземные побеги.

Близки к корневищам подземные столоны - недолговечные тонкие подземные побеги, несущие недоразвитые чешуевидные листья. Столоны служат для вегетативного размножения, расселения и захвата территории. Запасные питательные вещества в них не откладываются.

У некоторых растений (картофель, земляная груша) к концу лета из верхушечных почек столонов образуются клубни. Клубень имеет шаровидную или овальную форму, стебель сильно утолщен, в нем откладываются запасные питательные вещества, листья редуцируются, в их пазухах формируются почки. Столоны отмирают и разрушаются, клубни перезимовывают, и на следующий год дают начало новым надземным побегам.

Клубни не всегда развиваются на столонах. У некоторых многолетних растений клубневидно разрастается и утолщается основание главного побега (цикламен, капуста кольраби). Функции клубня – запас питательных веществ, переживание неблагоприятного периода года, вегетативное возобновление и размножение.

У многолетних трав и полукустарничков с хорошо развитым стержневым корнем, сохраняющимся в течение всей жизни, образуется своеобразный орган побегового происхождения, называемый каудексом. Вместе с корнем он служит местом отложения запасных веществ и несет множество почек возобновления (рис. 63). Каудексовых растений много среди бобовых, зонтичных, сложноцветных.

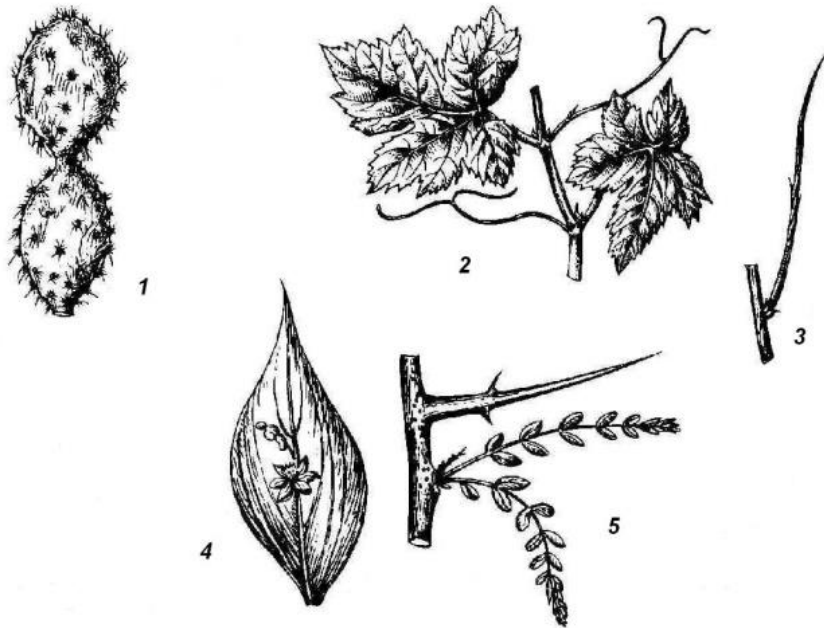


Рисунок 63 – Растения аянии кустарничковой с развитым каудексом

Луковица - это, как правило, подземный побег с очень коротким уплощенным стеблем – *донцем* и чешуевидными мясистыми сочными листьями, запасующими воду и растворимые питательные вещества, главным образом сахара. Из верхушечной и пазушных почек луковиц вырастают надземные побеги, на донце образуются придаточные корни. Луковицы наиболее характерны для растений из семейств лилейных (лилии, тюльпаны), луковых (луки) и амариллисовых (нарциссы, гиацинты).

В качестве органа возобновления и запаса луковица приспособлена главным образом к климатам средиземноморского типа – с достаточно мягкой влажной зимой и с очень жарким засушливым летом. Она служит не столько для благополучной перезимовки, сколько для переживания жесткой летней засухи. Запасание воды в тканях луковичных чешуй происходит за счет образования слизей, способных удерживать большое количество воды. Клубнелуковица внешне напоминает луковицу, но ее чешуевидные листья не являются запасующими; они сухие и пленчатые, а запасные вещества откладываются в утолщенной стеблевой части (шафран, гладиолус).

Видоизменяться могут не только подземные, но и надземные побеги растений (рис. 64) [13, 21, 22]. Довольно часто встречаются надземные столоны. Это плагиотропные недолговечные побеги, функция которых вегетативное размножение, расселение и захват территории. Если столоны несут зеленые листья и участвуют в процессе фотосинтеза, их называют *плетями* (костяника, живучка ползучая). У земляники столоны лишены развитых зеленых листьев, стебли у них тонкие и хрупкие, с очень длинными междоузлиями. Такие более высокоспециализированные для функции вегетативного размножения столоны называют *усами*.



1 – стеблевой суккулент (кактус); 2 – усики винограда; 3 – безлистный фотосинтезирующий побег дрека; 4 – филлокладий иглицы; 5 – колючка гледичии

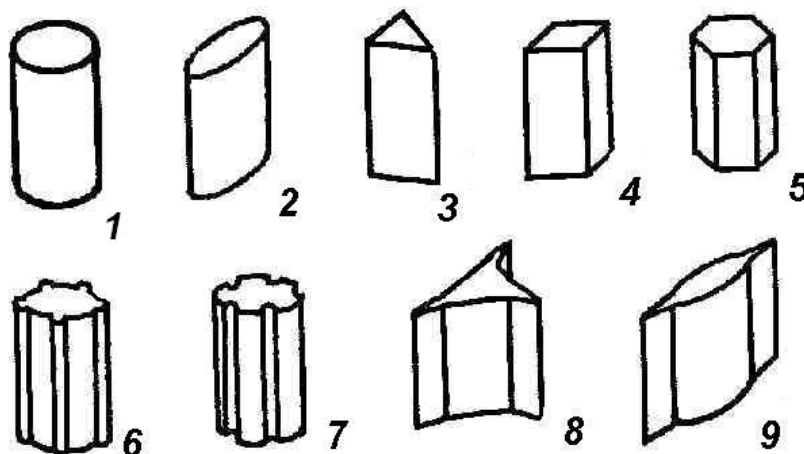
Рисунок 64 - Надземные метаморфозы побега

Сочными, мясистыми, приспособленными для накопления воды могут быть не только луковицы, но и надземные побеги, обычно у растений, живущих в условиях недостатка влаги. Водозапасающими органами могут быть листья или стебли, иногда даже почки. Листовые суккуленты запасают воду в тканях листьев (алоэ, агавы, толстянки, родиола, или золотой корень). Примером метаморфоза почки в суккулентный орган – *кочан* служит культурная капуста.

У многих растений колючки имеют не листовое, а стеблевое происхождение. У дикой яблони, дикой груши, жостера слабительного в колючки метаморфозируются укороченные побеги, имеющие ограниченный рост и оканчивающиеся острием. Вид жесткой одревесневшей колючки они приобретают после опадения листьев. У боярышника колючки, образующиеся в пазухах листьев, совершенно безлистны с самого начала. У гледичии мощные разветвленные колючки образуются на стволах из спящих почек. Образование колючек любого происхождения, как правило, есть результат недостатка влаги. При выращивании многих колючих растений в искусственной влажной атмосфере они утрачивают колючки: вместо них вырастают нормальные листья (верблюжья колючка) или облиственные побеги (английский дрок). Побеги ряда растений несут *шипы*. Шипы отличаются от колючек меньшими размерами, это выросты – эмергенцы – покровной ткани и тканей коры стебля (шиповник, крыжовник).

Стебель обычно имеет цилиндрическую форму и характеризуется радиальной симметрией в расположении тканей. Однако в поперечном сечении он может быть не только *округлым*, но и угловатым – *трех-*, *четырёх-* или

многогранным, ребристым, бороздчатым, иногда совершенно плоским, сплюснутым, или несущим выступающие плоские ребра - крылатым (рис. 65).



1 – округлый; 2 – сплюснутый; 3 – трехгранный; 4 – четырехгранный; 5 – многогранный; 6 – ребристый; 7 – бороздчатый; 8, 9 – крылатые

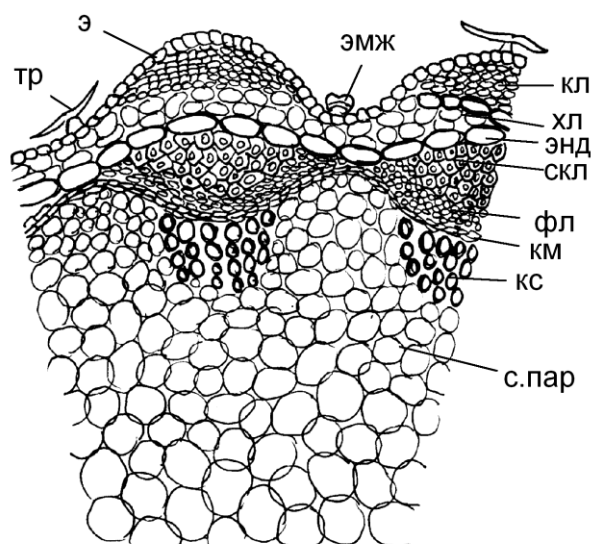
Рисунок 65 - Типы стеблей по форме поперечного сечения

Стебли древесных и травянистых растений резко различаются по продолжительности жизни. Надземные побеги трав сезонного климата живут, как правило, один год; продолжительность жизни побегов определяется продолжительностью жизни стебля. У древесных растений стебель существует много лет.

Анатомическое строение стебля соответствует его главным функциям. В стебле развита сложная система проводящих тканей, которая связывает в единое целое все органы растения; наличие механических тканей обеспечивает выполнение опорной функции. Стебель, как и в целом побег, представляет собой «открытую» систему роста, он длительное время нарастает и на нем возникают новые органы.

В стебле, имеющем первичное строение, как и в корне, различают *покровную ткань, первичную кору и стелу (осевой, или центральный цилиндр)* (рис. 66).

Покровной тканью является *эпидерма* типичного строения. В состав первичной коры входит основная паренхима, а также механические, выделительные и некоторые другие ткани. Из механических тканей чаще встречается *колленхима*. Сразу под колленхимой или эпидермой, если колленхима отсутствует, в условиях, благоприятных для фотосинтеза, располагается *хлоренхима*. Она может образовывать с колленхимой или склеренхимой чередующиеся полосы, проходящие вдоль стебля. Граница между корой и стелой выражена гораздо менее четко, нежели в корне, так как внутренний слой коры – *эндодерма* – не имеет характерных признаков, присущих эндодерме корня. Нередко в нем откладываются крахмальные зерна, играющие, по-видимому, роль статолитов, подобно крахмальным зернам корневого чехлика.



кл – колленхима, км – камбий, кс – ксилема, скл – склеренхима, с.пар – сердцевинная паренхима, тр – трихома, фл – флоэма, хл – хлоренхима, э – эпидермис, эмж – эфирно-масличная железа, энд - эндодерма

Рисунок 66 – Поперечный срез стебля аянии кустарничковой

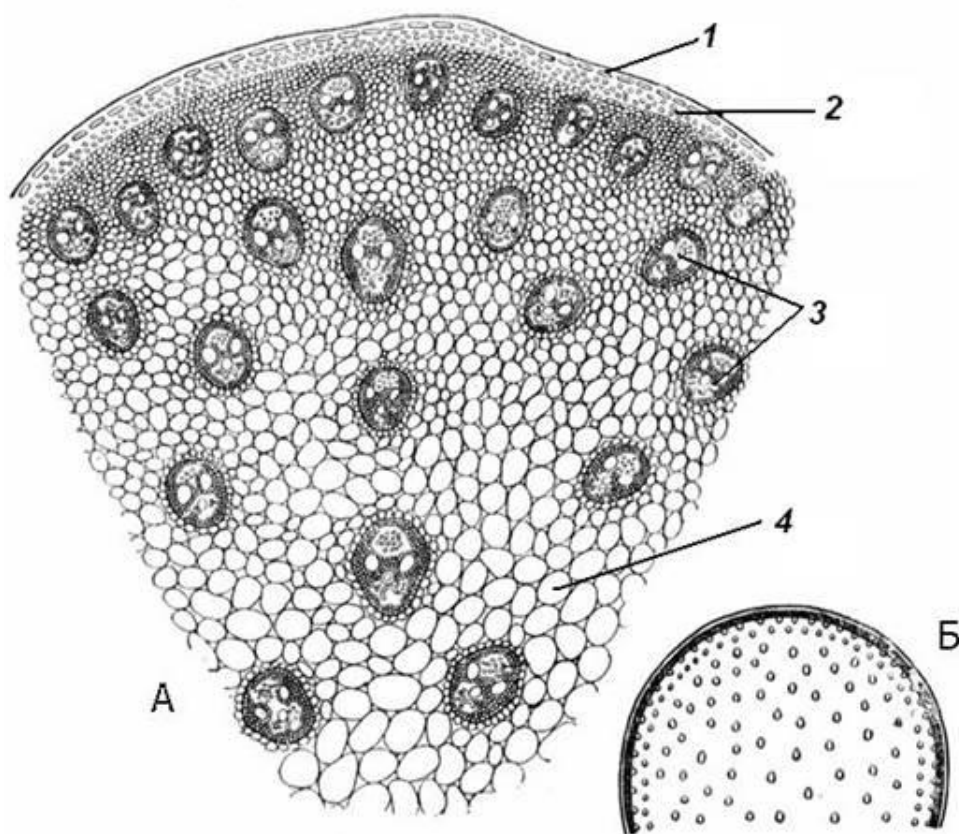
Наиболее сложное строение имеет стела. У голосеменных и двудольных растений первичные проводящие ткани чаще всего разделены на проводящие пучки, которые на поперечном срезе располагаются в виде кольца; между пучками находятся клетки паренхимы. Иногда разделение на пучки неотчетливо или совсем незаметно. Первичная ксилема лежит рядом с сердцевинной, а первичная флоэма – снаружи от ксилемы, рядом с корой. Флоэма и ксилема в стебле развиваются навстречу друг другу. Кроме наружной флоэмы, иногда возникает и внутренняя, которая находится между ксилемой и сердцевинной.

Внутри от проводящих тканей располагается *сердцевина*, состоящая из неспециализированной паренхимы. Иногда в ней откладываются запасные вещества, или могут быть рассеяны идиобласты с таннидами, слизями и др. Часто в сердцевине образуется воздушная полость.

Характерной особенностью стебля является расположение механических тканей на периферии органа и их отсутствие в центре. Это связано с тем, что стебель, в отличие от корня, развивается в воздушной среде и испытывает в основном динамические нагрузки (порывы ветра, удары дождевых капель, вытаптывание животными и т.д.). Поэтому стебель имеет конструкцию полой упругой пружины, способной возвращаться в исходное состояние после снятия нагрузки. Корню, окруженному почвой, не грозит опасность изгиба и излома. Корень «заякоривает» растение в почве и противодействует напряжениям, стремящимся выдернуть его. Соответственно этому механические элементы размещены в самом центре корня.

У однодольных растений отсутствует камбий, и первичное строение сохраняется в течение всей жизни. Характерной особенностью стеблей

однодольных является всегда пучковое строение, причем закрытые проводящие пучки располагаются без видимого порядка по всему поперечному сечению (рис. 67).



А – поперечный срез; Б – общая схема; 1 – эпидерма; 2 – склеренхима; 3 – закрытые коллатеральные пучки; 4 – основная паренхима

Рисунок 67 - Строение стебля однодольного растения (кукуруза)

К основным типам строения стебля однодольных относят стебель, не имеющий полости, и стебель с одной большой центральной полостью (соломина злаков). В последнем случае пучки располагаются по периферии органа. Высокая прочность стебля достигается обильным развитием склеренхимы.

Рассмотренное вторичное утолщение служит подтверждением закона необратимости эволюционного процесса: однодольные произошли от предков, обладавших нормальным камбиальным утолщением, но, потеряв камбий, уже не смогли восстановить его вновь.

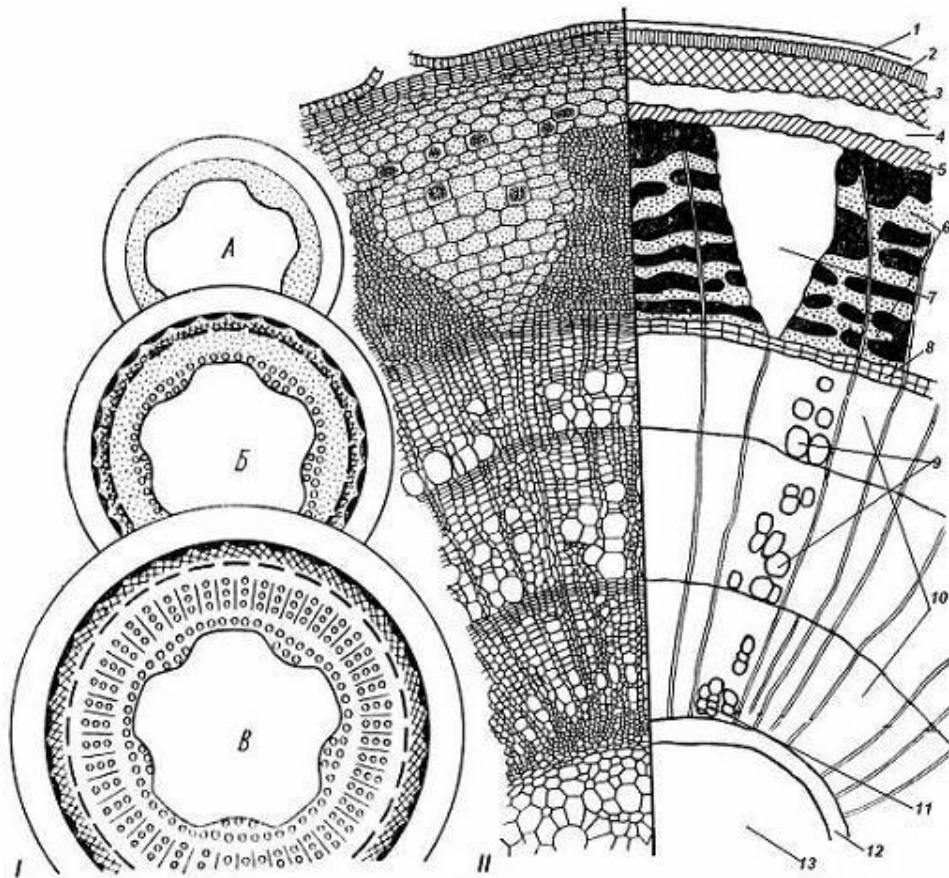
У большинства двудольных и голосеменных растений довольно рано возникают вторичные изменения анатомической структуры стебля. Они связаны, главным образом, с активностью боковой вторичной меристемы – *камбия* и, отчасти, - другой вторичной меристемы – *феллогена*.

Вторичную ксилему называют *древесиной*, а вторичную флоэму – *лубом*. По мере утолщения стебля камбиальный слой растягивается, поэтому время от времени инициальные клетки делятся радиально, увеличивая общую поверхность камбиального слоя. В районах с выраженным сезонным климатом

в деятельности камбия наблюдаются периоды покоя, совпадающие с зимним понижением температуры или с засушливым периодом. Возникновение камбия и интенсивность его работы неодинаковы у разных растений.

Камбий может возникать с самого начала как непрерывное кольцо в сплошном слое прокамбия и затем длительно откладывать сплошные слои вторичных проводящих тканей (рис. 68). В этом случае формируется *непучковое* строение стебля. Проводящие ткани имеют вид полых цилиндров, вставленных один в другой. Стебли некоторых травянистых двудольных имеют так называемое *переходное* строение от пучкового к непучковому типу. В этом случае первоначально формируются проводящие пучки, и функционирует только пучковый камбий. Межпучковый камбий возникает позднее и начинает откладывать элементы новых проводящих пучков: ксилему внутрь от камбия и флоэму наружу. Постепенно новые и старые пучки разрастаются и сливаются в сплошной слой проводящих тканей.

У древесных двудольных и хвойных растений камбиальное утолщение продолжается долгие годы. Секвойя образует ствол толщиной свыше 10 м. Центр ствола занят вторичной ксилемой (древесиной), составляющей около 0,9 всего объема органа. На поверхности древесины находится тончайший слой камбия, а наружу от него – *вторичная кора*. В состав вторичной коры входят: вторичная флоэма (луб), остатки первичной флоэмы и первичной коры, а также перидерма, сменившая эпидерму в качестве покровной ткани. Позднее первичные ткани становятся совершенно неразличимыми, а из наружных слоев вторичной коры формируется третичная покровная ткань – корка. Мертвую корку часто называют *наружной корой*, а живую часть коры между камбием и самым внутренним слоем феллогена – *внутренней корой*.



А - срез на уровне появления прокамбия; Б - срез на уровне появления камбия;
 В - срез на уровне сформированной структуры; 1 - остатки эпидермы; 2 - перидерма; 3 - колленхима; 4 - паренхима; 5 - эндодерма (3-5 - первичная кора);
 6 - вторичная флоэма; 7 - первичный сердцевинный луч; 8 - камбий; 9 - годовые кольца; 10 - вторичная ксилема; 11 - первичная ксилема; 12 - перимедуллярная зона; 13 - сердцевина

Рисунок 68 - Стебель липы на поперечном срезе (II) и схема строения на разных уровнях (I)

Массовый транспорт веществ в стволе идет по молодым слоям луба и древесины, расположенным около камбия. Луб обычно теряет способность к транспорту через год (после перезимовывания), древесина – через несколько лет. На смену стареющим тканям камбий откладывает новые слои, поэтому вблизи камбия всегда сохраняется тонкий слой живых жизнедеятельных тканей. Основная масса ствола состоит из мертвых клеток и не принимает непосредственного участия в транспорте веществ. Тем не менее, отмершие ткани имеют громадное значение: древесина поддерживает колоссальную тяжесть кроны, а мертвые ткани коры защищают внутренние живые ткани.

Молодую древесину, лежащую около камбия, называют *заболонной* или просто *заболонью*. Внутри от заболони расположена древесина, которая имеет меньшую влажность и, по-видимому, почти не принимает участия в проведении воды. Если эта древесина по виду не отличается от заболони, ее называют *спелой*. Соответственно, деревья, имеющие спелую древесину (осина,

бук, ель, груша), называют *спелодревесными*. У ряда других растений (сосна, дуб, ясень, вяз) внутренняя древесина (*ядро*) имеет более темный по сравнению с заболонью цвет за счет образования дубильных, красящих и смолистых веществ. Такие древесины называют *ядровыми*. Особенности анатомического строения древесины определяют ее технологические и декоративные свойства.

4.3 Вегетативные органы растения: лист. Морфология и анатомия листа. Простые и сложные листья. Видоизменения листьев

Лист – боковая структурная часть побега, выполняющая функции фотосинтеза, газообмена и транспирации. Первые листовые органы семенных растений – семядоли зародыша. Все последующие листья возникают экзогенно на апексе побега в виде бугорков или выступов – листовых зачатков, которые впоследствии развиваются в листья [21].

Листья, как правило, имеют плоскую форму и *дорсовентральное* (спинно-брюшное) строение, в отличие от цилиндрических и радиально-симметричных осевых органов – стебля и корня. У семенных растений листья имеют ограниченный рост, так как, в отличие от осевых органов, лист растет за счет вставочных меристем и не имеет собственного меристематического апекса. Достигнув определенных размеров, лист до конца жизни остается без изменений.

Плоская пластинчатая форма листа создает наибольшую поверхность на единицу объема тканей, что способствует лучшему выполнению основной функции типичного зеленого листа – фотосинтеза. Плоская форма делает лист двусторонним. В зависимости от ориентации по отношению к верхушке побега выделяют *верхнюю* и *нижнюю* стороны листа. Дорсовентральность листа заключается в том, что в типичном случае верхняя и нижняя стороны резко отличаются по анатомическому строению, по характеру жилок, опушению и даже по окраске. На нижней стороне жилки более выпуклые, лист опушен сильнее, окраска нижней стороны листа более бледная, а иногда имеет фиолетовый или красный оттенок за счет антоцианов.

Основной частью листа является *листовая пластинка*. Нижнюю часть листа, сочлененную со стеблем, называют *основанием* листа. Довольно часто между основанием и пластинкой формируется стеблеподобный цилиндрический или полукруглый в сечении *черешок* листа (рис. 69). В этом случае листья называют *черешковыми*, в отличие от *сидячих* листьев, не имеющих черешка. Роль черешка, кроме опорной и проводящей, состоит в том, что он долго сохраняет способность к вставочному росту и может регулировать положение пластинки, изгибаясь по направлению к свету.

Основание листа может принимать различную форму. Иногда оно почти незаметно или имеет вид небольшого утолщения (*листовая подушечка*), например у кислицы. Часто основание разрастается, охватывая целиком узел и образуя трубку, называемую *влагалищем* листа. Образование влагалища особенно характерно для однодольных, в частности для злаков, а из

двудольных – для зонтичных. Влагалища защищают вставочные меристемы, находящиеся в основании междоузлий, и пазушные почки, сидящие над узлами.

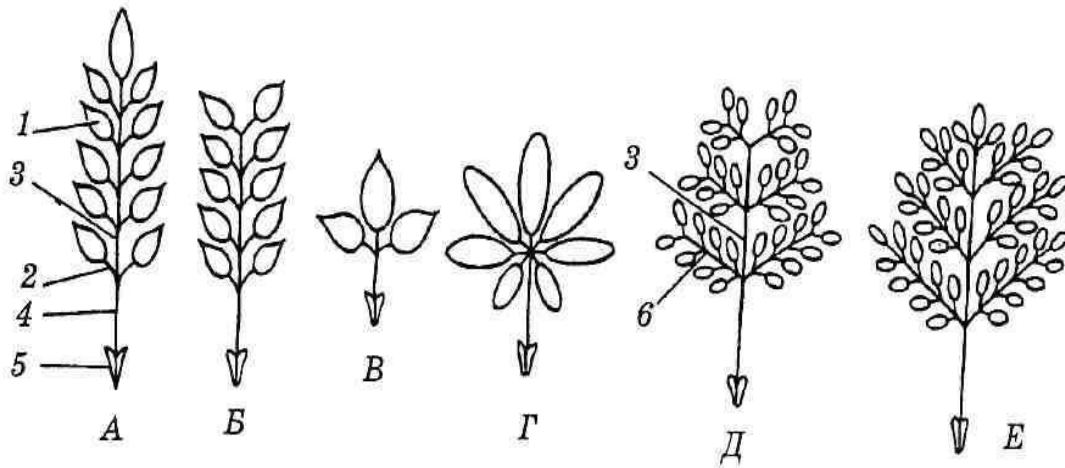


Рисунок 69 - Части листа (схема)

Часто основание листа дает парные боковые выросты – *прилистники*. Форма и размеры прилистников различны у разных растений. У древесных растений прилистники обычно имеют вид пленчатых чешуевидных образований и играют защитную роль, составляя главную часть почечных покровов. При этом они недолговечны и опадают при разворачивании почек, так что на взрослом побеге у вполне развитых листьев прилистники не обнаруживаются (береза, дуб, липа, черемуха). Иногда прилистники имеют зеленую окраску и функционируют наравне с пластинкой листа как фотосинтезирующие органы (многие бобовые и розоцветные).

Для всех представителей семейства гречишных характерно образование *раструбов*. Раструб образуется в результате слияния двух пазушных прилистников и охватывает стебель над узлом в виде короткой пленчатой трубки. Главная часть ассимилирующего листа - его пластинка. Если у листа одна пластинка, его называют *простым*. У *сложных* листьев на одном черешке с общим основанием располагаются 2-3 и более пластинок, иногда с собственными *черешочками*. Отдельные пластинки носят название *листочков* сложного листа, а общую ось, несущую листочки, называют *рахисом*. В зависимости от расположения листочков на рахисе различают *перисто-* и *пальчатосложные* листья. У первых листочки располагаются двумя рядами по обе стороны рахиса, продолжающего черешок. У пальчатосложных листьев рахиса нет, и листочки отходят от верхушки черешка. Частный случай сложного листа - *тройчатосложный* (рис. 70). Если рахис заканчивается непарным листочком, лист называется *непарноперистосложным*, если парой листочков – *парноперистосложным*.

Пластинка листа или листочка может быть *цельной* или *расчлененной* более или менее глубоко на *лопасти*, *доли* или *сегменты*, располагающиеся при этом *перисто* или *пальчато*. Различают *перисто-* и *пальчатолопастные*, *перисто-* и *пальчатораздельные* и *перисто-* и *пальчаторассеченные* листья (рис. 71). Встречаются дважды, трижды и многократно расчлененные листовые пластинки.



А – непарноперистосложный; Б – парноперистосложный; В – тройчатосложный; Г – пальчатосложный; Д – дважды парноперистосложный; Е – дважды непарноперистосложный; 1 – листочек; 2 – черешочек; 3 – рахис; 4 – черешок; 5 – прилистники; 6 – рахис второго порядка.

Рисунок 70 – Схема строения сложных листьев

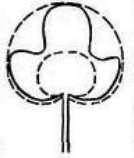
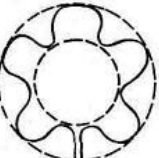
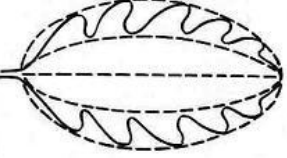

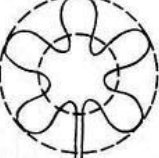
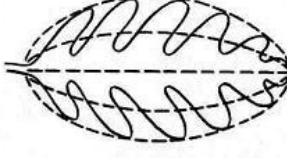


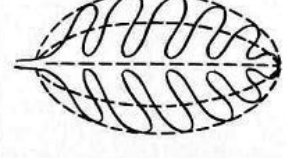


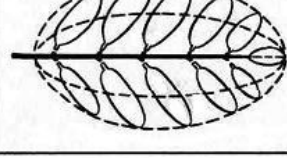
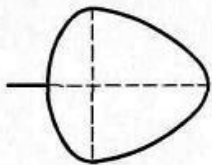
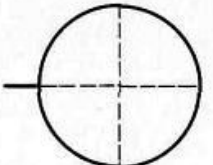
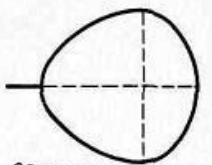
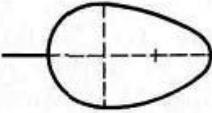
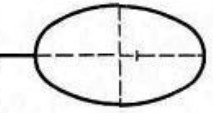
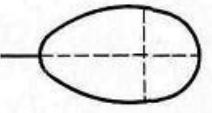

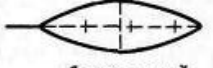
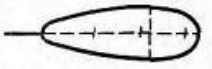
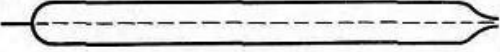
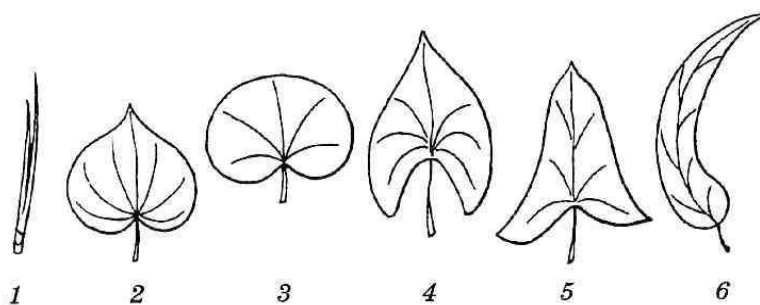
		Тройчато- (трегз)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (менее чем до полови- ны ширины полу- пластинки)			
	Раздельный (слабже половины ширины полупластинки)			
	Расчлененный (до основания)			
	Сложные листья (листочек на черешочке с сочленением)			

Рисунок 71 - Типы расчленения пластинки простого листа

Формы цельных листовых пластинок и расчлененных листьев в общем очертании выделяют в зависимости от двух параметров: соотношения между длиной и шириной и того, в какой части пластинки находится ее наибольшая ширина (рис. 72).

	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1/2 - 2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3-4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный	 Обратно-узкояйцевидный
Длина превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

А

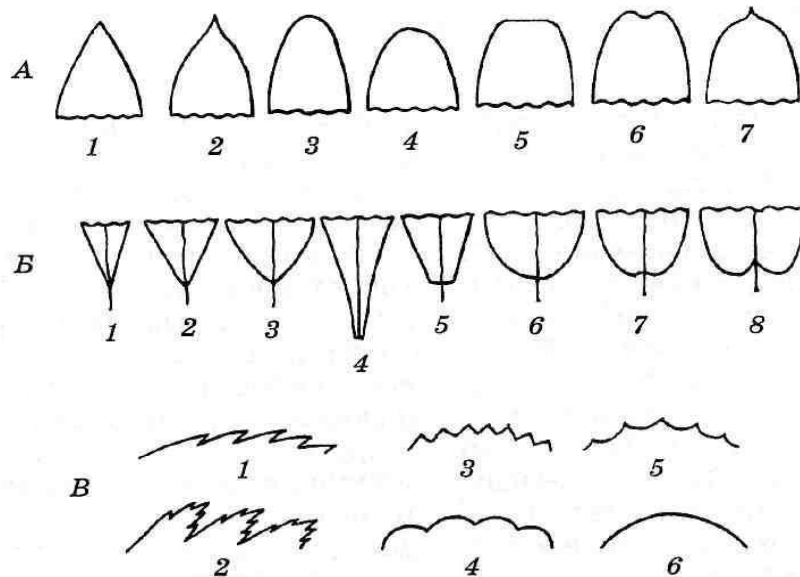


Б

А – общие формы листовых пластин, Б – частные формы листовых пластин, 1 – игольчатая; 2 – сердцевидная; 3 – почковидная; 4 – стреловидная; 5 – копьевидная; 6 – серповидная

Рисунок 72 - Обобщенная схема форм листьев

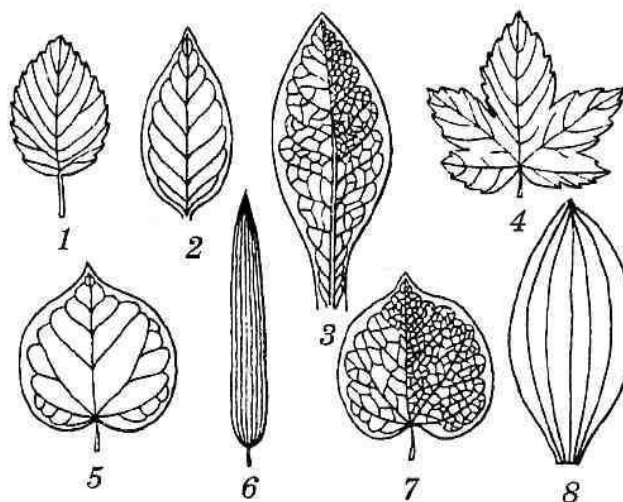
При описании также обращают внимание на форму верхушки, основания и края пластинки (рис. 73).



А – верхушки: 1 – острая; 2 – заостренная; 3 – тупая; 4 – округлая; 5 – усеченная; 6 – выемчатая; 7 – остроконечная; Б – основания: 1 – узкоклинновидное; 2 – клиновидное; 3 – ширококлинновидное; 4 – избегающее; 5 – усеченное; 6 – округлое; 7 – выемчатое; 8 – сердцевидное; В – край листа: 1 – пильчатый; 2 – двоякопильчатый; 3 – зубчатый; 4 – городчатый; 5 – выемчатый; 6 – цельный

Рисунок 73 - Основные типы верхушек, оснований и края листовых пластинок

Один из важных описательных признаков листа - характер жилкования (рис. 74). *Жилкование* - это система проводящих пучков и сопровождающих их тканей, посредством которых осуществляется транспорт веществ в листе.



1 – перистокраевое; 2 – перистопетлевидное; 3 – перистосетчатое; 4 – пальчатокраевое; 5 – пальчатопетлевидное; 6 – параллельное; 7 – пальчатосетчатое; 8 – дуговидное

Рисунок 74 - Основные типы жилкования покрытосеменных растений

Наиболее примитивным является *дихотомическое*, или *вильчатое* жилкование, при котором жилки первого порядка на верхушке разделяются на две жилки второго порядка и т. д. (папоротники, гинкго двулопастный). У большинства хвойных в листе проходит одна или несколько жилок, не связанных между собой (*простое* жилкование).

У однодольных жилки проходят вдоль листа, не сливаясь друг с другом или отчасти сливаясь близ верхушки. В зависимости от особенностей прохождения жилок выделяют *параллельное* и *дуговидное* жилкования. У двудольных растений имеются два основных типа жилкования – *перистое* и *пальчатое*. *Пальчатонервный* лист не имеет главной жилки. У листьев с пальчатым жилкованием от места сочленения черешка и пластинки отходят несколько пальцевидно расходящихся крупных жилок первого порядка. Если жилки первого порядка доходят до края пластинки, выделяют *перисто-* и *пальчатокраевое (краебежное)* жилкования. Если боковые жилки образуют петли, сливаясь не доходя до края листа, выделяют *перисто-* и *пальчатопетлевидное* жилкования.

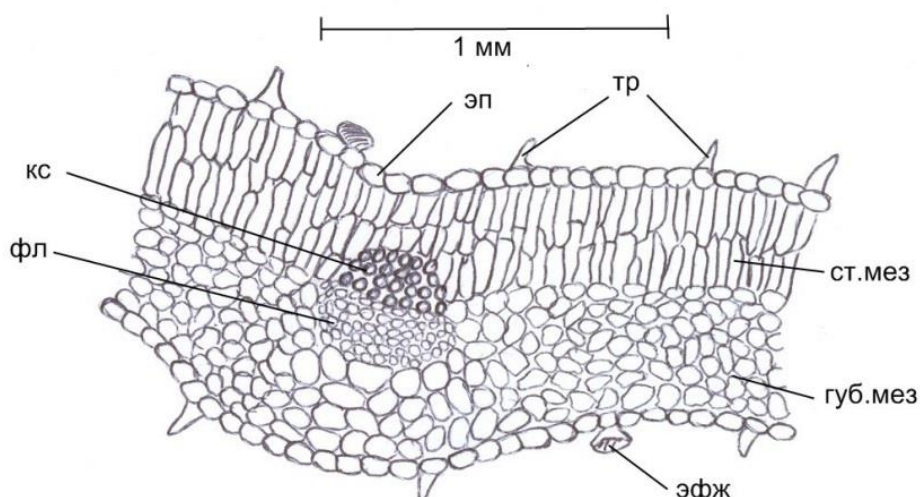
Размеры, форма и степень рассеченности листьев, хотя и являются наследственными признаками вида, очень изменчивы и зависят также от условий обитания особей. Очень разнообразно опушение листьев. Растения засушливых местообитаний имеют более обильное опушение, чем растения, живущие в условиях влажного климата. Считается, что густой покров волосков удерживает молекулы водяного пара и тем самым снижает интенсивность транспирации.

Размеры листьев чаще всего колеблются в пределах от 3 до 15 см. Самые крупные листья характерны для растений влажных тропических лесов, живущих в наиболее благоприятных условиях (древовидные папоротники, пальмы, бананы, дынное дерево). Очень крупными являются плавающие листья некоторых водных растений: кувшинок, лотосов. Самые крупные – листья амазонской кувшинки виктории королевской диаметром до 2 м.

Анатомическое строение листа. Особенности строения листа определяются его главной функцией – фотосинтезом [10, 23]. Поэтому важнейшей частью листа является *мезофилл*, в котором сосредоточены хлоропласты, и происходит фотосинтез. Остальные ткани обеспечивают нормальную работу мезофилла. *Эпидерма*, покрывающая лист, регулирует газообмен и транспирацию. Система разветвленных *проводящих пучков* снабжает лист водой, необходимой для нормального протекания фотосинтеза, и обеспечивает отток ассимилятов. Наконец, *механические ткани* обеспечивают прочность листа.

Мезофилл занимает все пространство между верхней и нижней эпидермой, исключая проводящие и механические ткани. Клетки мезофилла довольно однородны, по форме чаще всего округлые или слегка вытянутые. У большинства растений мезофилл дифференцирован на *палисадную (столбчатую)* и *губчатую* ткани (рис. 75). Клетки палисадного мезофилла, расположенного, как правило, под верхней эпидермой, вытянуты перпендикулярно поверхности листа и образуют один или несколько слоев. Клетки губчатого мезофилла соединены более рыхло, межклетные

пространства здесь могут быть очень большими по сравнению с объемом самих клеток.



эп – эпидермис, тр – трихомы, эфж – эфирно-масличная железа, ст. мез - столбчатый мезофилл, губ. мез – губчатый мезофилл, фл – флоэма, кс – ксилема

Рисунок 75 - Поперечный срез средней части листа иссопа лекарственного

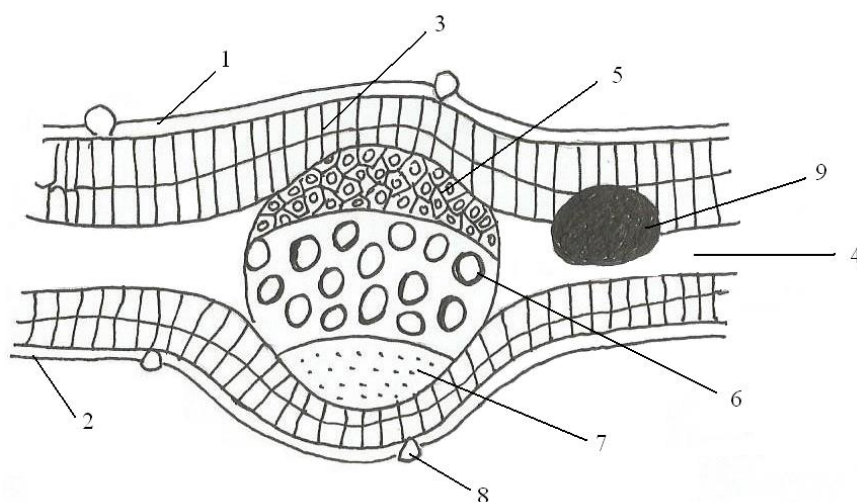
Палисадная ткань содержит примерно три четверти всех хлоропластов листа и выполняет главную работу по ассимиляции углекислого газа. Поэтому палисадная ткань располагается в наилучших условиях освещения, непосредственно под верхней эпидермой. Благодаря тому, что клетки вытянуты перпендикулярно поверхности листа, лучи света легче проникают вглубь мезофилла. Через губчатый мезофилл происходит газообмен. Расположение устьиц преимущественно на нижней стороне листа объясняется не только положением губчатого мезофилла.

Листья, у которых палисадная ткань размещена на верхней стороне пластинки, а губчатая – на нижней, носят название *дорсовентральных* [24].

Если нижняя сторона листьев получает достаточно света, то и на ней образуется палисадный мезофилл (рис. 76). Листья с одинаковым мезофиллом на обеих сторонах называют *изолатеральными*.

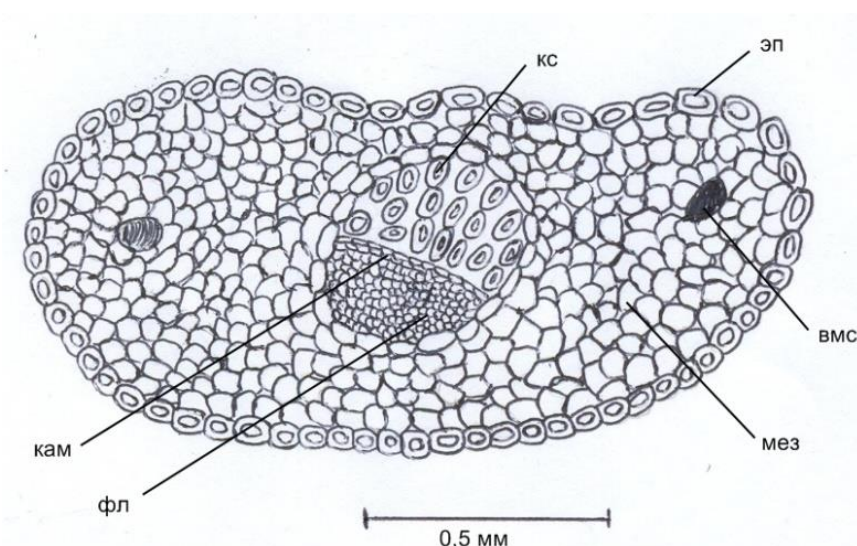
Не у всех растений мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую ткани, часто (особенно у однодольных растений) мезофилл совершенно однороден (рис. 77). В мезофилле листьев часто встречаются клетки с кристаллами оксалата кальция, форма кристаллов играет большую роль в диагностике лекарственного растительного сырья.

На листьях, ориентированных верхней стороной к свету, устьица чаще размещены в нижней эпидерме (*гипостоматические* листья). При равномерном освещении обеих сторон устьица обычно имеются на обеих сторонах (*амфистоматические* листья). Устьица могут располагаться исключительно на верхней стороне, например у листьев, плавающих на поверхности воды (*эпистоматические* листья).



1 – верхний эпидермис, 2 – нижний эпидермис, 3 – столбчатый мезофил, 4 – губчатый мезофил, 5 – склеренхима, 6 – ксилема, 7 – флоэма, 8 – эфирно-масличная железка, 9 – схизогенное вместилище

Рисунок 76 - Поперечный срез листа *Artemisia proceriformis*(схема)



Эп – эпидермис, вмс – схизогенные вместилища, мез – мезофилл, кс. – ксилема, фл – флоэма, кам – камбий

Рисунок 77 - Поперечный срез листа *Artemisia serotina*

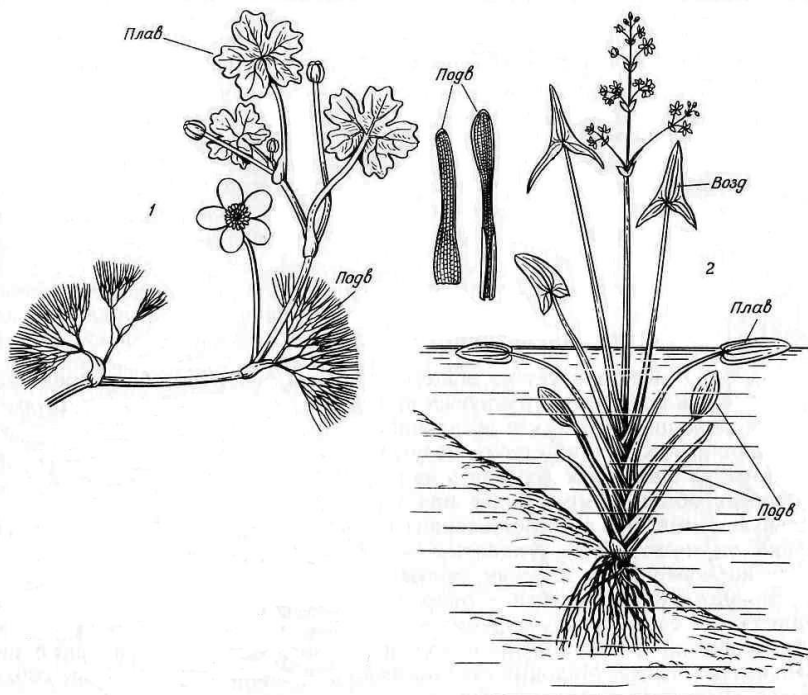
Проводящие ткани в листьях объединены в закрытые коллатеральные пучки. Ксилема повернута к верхней, а флоэма – к нижней стороне листа. Проводящие пучки с окружающими их тканями называют *жилками*. Крупные жилки часто сильно выдаются над поверхностью листа, особенно с нижней стороны. Менее крупные пучки полностью погружены в мезофилл. Жилки обычно образуют сеть с замкнутыми ячейками, однако самые мелкие из них могут иметь в мезофилле слепые окончания.

Механические ткани листа играют роль арматуры и противостоят его разрыву и раздавливанию. Это склеренхимные волокна, отдельные склереиды и

тяги колленхимы. Сочетаясь с живыми упругими клетками мезофилла, механические элементы образуют нечто вроде железобетона. Надежно соединенные между собой, клетки эпидермы играют роль внешней обвязки, повышающей общую прочность листа.

Разнообразие листьев. Листья неодинаковы не только у разных растений, но и в пределах одного и того же растения. Первые листовые органы проростка – семядоли, как правило, и по форме, и по размерам отличаются от всех последующих листьев. Следующие за семядолями листья проростка и молодого растения образуют *листовую серию*, в которой иногда наблюдается лишь постепенное увеличение размеров листьев, а иногда – очень резкие изменения их формы в сторону усложнения.

Разнообразие форм листьев на одном и том же растении в пределах срединной формации носит название *гетерофиллии* (разнолистности). Подобные различия могут быть связаны не только с возрастными изменениями, но и с влиянием внешних условий. Это особенно хорошо выражено у водных растений, побеги которых имеют погруженные и надводные части, например стрелолист, поручейник, водяной лютик (рис. 78). Подводные листья этих растений, лентовидные или многократно нитевидно рассеченные, отличаются от надводных – цельных или лопастных.



1 - водяной лютик; 2 – стрелолист; Подв – подводные листья; Плаб – плавающие листья; Возд – воздушные листья

Рисунок 78 - Гетерофиллия у водных растений

Анизофиллией называют различия в форме и размерах ассимилирующих листьев на одном и том же узле побега (при супротивном или мутовчатом листорасположении). Чаще всего анизофиллия наблюдается у плагитропных побегов древесных и травянистых растений. Разница размеров обусловлена

действием силы тяжести и различием в освещенности верхней и нижней стороны побега.

Длительность жизни листьев намного меньше, чем длительность жизни осевых органов. Это связано с особенностями их функционирования в качестве органов фотосинтеза. Чрезвычайно высокая метаболическая активность приводит к быстрому старению и отмиранию тканей листа.

У большинства растений продолжительность жизни листьев не превышает одного-полутора астрономических лет (чаще – 4-5 месяцев). От 2 до 5 лет живут листья у ряда субтропических растений, а также у растений тайги, тундры и высокогорий. Наибольшей продолжительностью жизни отличаются листья хвойных – до 15 лет и более.

Многолетние растения, которые круглый год несут зеленые листья, называют *вечнозелеными*, в отличие от *листопадных*, пребывающих хотя бы недолго в безлистном состоянии. Вечнозеленые деревья, кустарники и кустарнички характерны для влажных тропических и субтропических лесов, для хвойных лесов умеренной зоны и для различных типов тундровой растительности.

У листопадных деревьев и кустарников опадение листьев на зиму имеет важное приспособительное значение. Наибольшую опасность зимой представляет высыхание надземных органов растений, так как потеря влаги в это время года не может быть компенсирована. Сбрасывая листья, растения резко уменьшают испаряющую поверхность; остающиеся органы – ствол и ветви – надежно защищены вторичными покровными тканями. Опасность заключается и в возможности поломок облиственных ветвей от тяжести снега, тогда как на безлистных ветвях снег не накапливается. Для древесных растений, живущих в безморозном климате с резко выраженным засушливым периодом, листопад также представляет приспособление к перенесению засухи.

По мере старения листа постепенно снижается интенсивность фотосинтеза и дыхания, а также содержание белков и РНК. Видимый признак старения листа – его пожелтение или покраснение, связанное с деградацией хлоропластов, разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоцианов. В тканях старых листьев откладываются в большом количестве кристаллы оксалата кальция. Из листьев оттекают пластические вещества; лист перед опадением «опустошается».

У двудольных древесных растений близ основания листа формируется *отделительный слой*, состоящий из легко расслаивающейся паренхимы. По этому слою лист отделяется от стебля, причем на поверхности будущего *листового рубца* заранее образуется защитный слой пробки. У однодольных и травянистых двудольных отделительного слоя не образуется, лист отмирает и разрушается постепенно, оставаясь на стебле.

У вечнозеленых растений массовый листопад чаще всего приурочен к началу роста новых побегов из почек. В частности, у хвойных растений и вечнозеленых трав массовое отмирание и опадение листьев наблюдается не осенью, а весной.

4.4 Генеративные органы растения: цветок, плод, семя. Строения цветка. Классификация. Опыление. Оплодотворение. Классификация плодов и семян

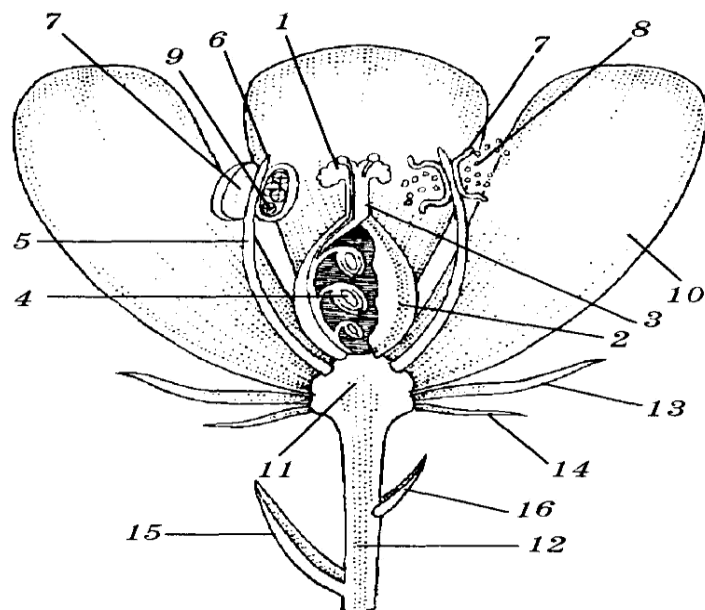
Цветок – особый побег покрытосеменных растений, ответственный за формирование спор двух типов (микро- и мегаспор), развитие мужского и женского гаметофитов, образование гамет (яйцеклеток и спермиев), опыление, оплодотворение и формирование семян [2, 5, 10, 13]. Цветок в процессе своего развития превращается в плод с семенами. Во многих отношениях он уникален и столь характерен, что покрытосеменные нередко называют цветковыми растениями. Исключительная роль цветка как особой морфологической структуры связана с тем, что в нем полностью совмещены все процессы бесполого и полового размножения. Особенности строения цветка обеспечивают осуществление всех этих функций с наименьшими затратами пластических веществ и энергии.

Цветок разнообразен у разных групп растений по деталям строения, окраске и размерам. Известны цветки до 1 мм в диаметре (рясковые – *Lemnaceae*) и одновременно существуют очень крупные цветки, например у знаменитой раффлезии Арнольда (*Rafflesia arnoldii*). Крупнейший цветок этого вида растений имеет диаметр более 100 см.

Цветок возникает из конуса нарастания цветочного побега. Листочки околоцветника, тычинки и пестики последовательно образуются в виде бугорков из верхушечной меристемы.

По положению цветок бывает верхушечным или боковым, то есть выходит из пазухи видоизмененного или невидоизмененного прицветного листа (прицветника). Часть побега между цветком и прицветником называют цветоножкой. Если цветоножка укорочена или отсутствует, то цветок называют сидячим. Верхняя часть оси цветка, к которой прикрепляются все боковые (латеральные) его части, является цветоложем. Цветоложе может иметь различные размеры и форму: удлиненную, выпуклую, плоскую или вогнутую (рис. 79). Разросшаяся часть цветоложа, расположенная между покровами цветка и гинецеем, называется тором. Части цветка принято делить на стерильные – к ним относятся покровы цветка, или околоцветник, и фертильные, то есть репродуктивные (андроцей и гинецей). У некоторых цветков в результате срастания цветоложа, нижних частей покрова и андроцея образуется особая структура, называемая гипантием. Она может быть разнообразной формы, иногда участвует в формировании плода (у шиповника) и характерна для представителей семейства розоцветных и многих видов бобовых.

Части цветка располагаются на цветоложе в виде ряда концентрических кругов (циклический цветок) или спирально (ациклический цветок). Иногда наружные листочки околоцветника расположены кругами, а внутренние по спирали. Такой цветок является гемициклическим (полуциклическим). Эволюционно ациклические цветки архаичнее (древнее) циклических.



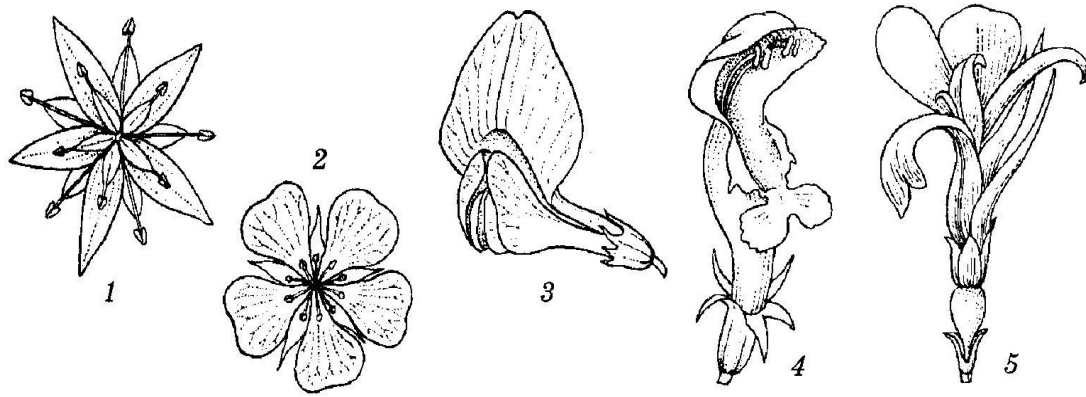
1 – рыльце, 2- завязь, 3 – столбик, 4 – семязачаток, 5 – тычиночная нить, 6 – связник, 7 – пыльник, 8 – пыльцевые зерна, 9 – микроспоры и пыльца, 10 – лепесток, 11 – цветоложе, 12 – цветоножка, 13 – чашечка, 14 – подчашие, 15 – прицветник, 16 – прицветничек

Рисунок 79 - Обобщенная схема строения цветка

В зависимости от количества частей в каждом круге цветков называют: мономерным, или одночленным, если в одном круге одна часть (ива *Salix*); димерным, или двучленным - с двумя частями в круге (капустные *Brassicaceae*); тримерным, или трехчленным (многие однодольные); тетрамерным, или четырехчленным с четырьмя членами в круге; пентамерным, или пятичленным.

Иногда число кругов и частей (членов) в них увеличивается (особенно у садовых форм). Такой цветок называют махровым. По особенностям симметрии цветки делят на актиноморфные, или правильные цветки (через цветок можно провести несколько плоскостей симметрии) и зигоморфные (цветок делится плоскостью симметрии на правую и левую половины). В процессе приспособления к опылению с помощью насекомых из актиноморфных цветков возникли цветки зигоморфные (цветки многих бобовых). Существует также асимметричные цветки, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии (цветки валерианы лекарственной *Valeriana officinalis*) (рис. 80).

Околоцветник, или стерильная часть цветка, является его покровом, защищающим более нежные репродуктивные части. Он бывает простым и двойным. Простой околоцветник состоит из относительно сходных листочков и не разделен на чашечку и венчик. Невзрачный простой околоцветник называют чашечковидным, яркоокрашенный – венчиковидным.



1, 2 – актиноморфные; 3, 4 – зигоморфные; 5 – ассиметричный

Рисунок 80 - Типы симметрии цветков

Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик, обычно существенно различающиеся по окраске и размерам. Чашечкой называют совокупность чашелистиков. Чашелистики чаще всего зеленые, разнообразные по форме и образуют наружный или несколько наружных кругов околоцветника. Число чашелистиков в цветке варьирует от двух (семейство маковых *Papaveraceae*) до неопределенного числа (семейство чайных *Theaceae*), но у большинства двудольных их чаще четыре или пять. Чашелистики могут быть совершенно свободными (несросшимися); в таких случаях чашечка называется раздельнолистной. Если же они срастаются между собой на большем или меньшем их протяжении, то чашечка называется сростнолистной. Главная функция чашечки связана с защитой цветка на ранних этапах его формирования.

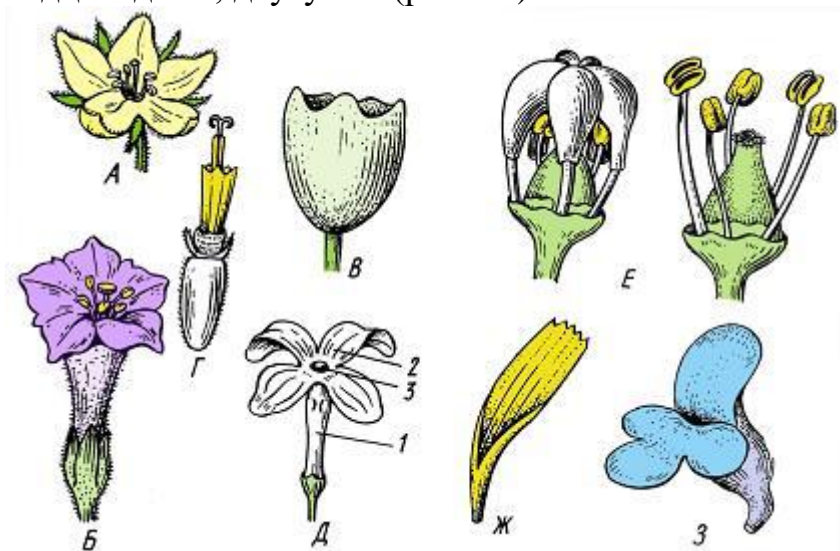
По разнообразию размеров, формы и окраски венчик превосходит остальные части цветка и создает его облик. Венчик образован лепестками, число которых может быть неопределенным, но чаще равно четырем, пяти или трем, реже двум либо одному. В отдельных случаях венчик полностью редуцирован, тогда его функции переходят к чашечке. Венчик содействует опылению цветка, привлекая насекомых-опылителей. Эта роль выполняется относительно пассивно благодаря окраске, размерам или характерной форме, но у некоторых специализированных групп цветковых венчик способен активно участвовать в процессе опыления (бобовые, орхидные), способствуя более успешной его реализации. Благодаря яркой окраске лепестков венчик способен отражать часть спектра солнечных лучей, предохраняя репродуктивные части цветка от перегрева. Закрываясь на ночь, венчик, создает камеру, препятствующую охлаждению цветка или повреждению его холодной росой.

Обычно все лепестки венчика более или менее одинаковы, но у некоторых специализированных семейств различаются по величине и форме (фиалковые *Violaceae*, бобовые *Fabaceae*, бальзаминовые *Balsaminaceae*). Встречаются случаи образования особых полых выпячиваний у отдельных лепестков - так

называемых шпорцев (иногда они возникают из листочков простого околоцветника), связанных с особенностями опыления. В полости шпорца накапливается нектар, выделяемый его стенками или специальными нектарниками.

Различают раздельно- и сростнолепестные венчики. Древнейшие из ныне живущих цветковых (магнолиевые, лютиковые, кувшинковые, пионовые) имеют раздельнолепестные венчики. Сростнолепестный венчик часто имеется у насекомоопыляемых цветковых. В сростнолепестных венчиках различают нижнюю сросшуюся часть, называемую трубкой, и верхнюю расширенную – отгиб. Место перехода трубки в отгиб называют зевом.

Венчики и весь околоцветник разнообразны по форме: трубчатые, язычковые, блюдцевидные, двугубые (рис. 81).

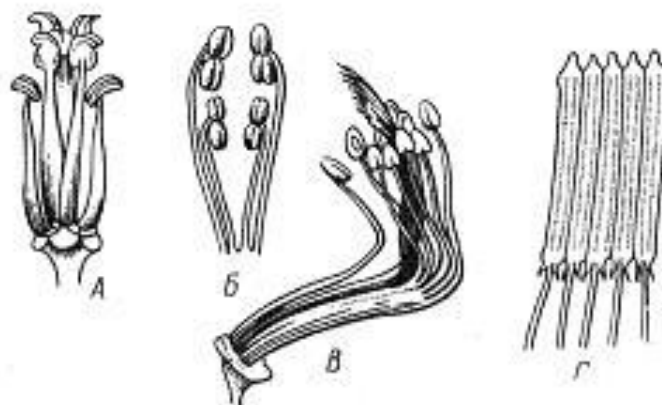


А – колесовидный (вербейник *Lysimachia vulgaris*); Б – воронковидный (табак *Nicotiana tabacum*); В – колокольчатый (некоторые однодольные); Г – трубчатый (подсолнечник *Helianthus annuus*); Д – трубчатый с блюдцевидным отгибом (сирень обыкновенная *Syringa vulgaris*); Е – колпачковый (виноград *Vitis vinifera*); язычковый (одуванчик лекарственный *Taraxacum officinale*); З – двугубый (большинство представителей губоцветных, многие норичниковые):
1 – трубка венчика, 2 – отгиб, 3 – зев венчика

Рисунок 81 - Формы сростнолепестных венчиков

Совокупность тычинок одного цветка называют андроцеом. В некоторых цветках андроцей вообще отсутствует – это так называемые пестичные цветки, а в однополых тычиночных цветках имеются только тычинки. Количество тычинок в цветке у разных видов различно – от одной (орхидные *Orchidaceae*) до нескольких сотен (подсемейство мимозовые *Mimosoideae*, семейство бобовые *Fabaceae*). Тычинки могут быть свободными либо срастаются различным образом и в разной степени. Например, в тропическом семействе мелиевых все 10 тычинок срастаются своими нитями в трубку (однобратственный андроцей). У зверобоя (*Hypericum*) тычинки срастаются в пучки, для астровых (*Asteraceae*) характерно склеивание пыльников. У многих представителей подсемейства мотыльковых *Faboideae* (семейство бобовые *Fa-*

baceae) срастаются 9 тычинок, а одна остается свободной (двубратственный андроцей) (рис. 82).



А – четырехсильный (капустные, или крестоцветные *Brassicaceae*); Б – двусильный (яснотковые, или губоцветные *Lamiaceae*); В – двубратственный (бобовые *Fabaceae*); Г – со склеенными в трубку пыльниками (астровые, или сложноцветные *Asteraceae*)

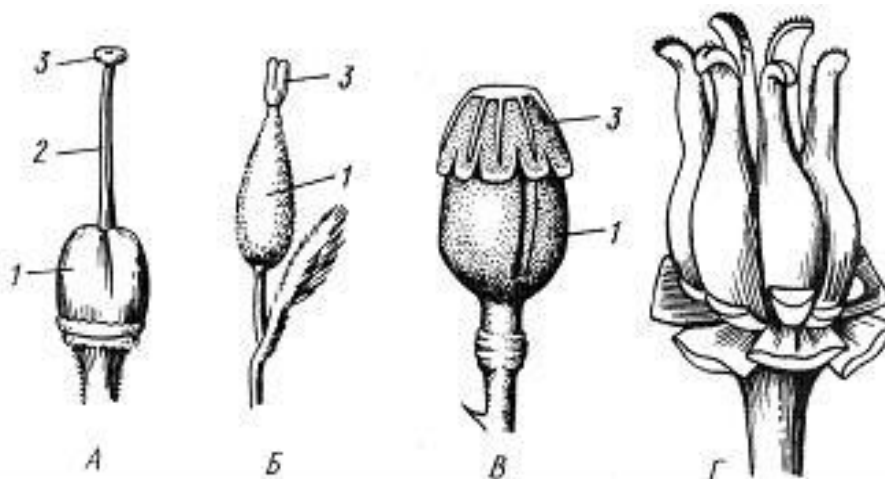
Рисунок 82 - Типы андроцея

Каждая тычинка состоит из суженной нитевидной или лентовидной части – тычиночной нити и расширенной части – пыльника. Пыльник имеет две половинки, соединенные друг с другом связником, являющимся продолжением тычиночной нити. Каждая половинка пыльника несет два (реже одно или много) гнезда, которые являются микроспорангиями. Гнезда пыльников называют пыльцевыми мешками. Микроспоры возникают из микроспороцитов в результате мейоза, сами микроспороциты – из немногих клеток археспория (образовательной ткани, функционирующей на ранних стадиях развития гнезд пыльника). Созревший пыльник вскрывается разнообразно: продольными трещинами, дырочками, клапанами. При этом пыльца высыпается.

У некоторых видов часть тычинок утратила свою первоначальную функцию, они стали в процессе эволюции стерильными и превратились в стаминодии. Иногда пыльники преобразуются в нектарники – секреторные части цветка, выделяющие нектар. Превратиться в нектарники могут также лепестки, их части, части пестика и даже выросты цветоложа.

Совокупность плодolistиков одного цветка, образующих один или несколько пестиков, называют гинецеем (от греческого «гине» – женщина). Нижняя часть пестика – завязь выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, что сделало покрытосеменные малозависимыми от влажности окружающей среды и явилось одним из факторов освоения ими аридных (засушливых) территорий. Кроме того, пестик укрывает семязачатки от поедания их насекомыми и отчасти от резких колебаний температуры. Пестик способствует опылению и оплодотворению. В семязачатках, расположенных в завязи, осуществляется мегаспорогенез и мегагаметогенез.

Пестик, образовавшийся из одного плодолистика, называют простым, из двух и более сросшихся плодолистиков - сложным. Простой пестик обычно одногнездный; сложный может быть разделен на гнезда или бывает одногнездным в зависимости от особенностей срастания плодолистиков. Гинецей, состоящий из одного простого, образованного единственным плодолистиком пестика, называют монокарпным. Апокарпный гинецей состоит из двух или многих свободных (несросшихся) простых пестиков. В процессе эволюции плодолистки могут различным образом срастаться, в результате чего возникает гинецей, получивший обобщенное название ценокарпного (рис. 83).

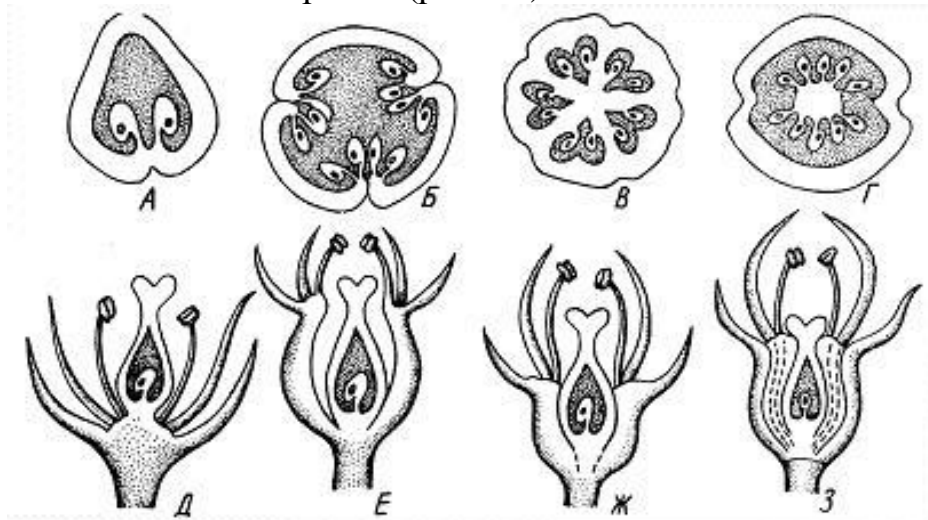


А-В – ценокарпный (единственный пестик сложный, состоит из сросшихся карпелл); Г – апокарпный, каждый отдельный пестик называется простым. А – махорка *Nicotiana*; Б – ива *Salix*; В – мак *Papaver*; Г – сусак *Butomus*: 1 – завязь, 2 – столбик, 3 – рыльце.

Рисунок 83 - Гинецей различных типов

Структурно пестик любого типа состоит из нескольких частей. Более расширенная его часть, в которой находятся семязачатки, называется завязью, вытянутая часть – столбиком, а верхушечная, нередко расширенная, – рыльцем. Рыльце пестика обеспечивает восприятие пыльцы. Форма и величина рыльца различны у разных видов. Поверхность рыльца очень часто неровная, бугорчатая и покрыта липкой жидкостью, что способствует более эффективной фиксации и улавливанию пыльцы. Кроме того, рыльцевая поверхность несет тонкий белковый слой – пелликулу, которая, взаимодействуя с белками экзины пыльцевого зерна, обеспечивает прорастание пыльцевой трубки или препятствует ему. Столбик состоит из рыхлой паренхимной ткани. Он как бы приподнимает рыльце вверх, что необходимо при некоторых механизмах процесса опыления. Завязь – наиболее существенная часть пестика, несущая семязачатки. Она разнообразна по форме и внешнему виду, что в значительной степени определяется типом гинецея. Полость завязи или одногнездная, или разделена на гнезда. При этом одногнездная завязь может быть, как в простом

пестике, сформированном из одного плодолистика, так и в сложном пестике вследствие редукции боковых стенок сросшихся между собой рядом расположенных плодолистиков. В зависимости от положения завязи по отношению к другим частям цветка различают верхнюю, полунижнюю и нижнюю завязи. При верхней завязи прочие части цветка расположены под ней, а сама завязь полностью свободна. При полунижней завязи части цветка срастаются с ней примерно до половины завязи. Если речь идет о нижней завязи, то части цветка располагаются над завязью и нижние их части срастаются с ее наружной стенкой. Верхняя завязь эволюционно более архаична, а нижняя завязь тем или иным путем возникла из верхней (рис. 84).



А – одногнездная завязь монокарпного гинецея; Б – вторично одногнездная завязь ценокарпного гинецея (паракарпный тип гинецея); В – пятигнездная завязь ценокарпного гинецея (синкарпный тип гинецея); Г – вторично одногнездная завязь ценокарпного гинецея (лизикарпный тип гинецея); Д – верхняя завязь, околоцветник подпестичный; Е – верхняя завязь, показан гипантий, к краям которого «прикреплены» тычинки, лепестки и чашелистики (околоцветник околопестичный); Ж – полунижняя завязь; З – нижняя завязь, околоцветник надпестичный.

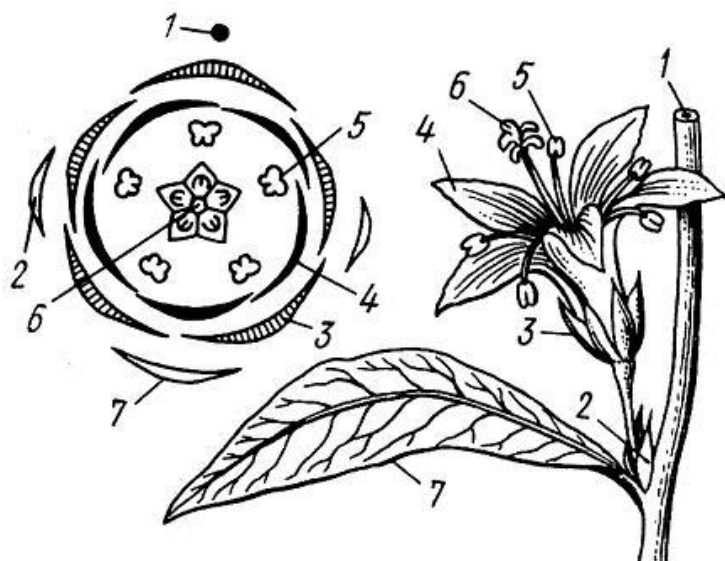
Рисунок 84 - Типы завязи

Семязачаток, или семяпочка, точнее его центральная часть – заключенный в ней нуцеллус, представляет собой видоизмененный мегаспорангий. Семязачатки располагаются на плацентах завязи. Это небольшие образования, в которых у семенных растений также происходят важнейшие репродуктивные процессы: 1. мегаспорогенез, то есть формирование мегаспор; 2. мегагаметогенез, то есть формирование женского гаметофита и яйцеклетки; 3. двойное оплодотворение.

Цветки бывают «обоеполюе» (с андроцеом и гинецеом), или раздельнополюе (однополюе) – тычиночные (только с андроцеом) или пестичные (только с гинецеом). Цветки, имеющие только гинецей, называют пестичными (женскими), только андроцей – тычиночными (мужскими).

Наиболее древние покрытосеменные имели цветки обоеполые, а раздельнополые цветки возникли позднее. Основной причиной эволюции обоеполых цветков в раздельнополые является приспособление к эффективному перекрестному опылению. Растения, развивающие однополые цветки на одной и той же особи, называют однодомными; у двудомных растений пестичные и тычиночные цветки появляются на разных экземплярах одного и того же вида.

Начиная с XIX в. для более наглядного выражения строения цветка используют формулы и диаграммы. Формула цветка представляет условное обозначение его строения с помощью букв латинского алфавита, символов и цифр (рис. 85).



1 – ось побега, 2 – прицветник, 3 – чашелистик, 4 – лепесток, 5 – тычинка, 6 – карпеллы, 7 – лист

Рисунок 85 - Диаграмма цветка

При составлении формулы употребляют следующие обозначения: P – околоцветник (perianthium); Ca (или K) – чашечка (calyx); Co (или C) – венчик (corolla), A – андроцей (androecium), G – гинецей (gynoecium). Знак *, помещаемый перед формулой, указывает на актиноморфность цветка; знак ↓ – на зигоморфность, знак η - на ассиметричность цветка, Скобки означают срастание частей цветка. Цифра рядом с символом указывает на количество частей (членов) данного типа в цветке. Черта под цифрой, обозначающей число плодolistиков в гинецее, свидетельствует о том, что завязь верхняя; черта над цифрой – завязь нижняя; черта от цифры – полунижняя завязь. Большое и неопределенное число членов обозначают знаком ∞.

Например, формула цветка тюльпана $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ показывает, что он актиноморфен, имеет простой шестичленный околоцветник, свободные доли которого расположены по три в два круга; андроцей также шестичленный, из двух кругов тычинок, а гинецей ценокарпный из трех сросшихся плодolistиков (сложный пестик), образующих верхнюю завязь. Формула цветка

одуванчика $\downarrow Ca_0Co_{(5)} A_{(5)}G_{(2)}$ свидетельствует, что его цветки зигоморфные, обоеполые, имеют двойной околоцветник, в котором чашечка редуцирована, венчик состоит из пяти сросшихся лепестков, андроцей – из пяти слипшихся пыльника тычинок, а гинецей – из двух сросшихся плодолистиков, образующих нижнюю завязь. Формула цветка яснотки белой $\downarrow Ca_{(5)} Co_{(2+3)}A_4G_{(2)}$ указывает на его зигоморфность, обоеполость, двойной околоцветник, в котором чашечка состоит из пяти сросшихся чашелистиков, а венчик – из пяти сросшихся лепестков, из которых два противостоят трем остальным; андроцей образован четырьмя свободными тычинками, а ценокарпный гинецей – двумя сросшимися плодолистиками, образующими верхнюю завязь.

Диаграмма цветка представляет условную схематическую проекцию частей цветка на горизонтальную плоскость и отражает их число, относительные размеры и взаимное расположение, а также наличие сростаний.

В цветке последовательно протекают важнейшие процессы, обеспечивающие вначале бесполое размножение и образование очередного поколения гаметофитов, а затем и половое размножение, завершающееся образованием нового поколения спорофитов в виде зародышей, расположенных в семенах. Цветковые являются разноспоровыми растениями. Они образуют два типа спор: микро- и мегаспоры.

Пыльцевое зерно в начале развития содержит две клетки: маленькую генеративную и более крупную, часто называемую вегетативной. Микрогаметогенез крайне упрощен. Генеративная клетка делится однократно и из нее образуются две безжгутиковые мужские гаплоидные гаметы - спермии. В таком состоянии пыльцевое зерно готово к половому размножению. При попадании на рыльце пестика цветка вегетативная клетка пыльцевого зерна удлиняется и становится так называемой «пыльцевой трубкой», с помощью которой уже в семязачатке завершается оплодотворение.

Перенос пыльцевых зерен из тычинок на рыльца пестиков называется опылением. Для того чтобы образовался зародыш семени, должны произойти опыление и оплодотворение. опыление впервые появляется у голосеменных, однако наибольшее разнообразие механизмов опыления и его совершенство достигаются у цветковых. Различают два типа опыления – самоопыление, или автогамию (от греческого «аутос» – сам), и перекрестное опыление, или ксеногамию (от греческого «ксенос» – чужой, «гамос» – брак). При самоопылении рыльце опыляется пыльцой того же цветка или пыльцой других цветков этой особи растения – гейтоногамия (девственное опыление). Обычно самоопыление осуществляется в распусившихся цветках, но иногда происходит в цветках закрытых, нераспусившихся (клеистогамных). В генетическом отношении все эти способы вполне равноценны.

Если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то происходит перекрестное опыление. Оно свойственно не менее 90% видов цветковых растений. Перекрестное опыление обеспечивает обмен генами, поддерживает высокий уровень гетерозиготности популяций, определяет единство и целостность вида. Это создает широкое поле для деятельности

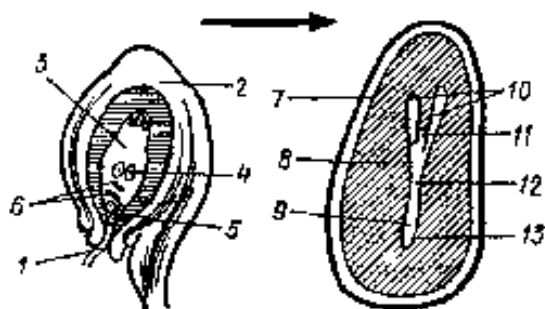
естественного отбора. Строгое самоопыление встречается относительно редко (например, у гороха) и может вести к расщеплению вида на ряд чистых линий, то есть делает популяции гомозиготными

Опыление подразделяют на два основных типа – биотическое и абиотическое опыление. Биотическое опыление осуществляется животными, абиотическое – с помощью неживых факторов внешней среды. Наибольшее значение среди механизмов биотического опыления имеет энтомофилия (от греческого «энтомон» – насекомое, «филео» – любить). Насекомые сыграли выдающуюся роль в эволюции цветка. Цветки привлекают насекомых запасом пищи: пыльцой, нектаром. Для привлечения опылителей служат яркая окраска и характерный запах цветков; некоторое значение имеет их форма. Конкретные механизмы перекрестного опыления, осуществляемого насекомыми, очень разнообразны и связаны как со строением цветка, так и с особенностями тела насекомого. Видам некоторых семейств (бобовые, губоцветные, орхидные) свойственны особые способы опыления.

Помимо насекомых существенную роль в биотическом опылении, особенно в тропиках, играют птицы (орнитофилия), летучие мыши и некоторые нелетающие млекопитающие (например, крысы). Абиотическое опыление связано с переносом пыльцы ветром (анемофилия, от греческого «анемос» – ветер), реже (у болотных и водных растений) – водой. Анемофилы – это преимущественно растения открытых пространств. У анемофильных цветковых растений, как правило, невзрачный, сильно редуцированный околоцветник и крупные, часто мохнатые рыльца с огромной воспринимающей пыльцу поверхностью. Очень часто мелкие цветки анемофилов собраны в плотные или многоцветковые соцветия, пыльца их обильна, легка, а экзина почти лишена скульптурных утолщений, обычных для пыльцы энтомофильных растений.

Второй тип спор разноспоровых цветковых растений – мегаспоры образуются в процессе мегаспорогенеза, протекающего в семязачатке.

Формирование зародышевого мешка, получившее название мегagamетогенез, происходит путем трех последовательных делений ядра мегаспоры. В итоге возникает семиклеточный зародышевый мешок. На микропиларном его конце обычно имеется гаплоидная яйцеклетка в окружении двух гаплоидных клеток-синергид. На халазальном конце расположены три гаплоидные клетки-антиподы. Основным объемом зародышевого мешка составляет центральная диплоидная клетка (рис. 86).



1 - пыльцевход, 2 - покров семязачатка, 3 - зародышевый мешок, 4 - образующаяся из двух ядер центральная клетка, 5 - яйцеклетка со спутницами, 6-два спермия, 7 -кожура семени, 8-эндосперм семени, 9 -зародыш семени, 10 - семядольные листья, 11- почка, 12 - стебелек, 13 – корешок

Рисунок 86 - Процесс двойного оплодотворения и образование семени

Оплодотворению предшествует прорастание пыльцевого зерна. По мере роста пыльцевой трубки в нее переходят ядро вегетативной клетки и оба спермия. В огромном большинстве случаев пыльцевая трубка проникает в мегаспорангий (нуцеллус) через микропиле семязачатка, реже - иным образом. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой и образуется диплоидная зигота, дающая затем начало зародышу. Второй спермий сливается со вторичным ядром, располагающимся в центре зародышевого мешка, что приводит к образованию триплоидного ядра, развивающегося затем в специальную питательную ткань - эндосперм (от греческого «эндон» – внутри, «сперма» – семя). Весь этот процесс получил название двойного оплодотворения. Он впервые описан в 1898 г. выдающимся русским цитологом и эмбриологом С.Г.Навашиным. Прочие клетки зародышевого мешка (антиподы и синергиды) разрушаются при проникновении пыльцевой трубки. Однако при гибели яйцеклетки они могут выполнить ее функцию.

Биологический смысл двойного оплодотворения, в отличие от голосеменных, у которых гаплоидный эндосперм развивается независимо от процесса оплодотворения, состоит в том, что у покрытосеменных триплоидный эндосперм образуется лишь в случае оплодотворения. С учетом гигантского числа семян этим достигается существенная экономия энергетических и пластических ресурсов.

Цветки могут располагаться поодиночке или группами. В тех случаях, когда они располагаются группами, образуются соцветия. Соцветием называют часть побега или систему видоизмененных побегов, несущих цветки. Соцветия обычно отграничены от вегетативной части растения. Биологический смысл возникновения соцветий – в возрастающей вероятности опыления цветков как анемофильных, так и энтомофильных растений. Несомненно, что насекомое за единицу времени посетит гораздо больше цветков, если они собраны в соцветия. Кроме того, цветки, собранные в соцветия, более заметны среди зелени листьев, нежели одиночные цветки. Многие поникающие соцветия легко раскачиваются под влиянием движения воздуха, способствуя тем самым рассеиванию пыльцы.

Точная характеристика соцветий необходима при анализе морфологических особенностей лекарственных растений. Поэтому классификации соцветий уделяется значительное внимание. Современная классификация соцветий довольно сложна. Поэтому для работ прикладного характера по фармакогнозии пользуются обычно различными упрощенными вариантами (рис. 87, 88).

Плод формируется в процессе развития цветка у покрытосеменных растений. В нем заключены семена. В других систематических группах растений нет структур, гомологичных плоду. Как правило, плод развивается после процессов спорогенеза, гаметогенеза и двойного оплодотворения, протекающих в цветке. Иногда плод может образовываться в результате апомиксиса, то есть развития зародыша без оплодотворения. Функции плода - формирование, защита и распространение семян.

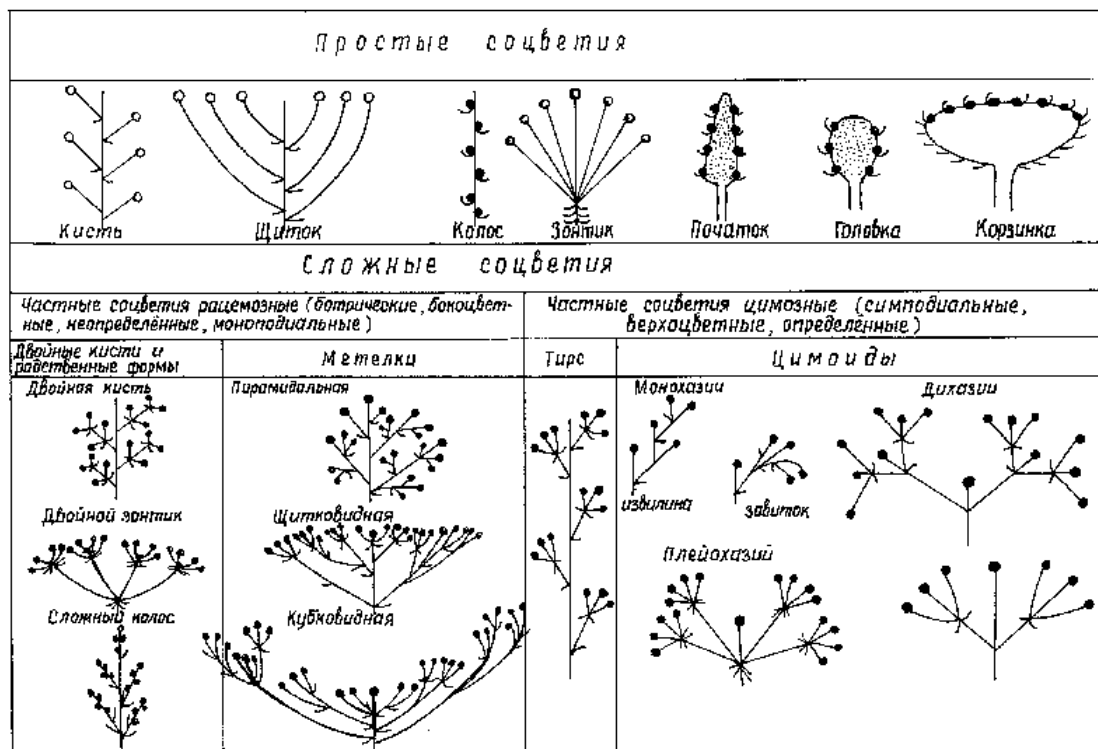
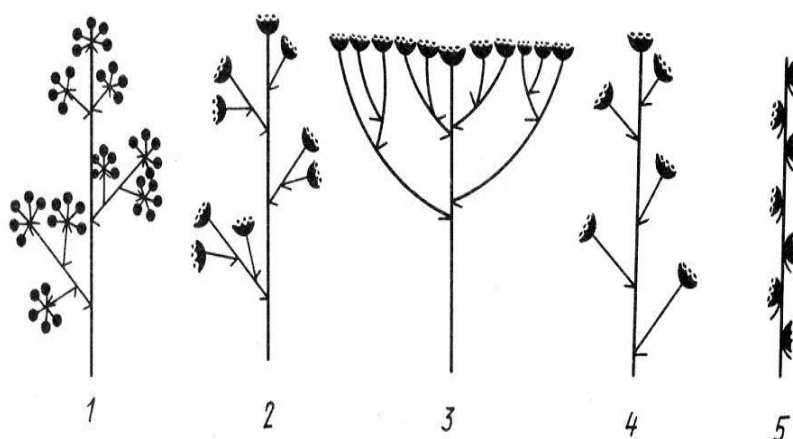


Рисунок 87 – Типы простых и сложных соцветий

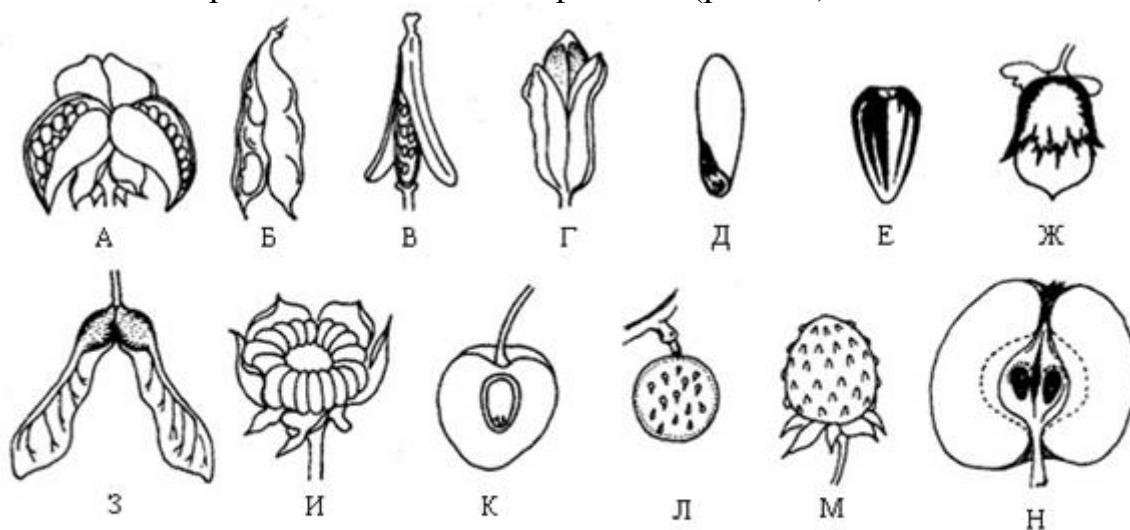


1 – метелка зонтиков, 2 – метелка корзинок, 3 – щиток корзинок, 4 – кисть корзинок, 5 – колос корзинок

Рисунок 88 –Примеры агрегатных соцветий

Морфологической основой плода является гинецей, прежде всего завязь. Околоцветник, тычинки быстро увядают, но иногда изменяются вместе с гинецеем и принимают участие в формировании плода. Самые глубокие изменения происходят в завязи. Ее стенки обычно разрастаются за счет деления клеток и увеличения их размеров. В клетках завязи накапливаются запасные вещества: белки, крахмал, сахара, жирные масла, витамины, органические кислоты. Зрелый плод несет семя или семена (иногда до нескольких тысяч). Семена обеспечивают эффективное расселение вида. Максимальное число семян в плоде равно числу семязачатков в завязи, но обычно меньше - не все семязачатки достигают зрелости.

Велико и разнообразие окраски плодов. Особенно варьирует окраска плодов, распространяющихся с помощью животных. Они бывают красными, желтыми, оранжевыми, синими или фиолетовыми и резко выделяются на фоне окружающей зелени, что связано с соотношением желтых и оранжевых пигментов – каротиноидов и сине-фиолетовых антоцианов. Тропические плоды особенно разнообразны по окраске. Плоды, распространяемые ветром, водой или под действием собственной тяжести, яркой окраски, как правило, не имеют. Они обычно зеленые или буроватые. Большое разнообразие плодов растений мировой флоры обусловило возникновение различных их классификаций (рис. 89).



Плоды А - листовка; Б - боб; В - стручок; Г - коробочка; Д - зерновка; Е - семянка;
Ж - орех; З - двукрыльник; И - дробный плод; К - костянка; Л - ягода;
М - сложный плод клубники; Н - яблоко

Рисунок 89 – Типы плодов

У некоторых видов растений плоды развиваются не по-одиночке, а формируют соплодия. Часто под соплодием понимают сросшиеся в единое целое несколько или даже много плодов, возникших из отдельных цветков. Классический пример такого типа соплодия – соплодие ананаса.

Семя - особая структура семенных растений (голосеменных и покрытосеменных), развивающаяся из семязачатка после процесса двойного оплодотворения, реже без оплодотворения (апомиксис), обеспечивающая

расселение потомства. При формировании семя заключено в перикарпий и является частью плода. В отличие от споры, обеспечивающей расселение споровых растений, семя обладает рядом преимуществ, возникших в результате прогрессивной эволюции. Семя представляет собой многоклеточную структуру, объединяющую зачаточное растение (зародыш), запасную ткань и защитный покров. Этим семя существенно отличается от споры, где вещества, необходимые для развития будущего растения-гаметофита, содержатся в единственной микроскопической клетке. Физиологически спора и семя также существенно различаются. Спора прорастает немедленно при поступлении в клетку влаги. Многие семена имеют различной длительности период покоя, в течение которого они не способны к активной жизнедеятельности и образованию проростка. Иными словами, семена как единицы расселения растений во всех отношениях значительно более надежны и универсальны, чем споры.

Существуют два основных типа распространения семян. Один - без содействия каких-либо внешних агентов, путем механизмов, выработанных в процессе эволюции самим растением, другой - с помощью различных внешних факторов: ветра, воды, животных, человека. Первый тип получил название автохории (от греческого «аутос» - сам, «хорео» - иду, распространяюсь), второй - аллохории (от греческого «аллос» - другой). Растения соответственно называются автохорами и аллохорами. Плоды семян автохоров рассеиваются сравнительно недалеко от материнского растения, обычно не больше нескольких метров от него. Группа автохорных растений разделяется на механохоры и барохоры. Плоды многих механохоров вскрываются по гнездам или створкам, причем семена из них высыпаются. Это происходит у фиалки трехцветной (*Viola tricolor*), видов тюльпана (*Tulipa*). Некоторые механохоры активно разбрасывают семена благодаря специальным приспособлениям в плодах, в основе которых повышенное осмотическое давление клеток механической ткани или, напротив, клеток основной ткани. Наиболее обычные растения такого рода - недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere*), эсбалиум пружинистый, или бешеный огурец (*Ecballium elaterium*). На небольшие расстояния могут перемещаться плоды некоторых видов клевера вследствие изменения упругости зубцов чашечки при перемене влажности воздуха и почвы.

К барохорам относятся растения, обладающие тяжелыми плодами и семенами. К ним можно отнести желуди дуба (*Quercus*), плоды грецкого ореха (*Juglans regia*), семена конского каштана (*Aesculus hippocastanum*). При падении семена этих растений оказываются обычно под кроной материнского растения. К группе автохоров относятся также геокарпные растения (от греческого «ге» - земля). У геокарпных видов плоды в процессе развития внедряются в почву и там созревают. Наиболее известный из них арахис подземноплодный, или земляной орех (*Arachis hypogaea*).

Существуют четыре основных способа аллохории. Это анемохория (от греческого «анемос» - ветер), зоохория («зоон» - животное), гидрохория («гидор» - вода) и антропохория («антропос» - человек). Наиболее обширна

группа растений-анемохоров. Единицы расселения, семена или целые плоды анемохоров переносятся движением воздуха.

Разнообразны способы распространения плодов и семян с помощью животных и птиц. Есть плоды, прикрепляющиеся к шерсти и ногам животных с помощью различных прицепков, крючков, шипов, а также клейкой поверхности или железистого опушения – экзозоохория. Многие плоды и семена расселяются эндозоохорно, поедаемые животными, птицами и насекомыми, разносящими семена на значительные расстояния.

Плоды и семена широко используются человеком для практических целей, в растениеводстве, земледелии, как продукты питания, в технике и медицине. Это связано с тем, что в них в большом количестве накапливаются различные запасные вещества – углеводы, белки и жиры, а также витамины. Кроме того, во многих плодах концентрируются вторичные метаболиты, например алкалоиды, терпеноиды, фенольные соединения. Это делает их особенно важными для медицины и фармацевтической промышленности. Особенно ценны плоды культивируемых растений, значительно более продуктивных, чем их дикорастущие сородичи. Семена и плоды – основной посевной материал. Некоторые плоды и семена применяют для изготовления бытовых украшений (бус, ожерелий, четок), а также предметов одежды (пуговицы), посуды и игрушек. Многие плоды и семена, оказавшиеся погребенными в отложениях осадочных пород, характеризуют флору и растительность прошлых геологических эпох и используются для их реконструкции. Плоды и семена растений, найденные археологами при раскопках, служат основой для воссоздания особенностей ушедших в прошлое человеческих цивилизаций.

Контрольные вопросы:

- 1 Назовите основные функции корней и корневых систем?
- 2 Какие корневые системы характерны для двудольных и однодольных растений?
- 3 Какие дополнительные функции выполняют корни в процессе метаморфозов и видоизменений?
- 4 Назовите основные различия между анатомическим строением стебля однодольных и двудольных растений. Определите изменения при переходе от первичного ко вторичному строению стебля.
- 5 Какие особенности характерны для подземных видоизменений стебля, как луковица и корневище? Укажите типы видоизменения стебля и выполняемые функции.
- 6 Каким образом изменения в анатомическом строении листьев различных групп растений отражают их приспособительные функции? Назовите особенности строения световых и теневых листьев, мезофитных и ксерофитных листьев.
- 7 Назовите особенности жилкования листьев, как диагностический признак сосудистых растений. Определите основные формы листовых пластин простых и сложных листьев.

8 Каким образом осуществляется схематическое изображение частей цветка и соцветия?

9 В чем заключается биологический смысл двойного оплодотворения? Каким образом появление двойного оплодотворения вывело покрытосеменные растения на ведущие позиции в царстве растений?

10 Дайте определение и зарисуйте схему сложного соцветия.

Глава 5. Систематика растений

5.1 Систематика растения. Низшие растения. Бактерии и сине-зеленые водоросли. Общие и отличительные черты. Размножение, распространение, значение в природе и в жизни человека

Со времени К.Линнея (XVIII в.) в науке господствовала система двух основных групп организмов (или царств органического мира): растений (*Vegetabilia*, или *Plantae*) и животных (*Animalia*). Однако открытие в XX в. ряда важных различий в метаболизме и ультраструктуре клетки у разных групп организмов побудило биологов изменить устоявшийся взгляд. Начиная с середины 50-х годов XX в. широко обсуждаются другие возможные системы. Количество выделяемых царств в этих системах колеблется от трех до десяти. В основу деления живого на царства положены способы питания, особенности ультраструктуры митохондрий и пластид, химический состав клеточных оболочек и основных запасных веществ клеток, некоторые другие принципы.

Ниже приведен краткий перечень крупнейших систематических групп, позволяющий представить значимость и положение в общей системе живого изучаемых в курсе “Ботаника” таксонов (рис. 90) [9, 14, 19, 20, 22].

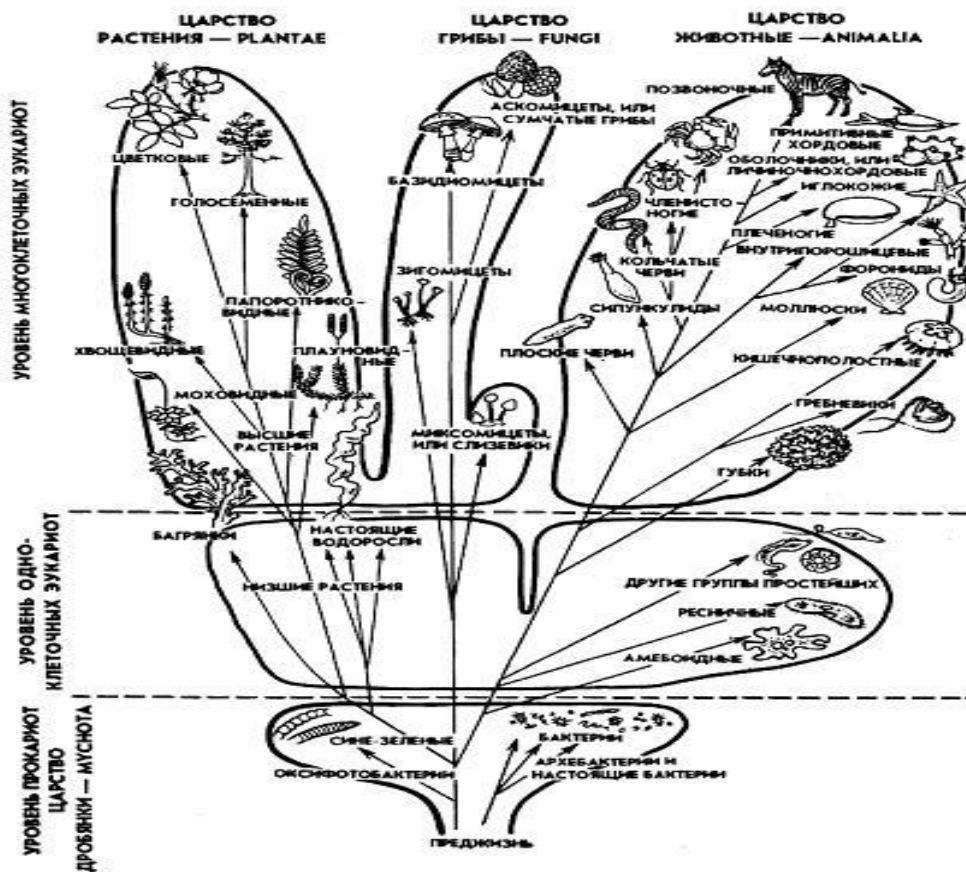


Рисунок 90 - Система классификации живых организмов

Империя неклеточные организмы (*Noncellulata*). Представители не имеют морфологически оформленной клетки. Империя включает одно царство вирусы (*Virae*).

Империя клеточные организмы (*Cellulata*). Представители имеют морфологически оформленную клетку. Включает две подимперии.

1. Подимперия доядерные (*Prokaryota*) – не имеют морфологически оформленного ядра. Объединяет два царства:

а) Царство археобактерии (*Archaeobacteria*) – в основе клеточных оболочек имеют кислые полисахариды без муреина;

б) Царство настоящие бактерии, или эубактерии (*Eubacteria*) – в качестве основного структурного компонента клеточных оболочек содержится гликопротеид муреин.

2. Подимперия ядерные или эукариоты (*Eucaryota*) – имеют морфологически оформленное ядро. Подразделяется на четыре царства:

а) Царство протоктисты (*Protoctista*) - автотрофы или гетеротрофы; тело не расчленено на вегетативные органы; отсутствует стадия зародыша; гаплоидные или диплоидные организмы; включает водоросли и грибоподобные организмы.

б) Царство животные (*Animalia*) - гетеротрофы; питание путем заглатывания или всасывания; отсутствует плотная клеточная стенка; диплоидные организмы; имеется чередование ядерных фаз.

в) Царство грибы (*Fungi, Mycota*) – гетеротрофы; питание путем всасывания; имеется плотная клеточная стенка, в основе которой хитин; гаплоидные или дикарионтические организмы; тело не расчленено на органы и ткани;

г) Царство растения (*Plantae*) – автотрофы; питание за счет процесса аэробного фотосинтеза; имеется плотная клеточная оболочка, в основе которой целлюлоза; характерно чередование полового (гаметофит) и бесполого поколения (спорофит) с преобладанием диплоидного поколения. К растениям относятся ископаемые риниофиты и зостерофиллофиты, а также современные моховидные, хвощевидные, плауновидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные.

Систематика - это наука о разнообразии организмов, определяющая их место в системе органического мира. Существует систематика животных, микроорганизмов, грибов, растений.

В задачи любой систематики входит выявление, описание, идентификация, классификация и группирование организмов (от древнейших и примитивных до современных и самых сложных) в систему, в которой было бы однозначно определено положение каждого таксона.

Современная систематика подразделяется на несколько связанных между собой разделов:

-таксономия - теория и практика классификации организмов, при которой распределяется все множество вновь выявленных и уже известных организмов в соответствии с их сходством и различиями или предполагаемым родством по определенной системе соподчиненных категорий;

-номенклатура - вся совокупность названий таксонов;

-филогенетика- устанавливает родство организмов в историческом плане (филогения) и ход исторического развития мира живых организмов (филогенез) как в целом, так и для отдельных систематических групп.

Главным таксономическим рангом является - вид (*species*). Над видом располагаются род (*genus*), семейство (*familia*), порядок (*ordo*), подкласс (*sub-classis*), класс (*classis*), отдел (*divisio*) и царство (*regnum*) (табл. 2).

Таблица 2 - Основные таксономические ранги систематики высших растений и примеры таксонов

Ранг	Пример таксона	Окончание в латинском названии
Царство	Plantae (Растения)	-
Отдел	Magnoliophyta (Покрытосеменные)	-phyta
Класс	Magnoliopsida (Двудольные)	-opsida
Подкласс	Ranunculidae (Ранункулиды)	-idae
Порядок	Ranunculales (Лютиковые)	-ales
Семейство	Ranunculaceae (Лютиковые)	-aceae
Род	Ranunculus (Лютик)	-

Вид	Ranunculus repens L.(Лютикползучий)	-
-----	-------------------------------------	---

Внутри вида могут быть выделены более мелкие систематические единицы: подвид (*subspecies*), разновидность (*varietas*), форма (*forma*); для культурных употребляется категория - сорт.

Методы систематики:

Сравнительно-морфологический метод (основной метод систематики) - основан на данных сравнительной морфологии и дает наибольшую информацию о родстве таксонов на уровне вида и рода; с помощью данного метода изучают макроструктуру организмов; метод не требует сложного оборудования.

Сравнительно-анатомический, эмбриологический и онтогенетический методы (варианты сравнительно-анатомического метода) - с их помощью изучают микроскопические структуры тканей, зародышевых мешков, особенности гаметогенеза, оплодотворения и развития зародыша, а также характер последующего развития и формирования отдельных органов растений; данные методы требуют совершенной техники (электронной и сканирующей микроскопии).

Сравнительно-цитологический и кариологический методы - позволяют анализировать признаки организмов на клеточном уровне, помогая устанавливать гибридную природу форм и изучать популяционную изменчивость видов.

Палинологический метод - использует данные палинологии (наука, изучающая строение оболочек спор и пыльцевых зерен растений) и позволяет, по хорошо сохраняющимся оболочкам спор и пыльцы, устанавливать возраст вымерших растений.

Эколого-генетический метод - связан с опытами по культуре растений; дает возможность вне зависимости от факторов природной среды изучать изменчивость, подвижность признаков и устанавливать границы фенотипической реакции таксона.

Гибридологический метод - основан на изучении гибридизации таксонов; важен при решении вопросов филогении и систематики.

Географический метод - дает возможность анализировать распространение таксонов и возможную динамику их ареалов (область географического распространения), а также изменчивость организмов, которая связана с географически меняющимися природными факторами.

Помимо указанных выше методов, в систематике используют иммунохимические и физиологические методы, а также данные энтомологии, археологии и лингвистики, которые дают информацию о насекомых вредителях и местах введения в культуру важнейших сельскохозяйственных растений.

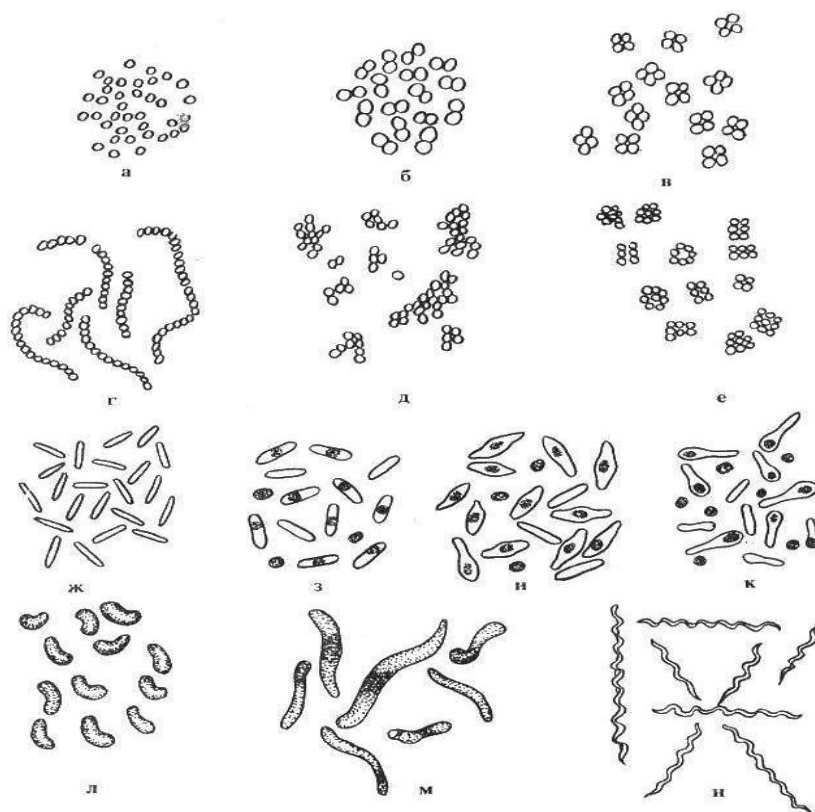
Начинается изучение растений с низших групп. В данном разделе нами рассмотрено строение прокариотов, к которым отнесены бактерии и сине-зеленые водоросли (цианобактерии).

Прокариоты – это одноклеточные, колониальные или многоклеточные организмы, которые не имеют морфологически оформленного (ограниченного

мембраной) ядра и объединяют два царства – архебактерии (*Archaeobacteria*) и настоящие бактерии, или эубактерии (*Bacteria, Eubacteria*) [25].

Большинство бактерий имеют цилиндрическую или палочковидную форму. Палочковидные формы, которые не образуют спор, называются бактериями, а спорообразующие – бациллами. Палочковидные бактерии делятся на собственно палочки (одиночное расположение клеток), диплобактерии или диплобациллы (попарное расположение клеток), стрептобактерии или стрептобациллы (цепочки клеток). Нередко встречаются извитые или спиралевидные бактерии. К этой группе относятся вибрионы, спириллы, спирохеты. Встречаются и нитчатые бактерии (рис. 91).

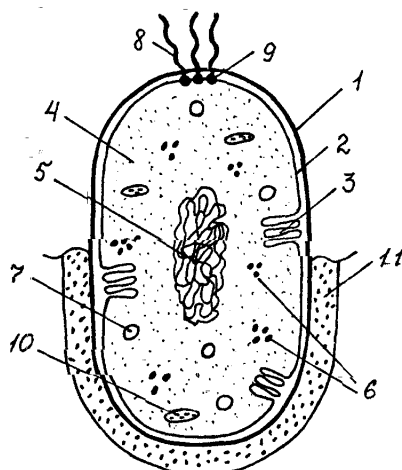
Бактерии шаровидной формы называются кокками. Среди них выделяют: стафилококки - образующие скопления, напоминающие виноградную гроздь; тетракокки - это сочетание из четырех клеток, образующееся после деления клетки в двух взаимно перпендикулярных плоскостях; сарцины (скопления кубической формы) - образуются в результате деления клеток в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Кокки обычно имеют диаметр от 0,5 – 1,5 мкм, ширина палочковидных форм колеблется от 0,5 до 1 мкм, а длина от 2 до 10 мкм. Формы и размеры бактерий значительно изменяются в зависимости от возраста культуры, состава среды и ее осмотических свойств, температуры и других факторов.



шаровидная (а – микрококки; б – диплококки; в – тетракокки; г – стрептококки; д – стафилококки; е – сарцины); палочковидная (ж – не образующие спор; з, и, к – спорообразующие); извитая (л – вибрионы; м – спириллы; н – спирохеты)

Рисунок 91 - Формы бактерий

Изучение ультраструктуры бактерий (рис. 92) стало возможным после создания электронных микроскопов.



1 – клеточная стенка; 2 – цитоплазматическая мембрана; 3 – мезосомы; 4 – цитоплазма; 5 – нуклеоид; 6 – рибосомы; 7 – запасные вещества; 8 – жгутики; 9 – базальное тельце; 10 – тилокоиды; 11 – капсула

Рисунок 92 - Схема строения прокариотической клетки

К внешним структурам клеток прокариот относят капсулы, жгутики, фимбрии и пили, а также клеточную стенку и расположенную под ней цитоплазматическую мембрану.

Капсула. Состоит из полисахаридов, иногда из полипептидов или липидов. Имеет высокое содержание воды (до 98%) и создает дополнительный барьер, защищая клетку от высыхания и механических повреждений.

Жгутики. Представляют собой спирально закрученные нити, которые состоят из одной гигантской молекулы белка флагеллина и обеспечивают подвижность активно передвигающимся плавающим бактериям. Число жгутиков различно у разных видов бактерий (от 1 до 700). Жгутики могут прикрепляться полярно или по всей поверхности клетки (расположение жгутиков имеет таксономическое значение). Отсутствуют жгутики у скользящих бактерий, движение которых осуществляется в результате волнообразных сокращений, изменяющих форму бактерий. Жгутики не относятся к жизненно важным структурам и в разные фазы развития бактерии могут присутствовать или отсутствовать.

Передвигаются бактерии преимущественно беспорядочно, но способны они и к направленным движениям (таксис), благодаря: разнице в концентрации химических веществ в среде (*хемотаксис*), разнице в содержании кислорода (*аэротаксис*), различиями в интенсивности освещения (*фототаксис*).

Фимбрии и пили. Первые встречаются как у жгутиконосных видов, так и у форм, лишенных жгутиков, и представляют собой длинные, тонкие, прямые нити. Число фимбрий может достигать нескольких тысяч. Необходимы фимбрии для прикрепления к другим клеткам и субстрату. *Пили*- половые

фимбрии, через которые передается генетический материал от одной клетки к другой.

Клеточная стенка. Придает форму бактериальной клетке, защищает внутреннее содержимое от внешней среды, регулирует рост и деление бактерий. Она тонка, эластична, прочна, проницаема для солей и других низкомолекулярных соединений. Основной каркасный слой клеточной стенки формируется из пептидогликана муреина (синтезируется только прокариотной клеткой). У одних бактерий клеточная стенка имеет только один, довольно толстый, слой муреина (50-90%), связанный с полисахаридами и белками. У других – муреиновый слой тонкий (1-10%) и сверху перекрыт слоями липопротеидов, липополисахаридов и белков. Первые называются *грамположительными* бактериями, вторые – *грамотрицательными* бактериями. Название этих групп происходит от способности разных бактерий окрашиваться по методу Грама. У наиболее примитивных представителей данной империи в основе клеточной стенки содержатся кислые полисахариды без муреина.

Цитоплазматическая мембрана. Служит осмотическим барьером, регулируя поступление веществ внутрь клетки и наружу, является местом локализации ферментов энергетического метаболизма. Состоит из двойного слоя липидов и слоя белка. У некоторых бактерий мембрана охватывает цитоплазму без складок и впячиваний, у других - она образует впячивания (мезосомы) при делении клетки, пронизывает цитоплазму или формирует мембранные тельца.

Цитоплазма. Представляет собой коллоидную систему, состоящую из воды, белков, жиров, углеводов, минеральных соединений и других веществ, соотношение которых варьирует в зависимости от вида бактерий и их возраста. Цитоплазма бактерий имеет различные структурные элементы – внутрицитоплазматические мембраны, генетический аппарат, рибосомы и включения. Остальная ее часть представлена цитозолем.

Нуклеоид. Это нитевидная молекула ДНК, выполняющая функцию ядра и располагающаяся в центральной зоне клетки. Весь наследственный материал сосредоточен в одной бактериальной хромосоме, представленной в виде кольцевой молекулы двухцепочечной ДНК.

Плазмиды. Это внехромосомная ДНК, тоже представленная двойными спиралями, замкнутыми в кольцо. Не являются обязательным элементом в клетке прокариот, выполняют дополнительные свойства, связанные, в частности, с размножением, устойчивостью к лекарственным препаратам, болезнетворностью и т. д.

Рибосомы. Служат местом синтеза белка. Число рибосом в бактериальной клетке от 5 до 50 тыс.

Включения (запасные вещества или отбросы). Откладываются в определенных условиях среды внутри прокариотических клеток. Представлены полисахаридами, жирами, полифосфатами и серой. Содержатся в осмотически инертной форме, нерастворимы в воде.

Споры (приспособление для переживания неблагоприятных условий среды). Образуются внутри бактериальной клетки, когда бактерии испытывают недостаток питательных веществ, или же когда в среде в большом количестве накапливаются продукты обмена веществ бактерий. Споры могут длительное время (десятки, сотни и даже тысячи лет) существовать в покоящемся состоянии.

Прокариоты лишены хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, центриолей, а также внутриклеточного движения и процессов митоза и мейоза.

Царство архебактерии – *Archaeobacteria*. Представители данного царства отличаются друг от друга по типу обмена веществ, физиологическим и экологическим особенностям. Среди них есть хемоавтотрофы и хемогетеротрофы, гетеротрофы, анаэробы и аэробы. При этом, архебактерии имеют много общих признаков, свойственных только им, среди которых наличие однослойных липидопротеидных мембран и клеточной стенки, не имеющей пептидогликанового состава и содержащей псевдомуреин или только белки и полисахариды. Кроме того, архебактерии не чувствительны к антибиотикам и способны существовать в местообитаниях с экстремальными условиями. Среди архебактерий выделяют три группы: *метанообразующие бактерии, галобактерии и термоацидофильные бактерии*.

Метанообразующие бактерии. Среди бактерий, образующих метан, встречаются практически все формы (кокки, палочки, спириллы, сарцины, нити). Существуют мезофильные и термофильные виды. Метанообразующие бактерии – строгие анаэробы. Они представлены автотрофами и гетеротрофами, мезофилами и термофилами, есть галофильные виды. Метан образуется при анаэробном разложении органических веществ. Его запасы весьма значительны. К экосистемам, в которых образуется метан, относятся большие территории, занятые тундрой и болотами (отсюда другое название метана – болотный газ); также рисовые поля, осадки на дне прудов и озер, лиманы, отстойники очистных сооружений, желудки (рубцы) жвачных животных. В анаэробных условиях органические вещества сначала через ряд промежуточных этапов сбрасываются до уксусной кислоты, CO_2 и H_2 , затем эти продукты метаболизма первичных и вторичных деструкторов используются метанообразующими (метаногенными) бактериями. Происходит превращение CO_2 и H_2 в метан, и ацетата в метан и CO_2 .

К метанообразующим бактериям относятся роды *Methanobacterium*, *Methanococcus*, *Methanosarcina*, *Methanospirillum* и др. [26].

Галобактерии. Это аэробы и гетеротрофы. Их находят в условиях сильного засоления: солончаках, солеварнях (где добывают морскую соль), а также в морских отложениях. Галобактерии лучше всего растут с оптимумом концентрации NaCl в среде 20-25%. Такая приспособленность к существованию в столь экстремальных условиях связана с тем, что концентрация соли внутри клеток галобактерий так же высока, как и в окружающей среде. Во время массового размножения галобактерий, содержащих каротиноиды, вода кажется ярко-красной.

Галобактерии способны использовать в своем метаболизме и энергию света, которая является дополнением к энергии, полученной путем аэробного окисления субстрата. Некоторые галобактерии могут расти, получая энергию только в результате фотосинтеза с участием бактериородопсина – пигмента, сходного с родопсином (содержится в зрительных клетках животных). Экстремально галофильные формы содержат роды *Halobacterium* и *Halococcus*.

Термоацидофильные бактерии. Среди них есть и автотрофы и гетеротрофы, ацидофильные и нейтрофильные, аэробные и анаэробные представители. Для термоацидофильных бактерий местом обитания могут служить кислые горячие источники, где эти бактерии окисляют соединения серы до сульфата, самонагревающиеся терриконы угольных шахт, горячие источники на склонах вулканов и на дне морей. В гидротермальных источниках архебактерии выступают в роли продуцентов органических веществ, потребляемых животной частью сообществ. Термоацидофильные бактерии входят, например, в состав родов *Sulfolobus* и *Thermoplasma*.

Царство настоящие бактерии (эубактерии) – Bacteria (Eubacteria). Настоящие бактерии микроскопически малы и имеют следующие характерные особенности: двухслойные липопроteidные мембраны; в качестве основного структурного компонента клеточной стенки - гликопептид муреин; капсулу, окружающую клеточную стенку (состоит из полисахаридной слизи); разного рода жгутики и разного типа фимбрии; запасные вещества - крахмал, гликоген, волютин (вещество, включающее остатки фосфорной кислоты); большие кольцевые ДНК и плазмиды (небольшие кольцевые ДН); способность образовывать эндоспores; по форме среди бактерий выделяют несколько морфологических групп (шаровидные, палочковидные, извитые); для получения энергии используют различные органические и неорганические вещества и солнечную энергию; среди них есть автотрофы и гетеротрофы (большинство бактерий); по отношению к кислороду бактерии делятся на: аэробы (существуют только в кислородной среде), анаэробы (отсутствие кислорода - обязательное условие существования) и факультативные анаэробы (живут как в бескислородной, так и в кислород-содержащей средах); в отношении местообитаний многие из бактерий – космополиты.

Цианобактерии (Cyanobacteria) – самая обширная, наиболее богатая формами и самая распространенная группа фотосинтезирующих прокариот (существует около 2000 видов). Они также известны под названием сине-зеленых водорослей (благодаря содержанию хлорофилла и способности осуществлять фотосинтез с выделением кислорода). Цианобактерии включают одноклеточные и многоклеточные формы (рис. 93).

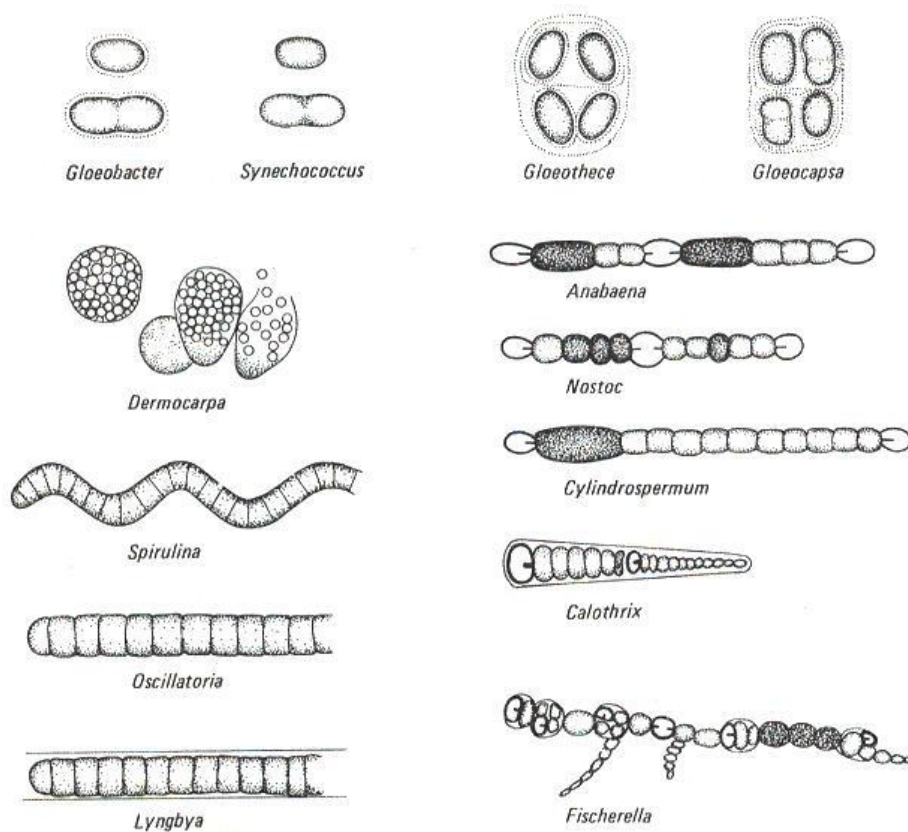


Рисунок 93 - Схематическое изображение некоторых цианобактерий

Распространены цианобактерии в различных водоемах, в почве и на рисовых полях. Их протопласт окружен клеточной стенкой, в которой поверх пептидогликанового слоя имеются «наружная мембрана» и липополисахаридный слой. Фотосинтетический аппарат представлен тилакоидами, которые либо расположены параллельно плазматической мембране, либо сильно извиты и помещаются в периферических участках цитоплазмы.

У цианобактерий имеются сильно дифференцированные клетки, которым нет аналогов ни в одной другой группе бактерий: гетероцисты – имеют толстые клеточные стенки, слабую пигментацию и полярные гранулы, являющиеся местом фиксации азота (N_2) в аэробных условиях; акинеты – покоящиеся клетки, выделяющиеся размерами, сильной пигментацией и толстой клеточной стенкой; гормогонии – короткие отрезки, служащие для размножения; бaeоциты («мелкие клетки») – репродуктивные клетки, образующиеся при бинарном делении материнской клетки (из одной материнской клетки получается от 4 до 1000 бaeоцитов).

Благодаря способности расти в экстремальных условиях и фиксировать молекулярный азот, цианобактерии приобрели большое значение в природе. Эти организмы первыми заселяют места, бедные питательными веществами. Невооруженным глазом их можно увидеть в виде темно-синей или черной пленки на скалах, в зоне прибоя, по берегам пресноводных озер и на морской литорали. Цианобактерии не боятся экстремальных условий. Так, некоторые из

них (например, одноклеточные цианобактерии – *Synechococcus lividus*) настолько устойчивы к действию кислот и термофильны, что способны расти в кислых горячих источниках (рН 4,0; t=70⁰С).

В озерах часто бывают вспышки массового размножения цианобактерий. Данный процесс получил название «цветение воды». При этом водоемы перенасыщаются продуктами жизнедеятельности цианобактерий и лишаются запасов кислорода, что отрицательно сказывается на жизни остальных обитателей.

Цианобактерии успешно используются человеком. Пример тому – разводимые человеком на рисовых полях цианобактерии рода *Anabaena*. Эти организмы обитают в полостях листьев тропического водного папоротника (*Azolla*) и обогащают почву соединениями азота. Кроме того, во многих странах цианобактерии выращивают для получения белковой добавки к пище человека и животных.

Подцарство аноксифотобактерии – *Anoxyphotobacteria*. В отличие от цианобактерий аноксифотобактерии не способны выделять кислород в процессе фотосинтеза. Пигменты, бактериохлорофиллы и каротиноиды, локализованы в мембранах, вогнутых (инвагинированных) внутрь клетки. К этому подцарству относятся пурпурные бактерии и хлоробактерии. Обитают в анаэробных условиях пресноводных и соленых водоемов.

Подцарство скотобактерии – *Scotobacteria*. Объединяет разнообразные группы хемо- и автотрофных грамотрицательных прокариот. По отношению к кислороду аэробные, анаэробные и факультативно-анаэробные микроорганизмы. Имеют существенное значение в плодородии почв, так как участвуют в разложении растительных остатков (минерализации), круговороте элементов в природе, обогащении почвы биологически активными соединениями. Так, бактерии семейства *Pseudomonadiaceae* рода *Pseudomonas* могут восстанавливать нитраты; семейства *Azotobacteriaceae* рода *Azotobacter* фиксируют молекулярный азот; семейства *Rhizobiaceae* рода *Rhizobium* образуют клубеньки на корнях бобовых растений, вступая с ними в симбиоз и фиксируя молекулярный азот; семейства *Nitrobacteriaceae* включает бактерии, проводящие процессы нитрификации (окисления аммиака и нитритов) и сульфификации (окисления серы и её восстановленных соединений); бактерии семейства *Cytophagaceae* рода *Cytophaga* проводят аэробное разложение целлюлозы и т. д.

Микоплазмы – *Tenericutobacteria* объединяет микроорганизмы, не имеющие ригидной клеточной стенки, не синтезирующие пептидогликан. По Граму микоплазмы не окрашиваются, но некоторые способны удерживать краситель, что позволяет условно отнести их к грамположительным организмам. Клетки микоплазм окружены трехслойной цитоплазматической мембраной, имеют сферическую или овальную форму, некоторые представлены тонкими нитями. Клетки микоплазм очень мелкие, подобно вирусам способны проходить через бактериологические фильтры. Факультативные анаэробы. Широко распространены в природе (встречаются в

почве, сточных водах и т. д.), сапротрофы и паразиты, а также возбудители различных заболеваний человека, животных и растений.

Контрольные вопросы:

1 Дайте определение таксону. Назовите основные таксоны для царства растений.

2 Кто впервые применил двойную номенклатуру для классификации живых организмов?

3 По каким основным признакам происходит разделение растений на высшие и низшие организмы?

4 Назовите особенности строения прокариотической клетки.

5 Какие формы существования бактерий и сине-зеленых водорослей вы можете назвать?

6 Какова роль бактерий и прокариотических водорослей в природе и жизни человека?

5.2 Водоросли. Общая характеристика. Строение клеток, размножение, распространение, значение в природе и в жизни человека

Водоросли - древнейшие фотосинтезирующие организмы на Земле, создавшие ее кислородную атмосферу [19]. Водоросли, в основном, обитают в водной среде. Известно около 30 тыс. видов водорослей. Большинство из них свободно живут в толще воды (фитопланктон), некоторые прикрепляются ко дну водоемов или подводным предметам, или просто лежат на дне (фитобентос). Часть водорослей живет на почве, в почве или на стволах деревьев.

Водоросли бывают одноклеточными, колониальными или многоклеточными, размером от нескольких микрометров до 60-100 м с очень большим разнообразием форм тела.

Тело водорослей -таллом (слоевище), не дифференцировано на органы и ткани, может быть очень примитивно устроено или сложно расчленено. Ризоиды служат для прикрепления к грунту и лишь у некоторых паразитных форм поглощают питательные вещества. Форма, размер и строение клеток водорослей разнообразны, но все они имеют плотную целлюлозную или пектиновую стенку. Последняя может быть всегда покрыта слизью или покрывается ею в определенные периоды жизни.

У большинства водорослей протопласт состоит из цитоплазмы, одного или нескольких ядер и пластид, называемых хроматофорами, имеющими форму лент, зернышек или пластинок и содержащими пигменты разнообразной окраски. У некоторых водорослей в хроматофорах имеются бесцветные округлые тельца пиреноиды, около которых сосредоточивается крахмал.

Размножение у водорослей разнообразное: вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение осуществляется почкованием, делением клетки надвое, обрывками нитей (у многоклеточных нитчатых), распадением колоний и «клубеньками» (харовые водоросли).

Бесполое осуществляется спорами: подвижными (зооспорами) или неподвижными (апланоспорами). Споры одноклеточные, образуются в специальных органах – спорангиях или внутри вегетативных клеток.

Половое размножение, осуществляется гаметами, которые образуются в специальных одноклеточных органах полового размножения: оогониях (женские гаметангии) и антеридиях (мужские гаметангии). Сущность полового размножения заключается в слиянии гамет и образовании зиготы. После периода покоя зигота прорастает, образуя зооспоры или новое растение. В цикле развития водорослей соотношение диплоидной и гаплоидной фаз различно. Если мейоз происходит при прорастании зиготы, то водоросль гаплоидна в течение всей жизни, а диплоидная фаза представлена зиготой. У некоторых редуцированное деление происходит в гаметангиях перед образованием гамет, тогда в их жизненном цикле преобладает диплоидная фаза, а гаплоидная представлена только гаметами. Такую смену гаплоидного и диплоидного поколений называют сменой ядерных фаз.

Формы полового процесса разнообразны:

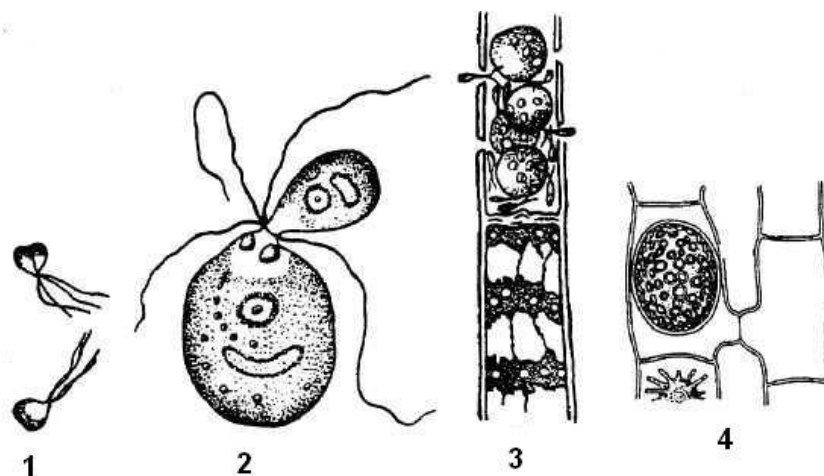
изогамия - слияние морфологически одинаковых подвижных гамет;

гетерогамия - слияние половых клеток, которые различаются по размеру и (или) подвижности (поведению);

оогамия- слияние резко отличающихся по форме, величине и поведению гамет; женская гамета – крупная, неподвижная яйцеклетка, мужская гамета - мелкая, обычно подвижная - сперматозоид;

конъюгация- слияние содержимого двух вегетативных клеток, физиологически выполняющих функции гамет (рис. 94).

Крупные водоросли используются в пищу, как корм для сельскохозяйственных животных, в медицине служат сырьем для получения агара, альгинатов, йода. Некоторые представители используются в процессе биологической очистки сточных вод, как биоиндикаторы загрязнения водоемов.



1 – изогамия, 2 – гетерогамия, 3 – оогамия, 4 – конъюгация

Рисунок 94 - Формы полового процесса у водорослей

В зависимости от биохимических особенностей (набор пигментов, состав клеточной стенки, тип запасных веществ) различают следующие отделы водорослей: Красные (Багрянки), Диатомовые, Бурые, Зеленые.

Отдел Красные водоросли (багрянки) – *Rhodophycota*. Насчитывает около 3800 видов. Это преимущественно обитатели морей, незначительная часть встречается в пресных водоемах и в почве. Среди багрянок есть неподвижные одноклеточные водоросли, нитчатые и пластинчатые. Размеры от нескольких сантиметров до 1-2 м (порфира). Таллом красных водорослей сильно расчленен и имеет вид разветвленных многоклеточных нитей, прикрепленных к субстрату с помощью ризоидов (рис. 95).

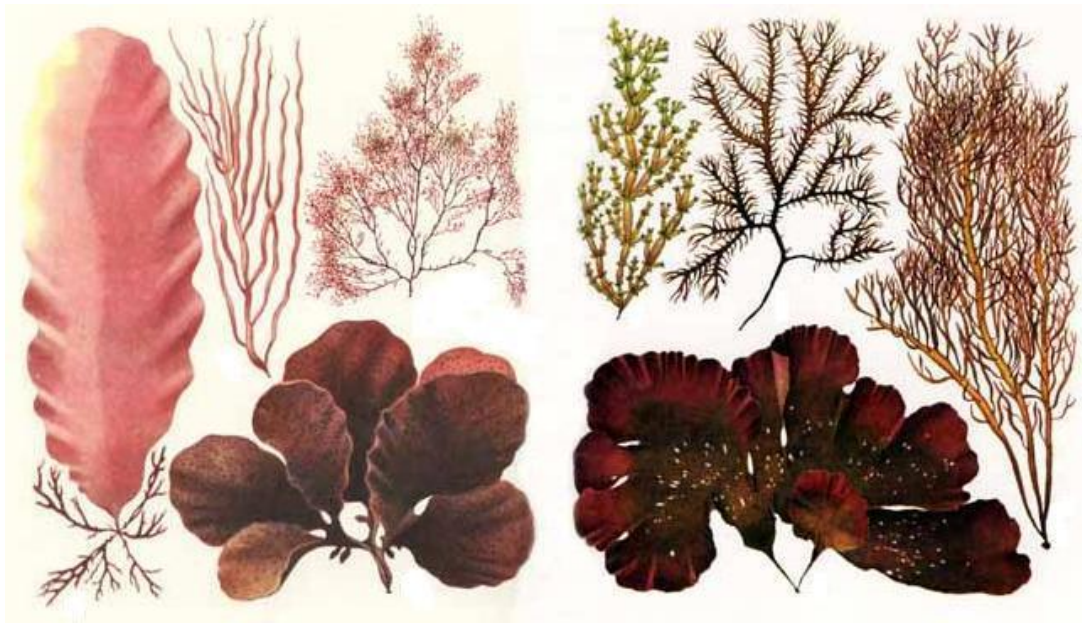


Рисунок 95 - Красные водоросли

Хроматофоры в виде зерен или пластинок содержат пигменты: красный (фикоэритрин), синий (фикоциан), зеленый (хлорофилл).

Фикоэритрин преобладает у глубоководных водорослей. Он маскирует другие пигменты и придает ярко-красный цвет. Мелководные формы имеют голубоватую окраску, так как у них преобладают фикоцианины.

Продуктом фотосинтеза является полисахарид – багрянковый крахмал, откладывающийся в цитоплазме. Клеточные стенки, кроме целлюлозы, пропитаны большим количеством пектиновых веществ, которые сильно ослизняются и набухают, образуя мягкий или хрящеватый общий каркас, в который как бы погружены протопласты клеток. У некоторых багрянок стенки пропитаны углекислым кальцием и магнием.

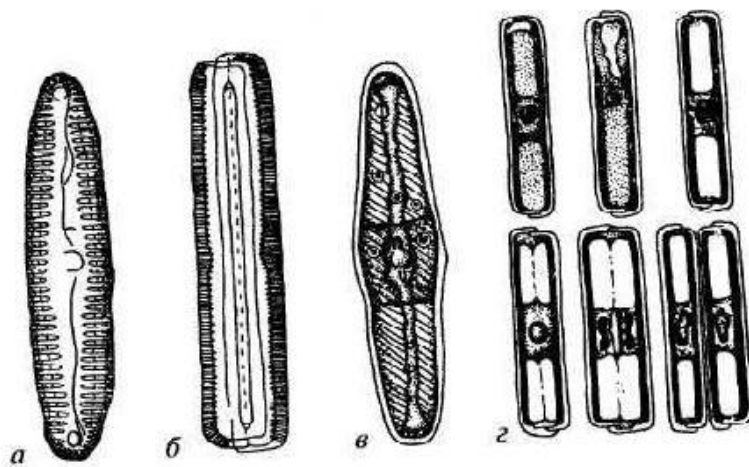
Размножаются красные водоросли бесполом и половым путем. Подвижные (жгутиковые) стадии при размножении полностью отсутствуют. При бесполом размножении образуются спорангии, содержащие 1-4 пассивные споры. Половой процесс oogамный. Женский половой орган - карпогон имеет брюшко (расширенная базальная часть), в котором находится яйцеклетка и отросток – трихогину. Мужской половой орган антеридий – это мелкая

бесцветная клетка, которая несет гаплоидные половые клетки – спермации. Последние, не имея жгутиков, пассивно переносятся токами воды и прилипают к трихогине. В месте контакта наблюдается растворение стенок спермация и трихогины, проникновение ядра спермация в брюшную полость карпогона и слияние с женским ядром. После оплодотворения образуется зигота, а затем диплоидные карпоспоры. Из карпоспор развивается диплоидный таллом, на котором в результате редукционного деления образуются гаплоидные тетраспоры. На гаплоидном талломе, развивающемся из тетраспор, вновь образуются половые органы, и цикл повторяется.

Таким образом, жизненный цикл красных водорослей сложен и необычен. В нем чередуются: гаплоидный гаметофит, диплоидный полупаразитический карпоспорофит, сидящий на гаметофите, и диплоидный тетраспорифит, живущий самостоятельно. Спорофиты и гаметофиты имеют сходное или отличное друг от друга строение.

Багрянки-лучшие агароносы (анфельция – *Ahnfeltia*); имеющие сильно ослизняющиеся пектиново-целлюлозные стенки. Порфиру (*Porphyra*) используют в пищу (в Японии развито ее промышленное культивирование). В некоторых странах багрянки используют на корм сельскохозяйственным животным.

Отдел Диатомовые водоросли – *Diatomophycota* насчитывает более 10000 видов, распространенных в планктоне морей, океанов и пресных водах, в верхних слоях почвы, в горячих источниках, на снегу. Это одноклеточные и колониальные организмы. Протопласт клеток дифференцирован на цитоплазму, ядро, вакуоли. Запасной продукт углеводной природы – хризоламинарин. Хроматофоры крупные, пластинчатые или зернистые, желтовато-бурые, содержат хлорофиллы, фукоксантин и другие ксантофиллы (диатомовые относятся к группе буроокрашенных водорослей). Вместо клеточной стенки образуется тонкий двустворчатый панцирь, состоящий из кремнезема. Большая створка (эпитека) надета на меньшую створку (гипотека), как крышка на коробку. Под панцирем находится пектиновая стенка (рис. 95).



а - вид панциря со створки, б – вид панциря с пояска, в – вид водоросли со створки, г – последовательные стадии деления клетки

Рисунок 95 – Внешний вид диатомовой водоросли *Pinnularia*

По форме клеток все диатомеи делятся на две группы: центрические (радиально-симметричные) – преимущественно планктонные водоросли морей и океанов и пеннатные (двусторонне-симметричные) – чаще пресноводные бентосные и напочвенные водоросли.

Размножаются диатомовые продольным, чаще всего вегетативным делением клеток надвое с последующим достраиванием одной створки кремниевого панциря - гипотеки. Половой процесс – изогамия и оогамия.

Диатомовые водоросли живут в диплоидном состоянии (т.е. ядра содержат двойной набор хромосом), и только их гаметы гаплоидны.

Роль диатомовых водорослей в природе велика: они служат основным кормом для значительного количества водных организмов (обладают высокой питательной ценностью); принимают первостепенное участие в осадконакоплении (огромное количество панцирей мертвых диатомей образуют на дне водоемов диатомовые илы).

Отдел Бурые водоросли – *Fucophycota* содержит около 1500 видов, преимущественно растущих во всех морях. Размер этих водорослей от нескольких миллиметров до 20-100 м. Таллом имеет вид либо ветвистых одноядерных и многоядерных нитей, либо у него сложное строение (он как бы расчленен на стеблевидную и листовидную части и имеет зачатки примитивной ткани – ассимиляционную, запасную, механическую и проводящую) (рис. 96). Основными пигментами бурых водорослей являются: хлорофиллы *a* и *c*, каротин, ксантофилл. Последний пигмент придает водорослям характерную бурую окраску. Клеточные стенки состоят из двух слоев: наружного ослизняющегося, содержащего альгиновую кислоту, и внутреннего, образованного разновидностью целлюлозы – альгулезой. В клетках имеется одно крупное ядро, крупные вакуоли с клеточным соком и мелкие вакуоли, содержащие дубильные вещества, хроматофоры в виде дисков или зерен. Запасные вещества – ламинарин, маннит и, в небольшом количестве, жиры. Размножение бурых водорослей: вегетативное (частями талломов), бесполое (зооспорами) и половое (изогамия, гетерогамия и оогамия).



Рисунок 96 - Бурые водоросли

Наиболее известным родом бурых водорослей является ламинария (*Laminaria*). Представители данного рода (ламинария сахарная – *Laminaria saccharina*, ламинария пальчатая - *L. digitata*, ламинария японская - *L. japonica*) образуют целые плантации в северных и дальневосточных морях (в местах с постоянным движением воды, у открытых берегов). Они также известны под названием «морская капуста». Таллом их расчленен на ризоиды, «стеблевую» и «листовую» части. Внутреннее строение таллома довольно сложно, заметна дифференциация на примитивные ткани. Таллом многолетний, пластина сменяется ежегодно.

Описанный таллом – это диплоидный спорофит. На поверхности листовой пластины спорофита группами образуются одногнездные зооспорангии, в них - многочисленные зооспоры. Зооспоры гаплоидны и физиологически неравнозначны. Прорастая, зооспоры дают микроскопического размера гаметофиты - заростки в виде ветвящихся нитей, состоящих из небольшого числа клеток. На заростках образуются органы полового размножения: женские (оогонии) и мужские (антеридии). Антеридии многоклеточные (признак более высокой организации). В гаметангиях формируются по одной гамете (яйцеклетке и сперматозоиду соответственно). После оплодотворения из зиготы без периода покоя вырастает новый диплоидный спорофит.

Ламинарии используют: в качестве пищевых продуктов (диетическая пища, богатая йодом); для получения лекарственных препаратов (содержат йод

и полисахариды, концентрация йода составляет не менее 0,1 %); для получения полисахарида альгина (применяют в качестве желеобразующих веществ в кондитерской промышленности, при изготовлении лаков, красок); на корм сельскохозяйственным животным; в качестве удобрения.

Отдел Зеленые водоросли – *Chlorophycota* самый большой отдел, который насчитывает до 20 тыс. видов. Обитают преимущественно в пресных водах и в морях, некоторые на снеге, стволах деревьев и в почве. У зеленых водорослей представлены все типы организации таллома: от одноклеточного до пластинчатого (рис. 97).



Рисунок 97 - Зеленые водоросли

Зеленые водоросли содержат пигменты - хлорофиллы «а» и «в», каротины и ксантофиллы (два последних пигмента не маскируют хлорофилл, и поэтому водоросли имеют зеленую окраску). Запасным продуктом является крахмал, который откладывается в хроматофоре вокруг пиреноида. Хроматофоры разнообразной формы: чашевидные (хламидомонада, хлорелла), лентовидные (спирогира). В строении хроматофоров зеленых водорослей находится светочувствительный глазок – стигма. Клеточные стенки обычно содержат целлюлозу и пектины. Эндоплазматическая сеть более развита, чем у остальных водорослей. Представлены все типы размножения и все виды полового процесса.

Род Хламидомонада (*Chlamydomonas*) из класса Вольвоксовые - включает около 500 наиболее примитивных видов отдела зеленых водорослей. Сюда относятся одноклеточные, округлые или грушевидные, двужгутиковые, имеющие ядро, цитоплазму, хроматофор с пиреноидом; две пульсирующие

вакуоли, красный глазок, ориентирующий ее движение под действием света; стенку, состоящую из пектиновых веществ и гемицеллюлозы. Способны к фотосинтезу, но могут потреблять готовые органические вещества. Чаще всего встречаются в загрязненной воде (лужи, канавы). Размножается вегетативно, бесполом и половым путем. Бесполое размножение осуществляется делением материнской клетки на 2, 4, 8 частей, из которых формируются зооспоры, превращающиеся затем в маленькие вегетативные особи. При половом размножении образуются гаметы, при их слиянии образуется зигота, которая зимует, а весной делится и образует молодые особи.

Хлорелла (*Chlorella*) из класса Хлорококковые - очень широко распространенная водоросль, которая встречается в планктоне и бентосе различных водоемов, во влажной почве, на коре деревьев и является обычным симбионтом лишайников. Хлорелла - это одноклеточная водоросль шаровидной формы, лишенная подвижности (пассивно переносятся токами воды). В ее протопласте находится колоколообразный хроматофор с впадиной, содержащей ядро. Размножение только бесполое, с образованием четырех или восьми неподвижных спор.

Род Улотрикс (*Ulothrix*) из класса Улотриксые включает 25 видов, предпочитающих пресные и солоноватые, чистые водоемы. Улотрикс - зеленая многоклеточная нитчатая водоросль. Нить неветвящаяся, длиной до 10 см. Самая нижняя клетка нити вытянута в длинный бесцветный ризоид (подошва), которым водоросль прикрепляется к субстрату. Остальные клетки одинаковы, каждая имеет один хроматофор с пиреноидами, ядро, тонкую, иногда ослизненную, целлюлозную стенку. Бесполое размножение осуществляется делением клеток на 2 или 4 четырехжгутиковые зооспоры, которые выходят в воду, прикрепляются к подводным предметам, делятся и образуют нить водоросли. При половом размножении (изогамия) образуются мелкие подвижные гаметы, которые выходят в воду и попарно сливаются. Образовавшаяся зигота покрывается плотной оболочкой, при благоприятных условиях она делится на 4 безжгутиковые споры, которые, прикрепляясь к подводным предметам, делятся, образуя нить водоросли.

Ульва (*Ulva*) из класса Улотриксые широко распространена по побережью южных и северных морей. Ее таллом многоклеточный, пластинчатый; пластинки из двух слоев клеток. У основания пластинка сужается в короткий черешок с подошвой, которой она прикрепляется к твердому субстрату. Пластинка ульвы может легко обрываться и продолжать жить в таком состоянии. Специализированных репродуктивных органов нет. Потенциально каждая клетка может стать спорангием у диплоидного поколения, либо гаметангием у гаплоидного.

Спирогира (*Spirogyra*) из класса Конъюгаты - многоклеточная неветвящаяся нитчатая водоросль, образующая в прудах основную массу тины ярко-зеленого цвета. В клетках содержится одно ядро, в центре вакуоль, в пристенном слое цитоплазмы лентовидные, спирально скрученные хроматофоры, по средней линии которых расположены пиреноиды, окруженные зернышками крахмала. Вегетативное размножение - обрывками

нитей, бесполое размножение - неподвижными апланоспорами, образовавшимися по одной в каждой клетке. Половое размножение – конъюгация: от супротивных клеток двух расположенных рядом нитей вырастают отростки, которые сливаются (содержимое одной клетки переливается в другую), образуя зиготу, после периода покоя содержимое зиготы дважды делится, образуя 4 клетки, 1 из которых прорастает в новую особь.

Каулерпа (*Caulerpa*) из класса Сифоновые - имеет крупный таллом, одетый толстой оболочкой, клеточных перегородок нет; вакуоль и постенная цитоплазма с многочисленными ядрами непрерывны. Внешне сифоновые имеют сходство с листостебельными растениями. Бесполое размножение зооспорами отсутствует, половое происходит по типу изогамии.

Вошерия (*Vaucheria*) из класса Сифоновые. Эта водоросль живет на влажной почве, в быстротекущих и стоячих водоемах. Некоторые виды этого рода предпочитают солоноватую воду. Слоевидная вошерия одноклеточная, многоядерная, в виде тонких зеленых стелющихся нитей. Хлоропласты линзовидной и веретеновидной формы, без пиреноидов. Запасное вещество масло. Размножение обрывками нитей, бесполое – многоядерными многожгутиковыми зооспорами, апланоспорами и цистами. Половой процесс – оогамия.

Хара (*Chara*) из класса Харовые - встречается в пресных и солоноватых водоемах (но сильной солености не переносит). Это крупные, до 50 см и больше, многоклеточные водоросли, предпочитающие чистые, обогащенные солями кальция водоемы. Своим видом хара напоминает высшие растения, в частности хвощи. Так называемый стебель расчленен на так называемые узлы и междоузлия, от узлов отходят «листья» – мутовки коротких боковых ветвей, к субстрату прикрепляются ризоидами. Хроматофоры мелкие, дисковидные. Вегетативное размножение – клубеньками, бесполого размножения нет, половое – оогамия. Половые органы многоклеточные. Род хара включает 40 видов. Представителей харовых иногда выделяют в особый отдел Харовые (рис. 98).



Рисунок 98 - Харовые водоросли

Контрольные вопросы:

- 1 Охарактеризуйте основные отделы водорослей.
- 2 Опишите циклы размножения и смены фаз у бурых, красных и зеленых водорослей.
- 3 Почему отдел диатомовых водорослей представлен только одноклеточными и колониальными формами жизни?
- 4 По каким признакам харовые водоросли были выделены из отдела зеленых в самостоятельную группу?
- 5 Какое значение имеют водоросли для морской экологии и в жизни человека?

5.3. Низшие и высшие грибы. Лишайники. Строение клеток вегетативного и плодового тела, способы размножения

Грибы - одно из самых больших царств организмов. Появились первые представители 450-500 млн. лет назад. Их группы произошли независимо, от разных жгутиковых. Некоторые предположительно произошли от водорослей или амебоидных предков. Существует около 120000 видов грибов, разнообразных по внешнему виду и распространению.

По наличию в обмене веществ мочевины, хитина в клеточной стенке клеток, запасного продукта – гликогена грибы приближаются к животным. А по способу питания путем всасывания (абсорбтивное питание), а не заглатывания пищи, и по неограниченному росту они напоминают растения.

Тело гриба представляет собой мицелий (грибницу), который состоит из разветвленной сети тонких нитей – гиф. У грибов, условно называемых низшими, мицелий неклеточный (не имеет перегородок) и представляет собой одну разветвленную клетку; у остальных - гифы разделены перегородками (септами) на отдельные клетки, образуя многоклеточный мицелий. В септах многоклеточного мицелия имеются отверстия (поры), через которые осуществляется цитоплазматическая связь между клетками. Кроме того, гифы мицелия могут сильно переплетаться, образуя ложную ткань – плектенхиму. У некоторых грибов – паразитов мицелий отсутствует, а тело представляет собой плазмодий.

Клетки имеют клеточную стенку и протопласт. Клеточная стенка у низших грибов состоит из пектиновых веществ, у высших – из углеводов близких к целлюлозе, со значительной примесью хитина (близок к хитину насекомых). В протопласте выделяется цитоплазма (у молодых клеток гомогенна), в которой хорошо различима плазмалемма и тонопласт, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, 1-2 или много мелких ядер. Пластид нет. Запасные вещества – гликоген, жиры, волютин, гранулы белков (в вакуолях), крахмала нет.

Грибы - гетеротрофы(питаются готовыми органическими веществами). По образу жизни их делят на две группы. Первая – сапротрофы (получают органические вещества из органических останков), вторая – паразиты(используют живую субстанциюрастений, животных, человека и др. в качестве источника органических веществ). К первой группе относится большинство грибов. Питание грибов происходит путем осмоса всей поверхностью мицелия, реже при помощи всасывающих ризоидов (плесневые грибы) или присосок – гаусторий у паразитов (ржавчинные, головневые грибы).

Размножаются грибы вегетативным, бесполом и половым путем. Вегетативное размножение грибов происходит: 1) *частями мицелия*; 2) *оидиями* (артроспорами) - образуются в результате распада гиф на отдельные клетки, дающие новый мицелий; 3) *хламидоспорами* (образуются как оидии) - имеют более твердую, часто темноокрашенную оболочку (головневые грибы) и предназначены для перенесения неблагоприятных условий; 4) *почкованием* - на мицелии образуются боковые выросты, которые отчленяются от него.

Бесполое размножение у грибов происходит тремя способами: зооспорами, спорангиоспорами и конидиями. Зооспоры (преимущественно у водных грибов) имеют жгутики, подвижны и образуются в зооспорангиях. Спорангиоспоры – это неподвижные споры, которые развиваются в спорангиях. Конидии характерны для высших грибов (аскомикоты, базидиомикоты, дейтеромикоты) и образуются на особых гифах – конидиеносцах. При этом кончик конидиеносца отделяется перегородкой, округляется и отпадает в виде конидии. Под первой конидией до ее отделения таким же образом формируется следующая и т.д., в результате образуется целая цепочка.

Половое размножение у грибов очень разнообразно и отмечено у всех таксонов, кроме дейтеромикотов (рис. 99). Причем половой процесс состоит из

двух этапов: 1 - слияние цитоплазмы двух клеток (плазмогамия); 2 - слияние ядер (кариогамия), и эти этапы разделены во времени.



Рисунок 99 - Некоторые типы полового процесса у грибов

Типы полового размножения:

гаметогамия – слияние гамет, образующихся в гаметангиях;

гаметангиогамия - слияние содержимого двух многоядерных специализированных половых органов (мужского и женского гаметангиев), которые не дифференцированы на гаметы; в качестве гамет здесь можно рассматривать свободно располагающиеся в гаметангиях ядра; характерен для зигомикотов и аскомикотов;

соматогамия - половых органов не образуется, а сливаются гаплоидные соматические клетки физиологически различных гиф; характерен для базидиомикотов;

хологамия(у грибов с одноклеточным мицелием) - наблюдается слияние двух особей.

Половой процесс у так называемых высших грибов завершается образованием зиготы, ее мейотическим делением и образования полового спороношения.

В систематике грибов еще очень много спорного. До недавнего времени существовало деление грибов на низшие (хитридиомицеты, оомицеты и зигомицеты) и высшие (аскомицеты, базидиомицеты и дейтеромицеты). В настоящее время, к настоящим грибам относят четыре таксона, которые имеют общее происхождение – зигомикоты, аскомикоты, базидиомикоты, дейтеромикоты (несовершенные грибы) и лишайники, слоевища которых образованы мицелием грибов. Оомикоты и Хитридиомикоты отнесены к грибоподобным протоктистам. Перечисленные таксоны обычно считают классами (имеют окончания - мицета, *-mycetes*) или отделами (имеют окончание - микота, *-mycota*).

Отдел Зигомикоты (*Zygomycota*) содержит более 500 видов, ведущих наземный образ жизни, среди которых есть и сапротрофы, и паразиты. Представители этого отдела имеют хорошо развитый нечленистый мицелий (не разделен перегородками и представляют собой одну разветвленную клетку). Бесполое размножение - неподвижными спорами. Половой процесс состоит в слиянии двух, чаще внешне не различимых клеток на концах мицелия (зигогамия). У многих из них сливаться могут лишь клетки, имеющие разные половые знаки, условно обозначаемые + или -, хотя внешне и одинаковые. Это явление названо гетероталлизмом (раздельнополость). Открыто оно было у муковых грибов, а в настоящее время известно у грибов из многих систематических групп.

Один из представителей данного отдела Мукор, или головчатая плесень (*Mucormucedo*) – сапротроф. Развивается на увлажненном хлебе, плодах, овощах, навозе в виде белой пушистой плесени. От мицелия приподнимаются вертикальные спорангиеносцы со спорангиями (вначале булавовидной, а затем шаровидной формы), внутри которых образуются споры. Совокупность спорангиеносцев образует обычно пушок серого или белого цвета с бурыми или черными головками на концах. Споры разносятся по воздуху и в благоприятных условиях образуют новый мицелий.

Половой процесс наблюдается лишь при встрече и соприкосновении двух разнополых гиф. На концах таких гиф образуется по крупной многоядерной клетке, ограниченной перегородкой. В месте соприкосновения разнополых гиф в результате расслизнения стенок клеток происходит слияние цитоплазмы и ядер обеих клеток. Образовавшаяся зигота с многочисленными диплоидными ядрами покрывается толстой бурой шиповатой оболочкой. После длительного периода покоя ядра претерпевают мейоз, и зигота прорастает в зародышевый спорангий, внутри которого образуются споры, дающие разнокачественные гифы (рис. 100).

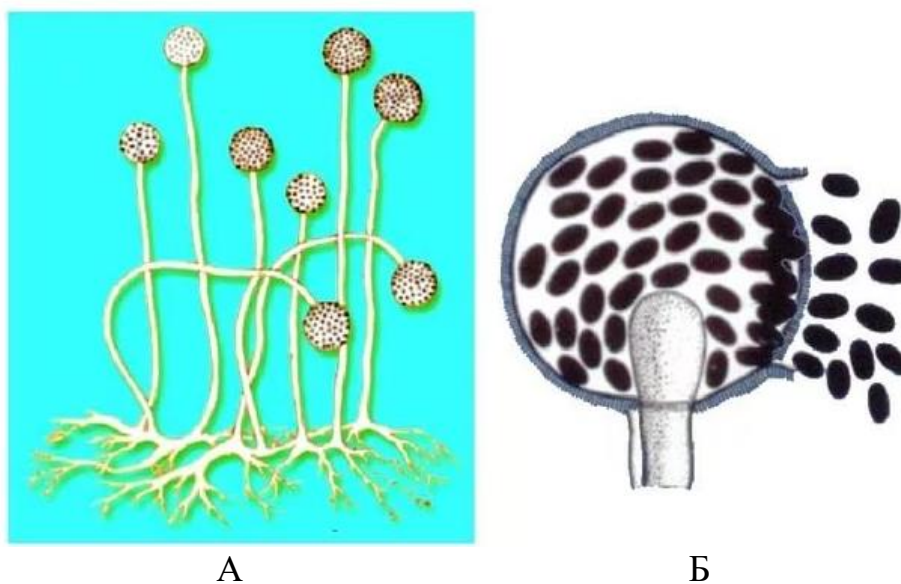


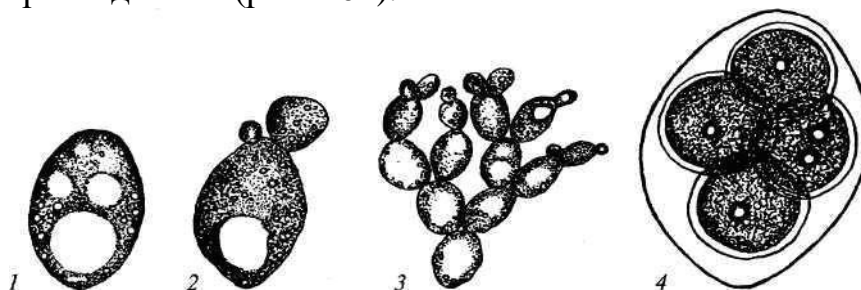
Рисунок 100 - Мукор (*Mucor mucedo*): А – мицелий со спорангиями; Б – спороношение

Отдел Аскомикоты, или сумчатые грибы (*Ascomycota*) включает более 30 тыс. видов. Среди них есть как сапротрофы, так и биотрофы (паразиты и симбионты); одноклеточные организмы (дрожжи) и виды с клеточным, хорошо развитым мицелием, образующим плодовые тела до 10- 20 см (сморчки, строчки, трюфели).

Размножаются сумчатые грибы спорами, которые образуются в асках (сумках). Образованию спор предшествует половой процесс, протекающий в скрытой форме. На гифах мицелия образуются органы полового размножения (архикарпы – женские, антеридии – мужские), содержащие цитоплазму и несколько ядер. Архикарп состоит из нитевидной трихогины и расширенного основания – аскогона, антеридий – одноклеточное образование овальной формы. При соприкосновении этих органов трихогина врастает своим концом в полость антеридия и содержимое антеридия перемещается в аскогон, далее обе цитоплазмы сливаются (плазмогамия), а ядра располагаются попарно, образуя дикарионы. Оплодотворенный аскогон прорастает аскогенными гифами. Конечные клетки последних разрастаются, в них происходит слияние ядер дикариона (кариогамия) с образованием одного диплоидного ядра. Это ядро делится сначала путем мейоза, затем митоза и образуется 8 гаплоидных ядер будущих спор. В результате на конце аскогенных гиф развиваются сумки, содержащие аскоспоры.

Кроме полового процесса, у аскомикотов есть вегетативное размножение (частями мицелия, оидиями, почкованием) и бесполое – с помощью конидий, развивающихся на конидиеносцах. Отдел аскомикоты делится на классы: голосумчатые, плодосумчатые.

Класс Голосумчатые грибы (*Hemiascomycetes*). Сумки развиваются непосредственно на мицелии, плодовых тел нет. Так виды рода *Saccharomyces* (дрожжевые грибы) представляют собой одиночные, одноядерные, сферические или овальные клетки, которые размножаются вегетативно почкованием. Последнему способствует достаточное количество сахара, температура – 25-30°C и аэрация. Только в результате интенсивного размножения возникают цепочки клеток (псевдомицелий), которые в последствие распадаются (рис. 101).



1 – клетка дрожжей, 2 – начало почкования, 3 – почкование (образование псевдомицелия), 4 – сумка со спорами

Рисунок 101 - Хлебные дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*)

При истощении питательной среды у дрожжей можно наблюдать половой процесс. Он состоит в слиянии (копуляции) двух гаплоидных клеток. Впоследствии из зиготы образуется сумка с 4-8 аскоспорами. Рассматриваемый род объединяет как природные виды, так и «культурные» (производственные), существование которых тесно связано со всей историей бродильной промышленности. Большое практическое значение имеют пивные, или хлебные дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*), которые существуют только в виде культурных рас и винные дрожжи (*S. vini*, *S. ellipsoideus*), которые живут на поверхности и в соке различных плодов.

Другие представители данного класса (например виды рода *Taphrina*-тафрина), вызывают поражение стеблей, листьев, цветков, плодов растений, способствуют их разрастанию и деформации.

Класс Плодосумчатые грибы (*Carpocomyces*). У представителей этого класса сумки развиваются в специальныхместилищах – плодовых телах, различных по форме и величине. Существует несколько типов плодовых тел: клейстотеций (замкнутое, шарообразное плодовое тело), перитеций (полузамкнутое, кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине) и апотеций (открытое, чашевидное плодовое тело).

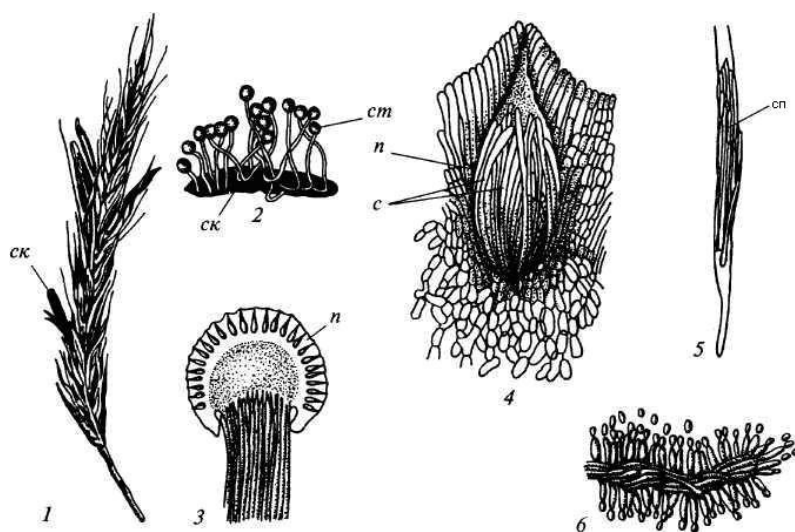
Представитель данного класса - Спорынья (*Claviceps*) паразитирует на злаках (рожь), осоках. Имеет плодовое тело перитеций. В конце лета в колосьях ржи вместо зерновок образуются черно-фиолетовые рожки (склероции), которые состоят из плотного переплетения гиф.

Цикл развития спорыньи включает три стадии: склероциальную, сумчатую и конидиальную. Стадия I - образование склероция (покоящейся стадии гриба). При сильном поражении ржи на отдельных колосьях может быть до 3-4 склероциев. Далее при уборке хлеба склероции могут самопроизвольно опадать на землю (они хорошо переносят морозы и на следующий год после всходов ржи начинают прорастать), или при обмолоте попадать в товарное или семенное зерно.

Стадия II - на прорастающей склероции появляются красные или темно-розовые булавовидные плодовые тела, состоящие из тонких ножек и шаровидных головок, усаженных многочисленными мелкими коническими выступами ("бородавочками"). Эта стадия – строма. Бородавочки на головке являются выходами перитециев - яйцевидных полостей, образующихся в периферической части головки. В перитециях вырастают многочисленные булавовидной формы сумки, в каждой из которых развивается по 8 нитевидных аскоспор. К моменту цветения ржи плодовые тела гриба полностью созревают; при этом из слизисто разбухающих перитециев выдавливаются сумки, которые лопаются; при этом из них выбрасываются аскоспоры и воздухом разносятся по цветущей ржи.

Стадия III начинается с попадания аскоспор на перистые рыльца цветков ржи и их прорастания. Из сплетения гиф на завязи цветка образуется грибница, по мере развития которой начинается бесполое размножение гриба. Заключается оно в отшнуровывании с концов гиф многочисленных мелких

эллиптических конидиоспор. Одновременно грибницей вырабатывается клейкая жидкость, содержащая сахаристые вещества, называемая "медвяной росой". Капли последней стекают по пораженному колосу, унося с собой конидиоспоры. Сладкая жидкость привлекает насекомых, которые, перелетая на другие колосья, разносят конидиоспоры, способствуя, тем самым, новому (повторному) заражению ржи. Конидиоспоры, попав на здоровые цветки ржи, также прорастают, образуя на завязи грибницу. Постепенно грибницы (образовавшиеся как из аскоспор, так и из конидиоспор), разрастаясь, разрушают завязь, и, в конечном счете, на месте и вместо зерна развивается белое продолговатое крупное грибное тело - молодой склероций. К моменту созревания ржи созревают и склероции; гифы уплотняются, наружный слой склероция при этом пигментируется, окрашиваясь в темно-фиолетовый цвет (рис. 102).



1 – колос ржи со склероциями, 2 – склероций, проросший головчатыми строматами, 3 - разрез стромы с перитециями, 4 – отдельный перитеций в строме с сумками, 5 – сумка с аскоспорами, 6 – конидиальное спороношение, ск – склероции, ст – стромы, п – перитеций, с – сумки, сп – споры

Рисунок 102 – Цикл развития спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*)

Рожки (склероции) спорыньи эрготаминового (эрготоксинового) штамма (*Cornua Secalis cornuti stamm Ergotamini (Ergotoxini)*) содержат алкалоиды индольного ряда, обладающие ядовитыми свойствами и оказывающие сложное влияние на организм человека. В современной медицине алкалоиды спорыньи широко применяются для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний (адреноблокирующая активность), а также в акушерской практике (вызывают сокращение матки).

Плодовое тело - апотеций имеют пецица (*Peziza*), строчок (*Gyromitra*), сморчок (*Morchella*) (рис. 103).

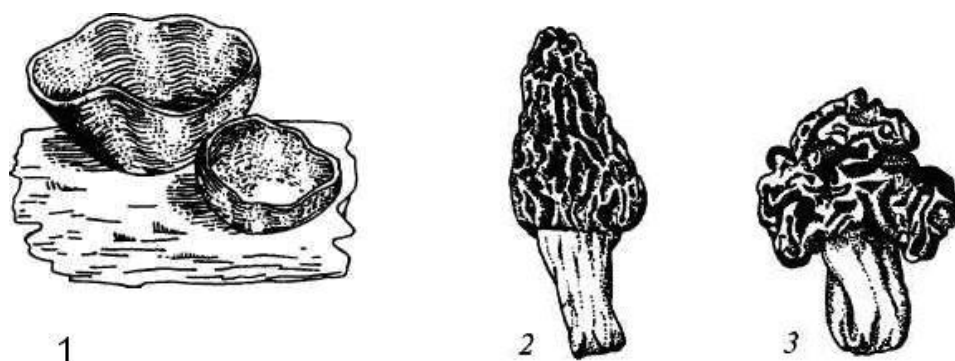
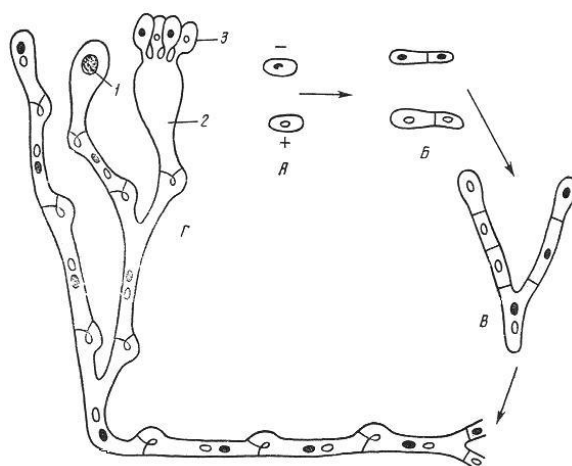


Рисунок 103 - Апотеции пецицевых : 1 – пецица, 2 - сморчок, 3 – строчок

Пецица встречается в лесах, на местах пожарищ, на почве огородов, коровьем навозе. Строчок и сморчок встречаются в лесу рано весной. Плодовое тело состоит из шляпки с морщинистой поверхностью, выстланной гимением (слой асков, разделенных парафизами (бесплодными гифами) и ножки. Строчки содержат ядовитую гельвелловую кислоту (разрушается после длительного кипячения).

Отдел Базидиомикоты, или базидиальные грибы (*Basidiomycota*) насчитывает около 30 тыс. видов. Представители этого отдела имеют многоклеточный (септированный) мицелий. Среди базидиомикот многочисленны сапротрофы и опасные паразиты высших растений. Значительное число видов – микоризообразователи. Конидиальное спороношение у базидиомикот встречается редко. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного (первичного) мицелия.

Органом полового спороношения является особая репродуктивная структура - базидия, на которой образуются базидиоспоры. Гифы, вырастающие из базидиоспор, гетероталличны (берут начало от спор противоположных половых знаков: «+» и «-»), и при их соприкосновении происходит половой процесс (соматогамия). При этом содержимое клетки одной гифы переходит в клетку другой, где происходит слияние цитоплазмы (плазмогамия). Ядра не сливаются, а образуют пары – дикарионы, которые впоследствии одновременно делятся, образуя дикарионный (вторичный) мицелий. На дикарионном мицелии образуются выросты – базидии – куда переходят дикарионы с цитоплазмой. В базидии завершается половой процесс: сливаются ядра дикариона (кариогамия), редукционно (мейозом) делится диплоидное ядро и возникает 4 гаплоидных ядра. В верхней части базидии образуются четыре трубчатых выроста с расширением на конце – стеригмы. В них переходят ядра с цитоплазмой и возникают четыре базидиоспоры: две со знаком «+» и две со знаком «-», впоследствии образующие гетероталлические гаплоидные мицелии (рис. 104).



А – базидиоспоры; Б – гаплоидные гифы; В – соматогамия; Г – формирование базидии: 1 – зигота, 2 – базидия, 3 – базидиоспора

Рисунок 104 - Половой процесс у базидиомикот (*Basidiomycota*)

Базидии с базидиоспорами могут возникать прямо на мицелии, либо на плодовых телах (или внутри них). Плодовые тела различны по форме и консистенции (рыхлые, паутинистые, деревянистые и т.д.). На их верхней или нижней стороне располагается спороносный слой – гимений. Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется гименофором. По типу развития и строению базидии базидиомикоты подразделяются на три класса: холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetes*), фрагмобазидиомицеты (*Phragmobasidiomycetes*), гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetes*).

Класс Холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetes*). Это, в основном, сапрофиты. Базидии одноклеточные и вместе с бесплодными гифами образуют гимениальный слой. Последний развивается на гименофоре (плотная основа плодового тела из сплетенных гиф), который может быть трубчатым и пластинчатым. Трубчатый гименофор имеют представители семейств трутовиковые и болетовые, пластинчатый – грибы из семейств пластинниковые, мухоморовые.

К семейству трутовиковые относятся: домовый гриб (*Serpulala crymans*) - разрушитель древесины; настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*) - паразитирует на березе, буке, имеет многолетнее плодовое тело копытообразной формы; ложный трутовик (*Phellinus igniarius*) - паразитирует на многих лиственных деревьях (ольха, осина, береза, дуб), вызывает образование дупел; трутовик косотрубчатый (чага) (*Inonotus obliquus*) - повсеместно поражает березовые леса, образуя черные растрескивающиеся наросты на березе. Чагу заготавливают для медицинских целей, готовят настойки и экстракты, обладающие противоопухолевым, противовоспалительным и общетонизирующим действием.

У представителей семейств болетовые, агариковые и мухоморовые гименофор расположен на нижней стороне мяскомясистых плодовых тел, имеющих хорошо различимые центральную ножку («пенек») и шляпку.

Виды семейства болетовые имеют плодовые тела разной окраски с трубчатым гименофором. Почти все представители данного семейства вступают в симбиоз с корнями высших растений, образуя экзотрофную микоризу (гриб оплетает корень, оставаясь на его поверхности). Наиболее ценен белый гриб (*Boletus edulis*), он образует микоризу со многими лиственными и хвойными породами. Иногда характерна приуроченность к определенным типам леса и видам древесных растений: подосиновик (*B. aurantiacus*) - в осиновых лесах, подберезовик (*B. scaber*) - в березовых. Кроме того, перечисленные представители относятся к съедобным грибам – их плодовые тела используют в пищу (рис. 105).



Рисунок 105 - Съедобные грибы

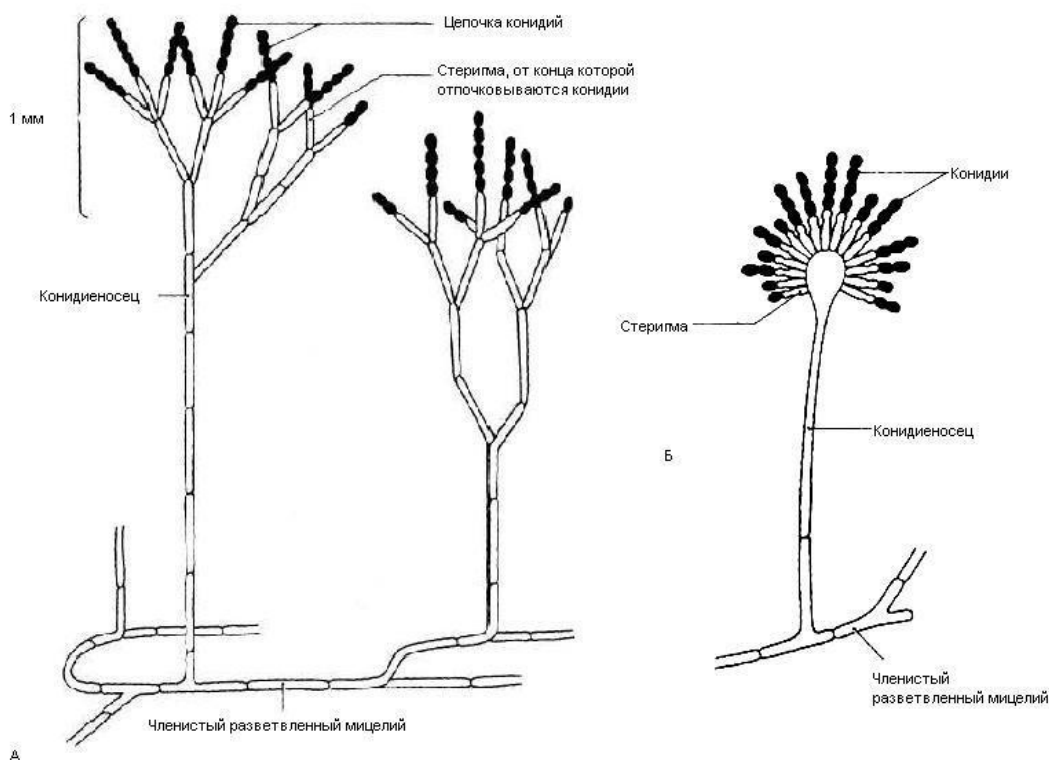
Представители семейств агариковые (шампиньон) и мухоморовые (мухомор вонючий, бледная поганка) имеют пластинчатый гименофор. Большинство видов - сапротрофы, редко паразиты. К семейству мухоморовые принадлежат многие ядовитые грибы.

Класс Фрагмобазидиомицеты (*Phragmobasidiomycetes*). Включает типичные грибы – паразиты, не имеющие плодовых тел. Базидии разделены перегородками на четыре клетки-членика. Наиболее важное значение имеют два подкласса: головневые (*Ustilaginidae*) и ржавчинные (*Uredinidae*). Головневые - паразиты различных травянистых растений, многие из них паразитируют на зерновых культурах. Представители головневых - это узкоспециализированные паразиты, поражающие большинство органов своих растений-хозяев (почки, листья, стебли, плоды, семена, цветки и различные

части соцветий). Реже они развиваются на корнях. Инфицированные части растений выглядят как обугленные или покрытые сажой – отсюда и название болезни «головня». Представители: твердая головня пшеницы (*Tilletia trutica*) и пыльная головня пшеницы (*Ustilago trutica*). Ржавчинные - паразиты различных травянистых и древесных растений. Пораженные листья и молодые стебли приобретают пятна или полосы, обычно, ржаво-бурого цвета (отсюда и название). Эти грибы имеют сложный цикл развития, который может протекать как в одном, так и в нескольких растениях (однохозяйные и разнохозяйные виды).

Класс Гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetes*) в большинстве своем сапротрофы (на гниющей древесине), но встречаются среди них и паразиты (нередко паразитируют на плодовых телах других грибов). Представители данного класса характеризуются наличием сложной многоклеточной базидии и студенистых плодовых тел, которые в дождливую погоду выступают на сухих веточках или отмершей коре деревьев в виде студенистых подушечек разнообразной окраски.

Отдел Дейтеромикоты, или несовершенные грибы (*Deuteromycota*) объединяют около 30 тыс. видов. Имеют развитый многоклеточный мицелий. Размножаются, в основном, бесполым путем с помощью конидий (рис. 106), половой процесс неизвестен (отсюда и название – несовершенные).



А – пеницилл (*Penicillium*), конидиеносец имеет вид микроскопической кисточки; Б – аспергилл (*Aspergillus*), шаровидно вздутый на вершине конидиеносец несет радиально расходящиеся цепочки конидий

Рисунок 106 - Бесполое размножение у двух типичных представителей *Deuteromycota*

Представители данного отдела широко распространены в природе и обитают на различных субстратах. Среди них есть сапротрофы, которые вместе с другими грибами принимают участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе, а также паразиты. Так, представители рода фузариум (*Fusarium*), выделяя фузариотоксин, поражают сеянцы культурных растений и вызывают болезни растений – фузариозы. Заболевание мучнистая роса поражает смородину, крыжовник и вызвана видами мучнисторосяных грибов.

Дейтеромицеты способны выделять высокотоксичные соединения (микотоксины). Виды таких родов, как пеницилл (*Penicillium*) и аспергилл (*Aspergillus*), служат источниками промышленного производства ряда антибиотиков, ферментов и органических кислот.

Отдел лишайники – *Phycomycota (Lichenes)*. Представители отдела чрезвычайно широко распространены в природе. Обитают от пустынь до Арктики и Антарктики. Насчитывают около 25 тыс. видов лишайников.

Лишайники – это симбиотические комплексы организмов, которые образованы грибом (гетеротрофный микобионт) и водорослями или цианобактериями (автотрофный фикобионт). Гриб обеспечивает защиту водорослей от высыхания и действия крайних температур, а также снабжает их водой и минеральными солями. Водоросль снабжает гриб созданными ею органическими веществами.

Вегетативное тело лишайников – слоевище, или таллом. Окраска слоевища обусловлена различными пигментами и специфическими органическими соединениями (лишайниковые кислоты). Последних около 300, и они откладываются на поверхности гиф в виде кристаллов, палочек, зернышек и придают талломам лишайников серую, сизую, зеленоватую, желтую, оранжевую, черную и др. окраску.

Основу вегетативного тела лишайников (плектенхимы) образуют переплетенные членистые гифы лишайниковых грибов. Некоторые гифы имеют толстую оболочку, способную разбухать, впитывая воду. Кроме того, имеются жировые гифы, содержащие капли жира. В составе лишайников около 20 тыс. грибов, преимущественно аскомикот. Причем, грибной компонент (микобионт) каждого вида лишайника специфичен и отличается от микобионта других лишайников.

Фотосинтезирующие организмы в составе лишайников представлены одноклеточными и нитчатыми зелеными водорослями (у большинства), а также цианобактериями. В отличие от микобионта один и тот же вид водоросли может быть фикобионтом нескольких видов лишайников. Всего в лишайниках встречается около 30 видов водорослей.

Лишайниковые грибы неспособны к самостоятельному существованию, тогда как лишайниковые водоросли, выделенные в чистые культуры, могут самостоятельно существовать. По морфологии талломов различают три основные группы лишайников:

Накипные, или корковые – тело в виде корочек или накипи, связанное с субстратом всей поверхностью и практически неотделимое от него. К этой группе принадлежит до 80 % всех лишайников (рис. 107).

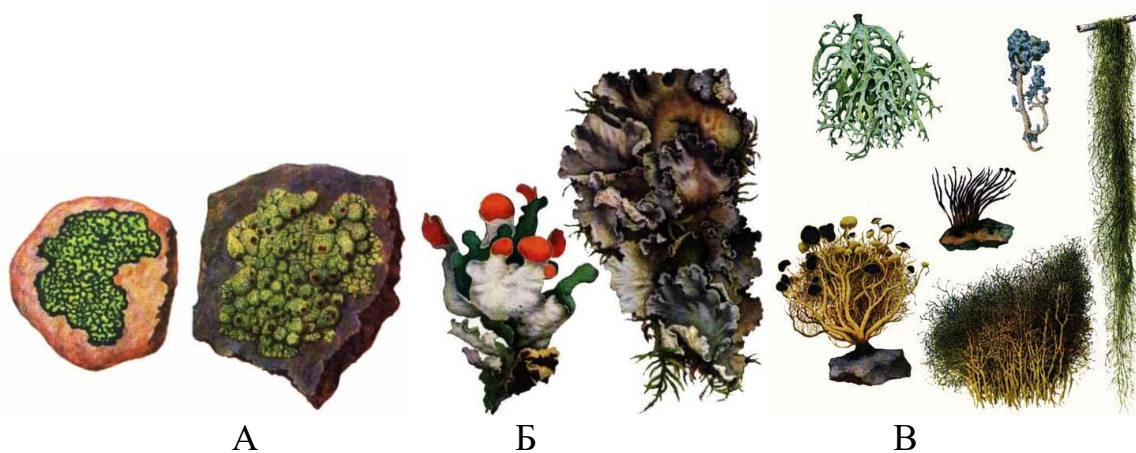


Рисунок 107 - Накипные (А), листовые (Б) и кустистые (В) лишайники

Листоватые – тело в виде листовидных пластинок, прикрепленных к субстрату пучками гиф и легко отделяющихся от него. У слоевища можно отличить верхнюю и нижнюю поверхности. Кустистые – таллом в виде более или менее разветвленного кустика, поднимающегося с земли, или свисающего с ветвей.

По характеру анатомического строения таллома лишайники делят на: гетеромерные и гомеомерные (рис. 108).

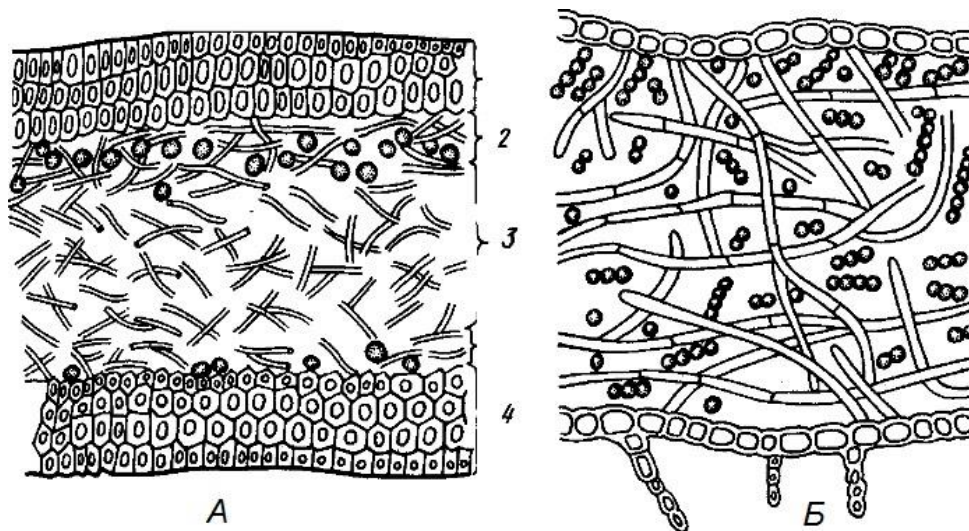


Рисунок 108 - Гетеромерные (А) и гомеомерные лишайники

У гетеромерных лишайников таллом состоит из нескольких слоев. В их слоевище различают верхнюю и нижнюю кору. Последние образованы плотно сплетенными гифами микобионта. От нижней коры отходят ризины (пучки гиф), а под верхней корой размещается гонидиальный (альгальный) слой,

состоящий из массы водорослей, располагающихся между переплетающимися гифами грибов. Глубже находится «сердцевина», которая образована рыхлым сплетением гиф грибов. Данную структуру имеют большинство лишайников. У гомеомерных лишайников водоросли равномерно распределены среди переплетающихся гиф грибов. Такое строение свойственно накипным, небольшой части листовых и кустистых лишайников.

Размножаются лишайники преимущественно вегетативно – обломками слоевища или специальными органами – соредиями и изидиями. Отделение участков слоевища происходит механически (особенно в сухую погоду, когда они становятся хрупкими). Соредии образуются внутри водорослевого слоя и состоят из небольшого числа клеток водоросли и оплетающих их гиф гриба. Через разрыв в верхней коре слоевища соредии выпадают наружу и разносятся ветром, в благоприятных условиях они образуют новый таллом. Изидии также состоят из клеток водоросли и оплетающих их гиф гриба, но образуются в виде выростов на поверхности таллома.

Каждый из компонентов лишайника способен размножаться самостоятельно. Гриб может размножаться спорами, прорастающими в мицелий. Но лишайник образуется лишь в том случае, если гифы гриба встретят на своем пути соответствующую водоросль, которая размножается делением клеток.

Рост лишайников происходит очень медленно. За год их таллом нарастает у разных видов от 1 до 10 мм. Продолжительность жизни таллома у отдельных видов может достигать 100 лет и более. Лишайники первыми поселяются в самых бесплодных местах суши. Отмирая, образуют перегной, на котором могут жить другие растения. По отношению к субстрату и факторам окружающей среды лишайники подразделяют на ряд экологических групп: эпигейные - растут на почве, эпифитные - на живых растениях, эпиксильные - на обработанной или гниющей древесине, эпилитные - на камнях. Основное условие поселения лишайников - длительная неподвижность субстрата.

В лишайниках накапливаются полисахариды, а белков и жиров мало. Некоторые химические вещества лишайников обладают антимикробными свойствами. Кроме того, представители этого отдела используются для получения антибиотиков (кладония, пармелия, эверния и др.), ароматических веществ (некоторые лишайники синтезируют ценное эфирное масло) и фиксаторов запахов (лобария, эверния), а также красителей шерсти.

Лишайники чувствительны к загрязнению воздуха (погибают при высокой концентрации двуокиси серы и других загрязнителей), поэтому используются в качестве биоиндикаторов степени загрязнения окружающей среды.

Контрольные вопросы:

- 1 Охарактеризуйте основные места обитания грибов.
- 2 Какой тип питания характерен для высших и низших грибов?
- 3 Какие признаки грибов характерны для растений, а какие – для животных?
- 4 Как происходит размножение грибов?

5 На основании какого признака была выделена группы несовершенных грибов?

6 Какова роль грибов в окружающей среде?

7 Определите роль грибов в жизни человека.

8 Назовите особенности строения лишайника, как симбиотического организма.

5.4 Высшие растения. Отделы Мохообразные и Плаунообразные. Классификация. Значение в природе и в жизни человека

Царство растений включает не менее 300 тыс. видов (ныне существующих и вымерших), относящихся к 9 отделам – риниофиты (*Rhyniophyta*) и зостерофиллофиты (*Zosterophyllophyta*) (ныне вымершие), моховидные (*Bryophyta*), плауновидные (*Lycopodiophyta*), псилоотовидные (*Psilotophyta*), хвощевидные (*Equisetophyta*), папоротниковидные (*Polypodiophyta*), голосеменные (*Pinophyta*) и покрытосеменные (*Magnoliophyta*). Представители ныне существующих отделов, за исключением моховидных, характеризуются преобладанием в цикле развития бесполого поколения (спорофита), имеющего сосуды и (или) трахеиды. Благодаря последнему обстоятельству эти растения называют сосудистыми.

Растения делят на две группы: споровые и семенные. У споровых растений спорогенез и гаметогенез разобщены во времени и пространстве: спорофиты и гаметофиты являются отдельными физиологически самостоятельными организмами. Единицей размножения являются споры. У семенных растений гаметофиты сильно редуцированы и не являются физиологически самостоятельными организмами. Единицей размножения является семя.

Споровые растения являются первопоселенцами суши, которые дали начало в процессе эволюции семенным растениям. Включают следующие ныне существующие отделы: моховидные (*Bryophyta*), плауновидные (*Lycopodiophyta*), псилоотовидные (*Psilotophyta*), хвощевидные (*Equisetophyta*), папоротниковидные (*Polypodiophyta*).

Споровые растения появились в конце силурийского периода, более 400 млн. лет тому назад. Первые представители споровых были небольших размеров и имели простое строение, но уже у примитивных растений наблюдалась дифференциация на элементарные органы.

Усовершенствованию органов соответствовало усложнение внутреннего строения и онтогенеза. В жизненном цикле происходит чередование полового и бесполого способов размножения и связанное с этим чередование поколений. Бесполое поколение представлено диплоидным спорофитом, половое – гаплоидным гаметофитом.

На спорофите образуются спорангии, внутри которых в результате мейотического деления образуются гаплоидные споры. Это мелкие, одноклеточные образования, лишённые жгутиков. Растения, у которых все споры одинаковые, называются равноспоровыми. У более

высокоорганизованных групп споры двух типов: микроспоры (формируются в микроспорангиях), мегаспоры (формируются в мегаспорангиях). Это разноспоровые растения. При прорастании споры образуется гаметофит.

Полный жизненный цикл (от зиготы до зиготы) состоит из гаметофита (период от споры до зиготы) и спорофита (период от зиготы до образования спор). У плаунов, хвощей и папоротников эти фазы представляют собой как бы отдельные физиологически самостоятельные организмы. У мхов гаметофит является самостоятельной фазой жизненного цикла, а спорофит сведен до его своеобразного органа – спорогона (спорофит живет на гаметофите).

На гаметофите развиваются органы полового размножения: архегонии и антеридии. В архегониях, похожих на колбу, образуются яйцеклетки, а в мешковидных антеридиях – сперматозоиды. У равноспоровых растений гаметофиты обоеполые, у разноспоровых – однополые. Оплодотворение происходит лишь при наличии воды. При слиянии гамет образуется новая клетка – зигота с двойным набором хромосом (2n).

В текущей лекции мы рассмотрим особенности строения и жизнедеятельности мхов и плаунов.

Отдел Моховидные – Bryophyta насчитывает до 27000 видов. Моховидные имеют тело либо в виде слоевища, либо расчленены на стебель и листья. Настоящих корней у них нет, их заменяют ризоиды. Проводящие ткани появляются лишь у высокоразвитых мхов. Частично обособлены ассимиляционная и механическая ткани.

В жизненном цикле доминирует гаметофит. Спорофит самостоятельно не существует, развивается и всегда находится на гаметофите, получая от него воду и питательные вещества. Спорофит представляет собой коробочку, где развивается спорангий, на ножке, связывающей ее с гаметофитом. Размножаются мхи спорами, могут размножаться и вегетативным путем – отдельными участками тела или особыми выводковыми почками.

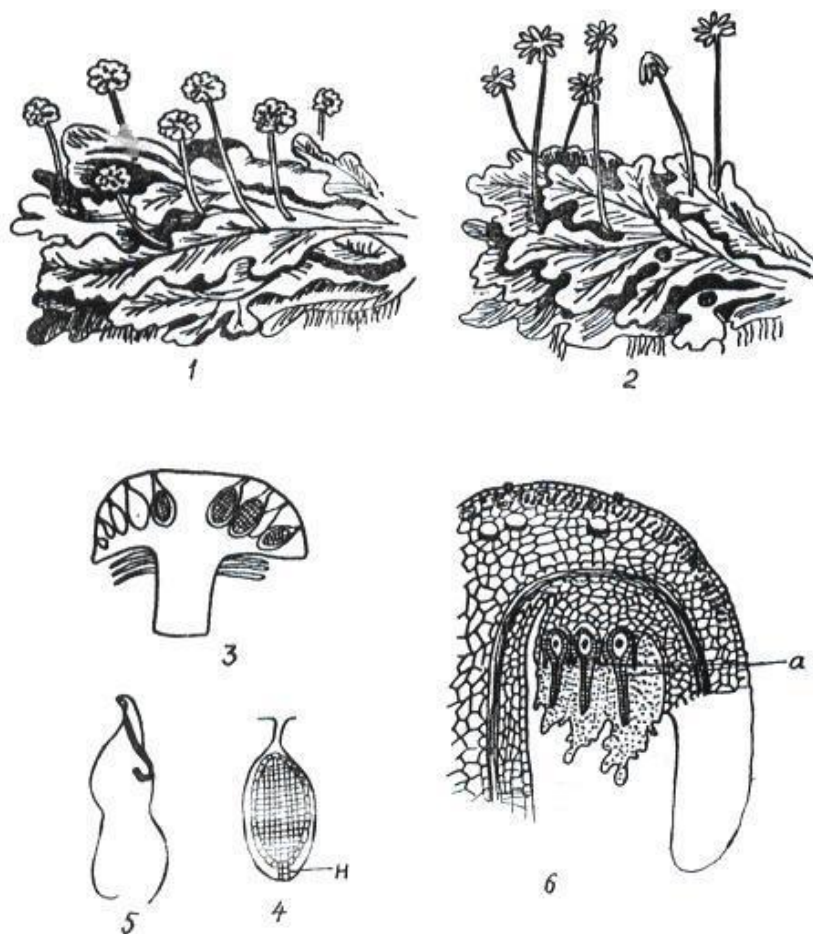
Отдел делится на три **класса**: Антоцеротовые (100 видов, шесть родов талломных растений), Печеночные и Листостебельные мхи.

Класс Печеночные мхи (Hepaticopsida) насчитывает около 8500 видов. Это, в основном, слоевищные мхи, хотя есть виды, имеющие стебель и листья. Широко распространена маршанция обыкновенная (*Marchantia polymorpha*) (рис. 109).

Гаметофит имеет темно-зеленое слоевище (таллом), дихотомически разветвленное на широкие лопастные пластинки с дорсовентральной (спинно-брюшной) симметрией. Сверху и снизу слоевище покрыто эпидермой, внутри имеются ассимиляционная ткань и клетки, выполняющие проводящую и запасную функции. К субстрату слоевище прикрепляется ризоидами. На верхней стороне слоевища в особых «корзиночках» образуются выводковые почки, служащие для вегетативного размножения.

Талломы раздельнополые, органы полового размножения развиваются на особых вертикальных ветвях-подставках. Мужские гаметофиты имеют восьмиллопастные подставки, на верхней стороне которых находятся антеридии. На женских гаметофитах подставки со звездчатыми дисками, на нижней

стороне лучей звездочки расположены (шейкой вниз) архегонии. При наличии воды сперматозоиды перемещаются, попадают в архегоний и сливаются с яйцеклеткой.



1 – таллом с мужскими подставками; 2 – таллом с женскими подставками; 3 – вертикальный разрез через мужскую подставку (в некоторых антеридиальных полостях находятся антеридии); 4 – антеридий в антеридиальной полости (н – ножка антеридия); 5 – двужгутиковый сперматозоид; 6 – вертикальный разрез через женскую подставку (а – архегоний)

Рисунок 109 - Цикл воспроизведения маршанции

После оплодотворения из зиготы развивается спорогон. Он имеет вид шаровидной коробочки на короткой ножке. Внутри коробочки, в результате мейоза, из спорогенной ткани, образуются споры. В благоприятных условиях споры прорастают, из них развивается протонема в виде небольшой нити, из верхушечной клетки которой развивается таллом маршанции.

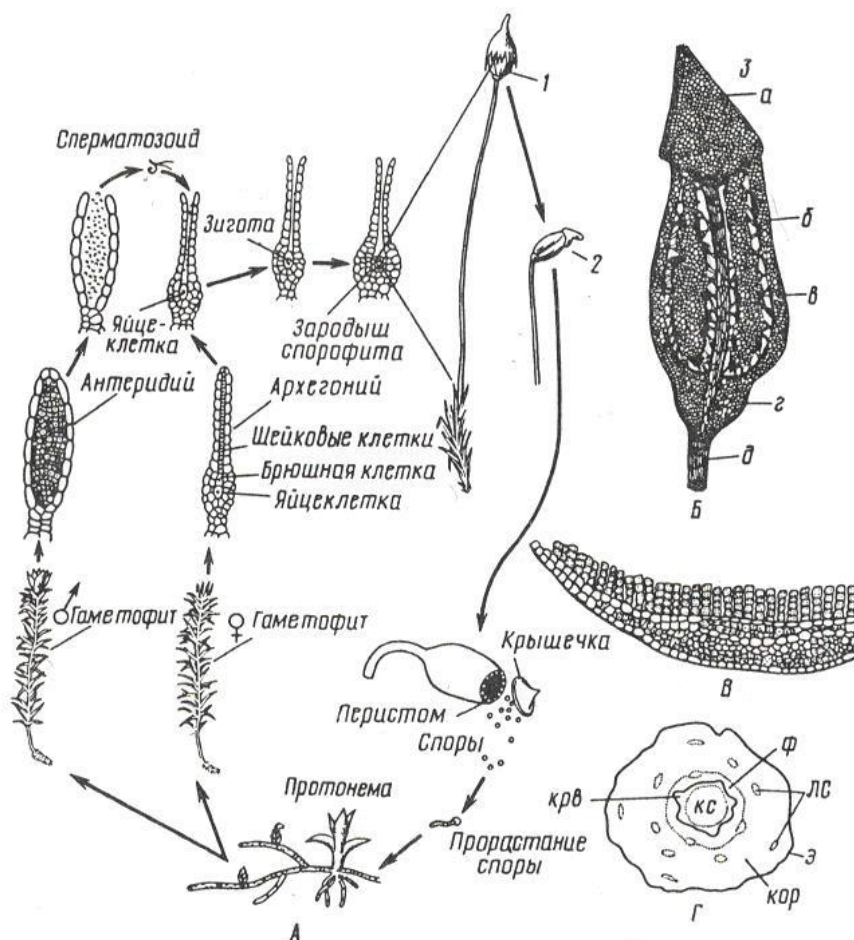
Класс Листостебельные мхи (Bryopsida, или Musci). Листостебельные мхи распространены по всему земному шару, особенно в условиях холодного климата на сырых местах, в сосновых и еловых лесах, в тундре. На торфяных и моховых болотах часто образуют плотный ковер. Тело расчленено на стебель и листья, но настоящих корней нет, есть многоклеточные ризоиды. Класс состоит из трех подклассов: Бриевые, или Зеленые мхи; Сфагновые, или Белые мхи;

Андреевые, или Черные мхи. Андреевые мхи (три рода, 90 видов) распространены в холодных областях, внешне сходны с зелеными, по строению листьев и коробочки – со сфагновыми.

Подкласс Бриевые, или Зеленые мхи (Bryidae). Насчитывает около 700 родов, объединяющих 14000 видов, широко распространенных повсюду, особенно в тундровой и лесной зонах Северного полушария.

Широко распространен кукушкин лен (*Polytrichum commune*), образующий густые дерновины на сырых почвах в лесах, на болотах и лугах. Стебли до 40 см высоты, неветвистые, с густыми жесткими и острыми листьями. От нижней части стебля отходят ризоиды.

Гаметофиты кукушкина льна раздельнополые. Рано весной на верхушке мужских особей развиваются антеридии, на верхушках женских – архегонии (рис. 110).



А – цикл развития мха; Б – коробочка: 1 – с колпачком, 2 – без колпачка, 3 – в разрезе (а – крышечка, б – урночка, в – спорангий, г – апофиза, д – ножка); В – поперечный разрез листа с ассимиляторами; Г – поперечный разрез стебля (ф – флоэма, крв – крахмалоносное влагалище, кор – кора, э – эпидерма, лс – листовые следы)

Рисунок 109 – Цикл развития кукушкина льна

Весной во время дождя или после росы сперматозоиды выходят из антеридия и проникают в архегоний, где сливаются с яйцеклеткой. Из зиготы

здесь же, на верхушке женского гаметофита, вырастает спорофит (спорогон), имеющий вид коробочки на длинной ножке. Коробочка покрыта волосистым колпачком (калиптра) (остатком архегония). В коробочке – спорангий, где после мейоза образуются споры. Спора - небольшая клетка с двумя оболочками. На верхушке коробочки, по ее краю, расположены зубцы (перистом), которые, в зависимости от влажности воздуха, загибаются внутрь коробочки или отгибаются наружу, чем способствуют рассеиванию спор. Споры разносятся ветром и в благоприятных условиях прорастают, образуя протонему. Через некоторое время на протонеме образуются почки, из которых формируются листостебельные побеги. Эти побеги вместе с протонемой - гаплоидное поколение - гаметофит. Коробочка на ножке - диплоидное поколение - спорофит.

Подкласс Сфагновые, или Белые мхи (*Sphagnidae*). К сфагновым мхам относятся свыше 300 видов единственного рода сфагнум (*Sphagnum*).

Ветвистые стебли сфагнума усеяны мелкими листьями. На верхушке главной оси боковые веточки образуют розетку почковидной формы. Особенностью сфагновых мхов является непрерывное нарастание стебля верхушкой и отмирание нижней части. Ризоиды отсутствуют, и поглощение воды с минеральными веществами происходит стеблями. Листья этих мхов состоят из двух типов клеток: 1) живых ассимилирующих, длинных и узких, хлорофиллоносных; 2) гиалиновых – мертвых, лишенных протопласта. Гиалиновые клетки легко заполняются водой и долго ее сохраняют. Благодаря такому строению, сфагновые мхи могут накапливать воды в 37 раз больше своей сухой массы. Разрастаясь плотными дернинами, сфагновые мхи способствуют заболачиванию почв. На болотах насаивание отмерших частей мха приводит к образованию торфяников. Путем сухой перегонки из торфа получают воск, парафин, фенолы, аммиак; путем гидролиза – спирт. Торфяные плиты являются хорошим теплоизоляционным материалом. Сфагновые мхи обладают бактерицидными свойствами.

Отдел Плауновидные – *Lycopodiophyta*. Появление плауновидных связывают с силурийским периодом палеозойской эры. В настоящее время отдел представлен травянистыми растениями со стелющимися, дихотомически ветвящимися стеблями и корнями, а также спирально расположенными чешуйчатыми листьями. Листья возникли как выросты на стебле, и их называют микрофиллы. У плаунов есть флоэма, ксилема, перицикл.

Выделяют два современных класса: равноспоровые Плауновые и разноспоровые Полушниковые.

Класс Плауновые (*Lycopodiopsida*). Из всего класса до настоящего времени сохранилось четыре рода. Род плаун (*Lycopodium*). К этому роду относят многочисленные (около 200 видов) многолетние вечнозеленые травы, распространенные от арктических областей до тропиков. Так плаун булавовидный (*L. clavatum*) встречается в травяном покрове хвойных лесов на достаточно влажных, но бедных гумусом почвах. В сырых хвойных лесах широко распространен плаун годичный (*L. annotinum*) (рис. 111).

Вегетативные органы плауна

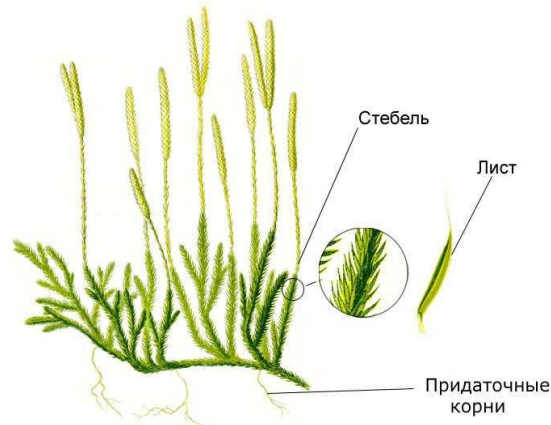
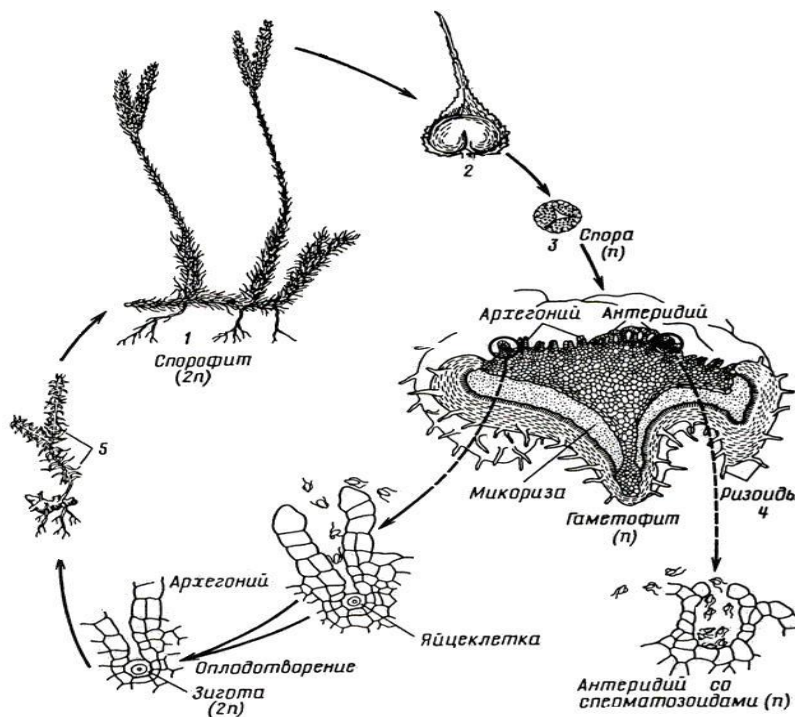


Рисунок 111 - Плаун булавовидный, внешний вид

Род баранец (*Huperzia*). Представитель рода - баранец обыкновенный (*H. selago*) распространен в тундровой, лесотундровой и северной лесной зонах и произрастает в южно-таежных еловых лесах и ольшаниках, а также в мшистых лесах и на альпийских лугах. Род диффазиаструм (*Diphasiastrum*). Представитель рода диффазиаструм сплюснутый (*D. complanatum*) растет на сухих песчаных почвах в сосновых лесах.

Цикл развития на примере плауна булавовидного (рис. 112). Стелющиеся побеги плауна булавовидного достигают до 25 см в высоту и более 3 м в длину.



1 – спорофит; 2 – спорофилл со спорангием; 3 – спора; 4 – гаметофит с антеридиями и архегониями; 5 – развивающийся на гаметофите из зародыша молодой спорофит

Рисунок 112 - Цикл развития плауна булавовидного

Стебли покрыты спирально расположенными ланцетно-линейными мелкими листьями. В конце лета на боковых побегах образуется обычно два спороносных колоска. Каждый колосок состоит из оси и мелких тонких спорофиллов – видоизмененных листьев, в основании которых расположены спорангии почковидной формы.

В спорангиях после редукционного деления клеток спорогенной ткани образуются одинаковой величины, одетые толстой желтой оболочкой гаплоидные споры. Они прорастают после периода покоя через 3-8 лет в обоеполые заростки, представляющие собой половое поколение и живущие сапротрофно в почве, в виде клубенька. От нижней поверхности отходят ризоиды. Через них в заросток вырастают гифы гриба, образуя микоризу. В симбиозе с грибом, который обеспечивает питание, живет заросток, лишенный хлорофилла и неспособный к фотосинтезу. Заростки многолетние, развиваются очень медленно, лишь через 6-15 лет на них образуются архегонии и антеридии. Оплодотворение совершается при наличии воды. После оплодотворения яйцеклетки двужгутиковым сперматозоидом образуется зигота, которая без периода покоя прорастает в зародыш, развивающийся во взрослое растение.

В официальной медицине споры плаунов применялись в качестве детской присыпки и обсыпки для пилюль. Побеги баранца обыкновенного используют для лечения больных, страдающих хроническим алкоголизмом.

Класс Полушниковые (*Isoetopsida*). Селагинелла (*Selaginella*) среди современных родов насчитывает самое большое (около 700) число видов.

Это нежное многолетнее травянистое растение, требующее высокой влажности. Селагинеллы в отличие от плаунов характеризуются разноспоровостью. В спороносных колосках образуется два вида спор – четыре мегаспоры в мегаспорангиях и многочисленные микроспоры в микроспорангиях. Из микроспоры образуется мужской гаметофит, состоящий из одной ризоидальной клетки и антеридия со сперматозоидами. Мегаспора развивается в женский гаметофит, не покидающий ее оболочки и состоящий из мелкоклеточной ткани, в которую погружены архегонии. После оплодотворения из яйцеклетки развивается зародыш, и затем новый спорофит.

Контрольные вопросы:

1 Охарактеризуйте цикл развития мхов и плаунов в сравнении с водорослями? Какая фаза доминирует?

2 Почему низшие наземные растения обитают только в мезофитных условиях?

3 Каково медико-биологическое значение мхов и плаунов?

4 Происходит ли у низших растений развитие настоящей корневой системы?

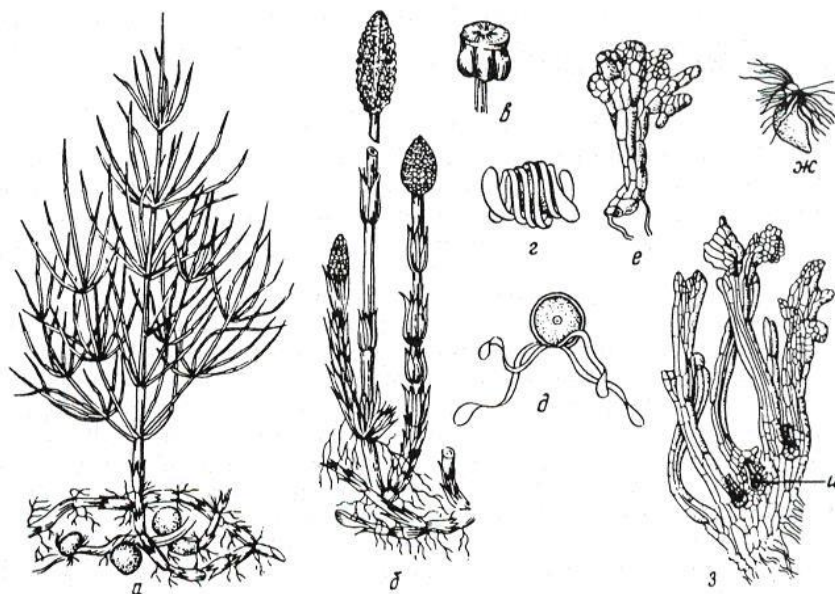
5 В чем заключается основное отличие между низшими и высшими растениями?

5.5 Отделы Хвощеобразные и Папоротникообразные. Классификация. Значение в природе и в жизни человека

Отдел Хвощевидные – *Equisetophyta* появились хвощи в верхнем девоне, достигли наибольшего разнообразия в карбоне, когда древесный ярус заболоченных тропических лесов в значительной степени состоял из древовидных хвощевидных, вымерших к началу мезозоя. Современные хвощевидные появились на Земле с мелового периода.

До настоящего времени сохранился лишь один род – хвощ (*Equisetum*), представленный 30-35 видами, распространенными на всех континентах.

У всех видов хвоща стебли имеют членистое строение с выраженным чередованием узлов и междоузлий. Листья редуцированы до чешуй и располагаются мутовками в узлах. Здесь же образуются и боковые ветви. Ассимилирующую функцию выполняют зеленые стебли, поверхность которых увеличивается ребристостью, стенки клеток эпидермы пропитаны кремнеземом. Подземная часть представлена сильно развитым корневищем, в узлах которого формируются придаточные корни. У хвоща полевого (*Equisetum arvense*) боковые ветви корневища служат местом отложения запасных веществ, а также органами вегетативного размножения (рис. 113).



а, б – вегетативный и спороносный побеги спорофита; в – спорангиофор со спорангиями; г, д – споры; е – мужской гаметофит с антеридиями; ж – сперматозоид; з – обоеполый гаметофит; и – архегонии

Рисунок 113 - Хвощ полевой

Весной на обычных или специальных спороносных стеблях образуются колоски, состоящие из оси, которая несет особые структуры, имеющие вид шестигранных щитков (спорангиофоры). Последние несут 6-8 спорангиев. Внутри спорангиев образуются споры, одетые толстой оболочкой, снабженной

гигроскопичными лентовидными выростами – элатерами. Благодаря элатерам споры сцепляются вместе в комки, хлопья. Групповое распространение спор способствует тому, что при их прорастании разнополюе заростки оказываются рядом, и это облегчает оплодотворение.

Заростки имеют вид небольшой длинно-лопастной зеленой пластинки с ризоидами на нижней поверхности. Мужские заростки меньше женских и несут по краям лопастей антеридии с многожгутиковыми сперматозоидами. На женских заростках в средней части развиваются архегонии. Оплодотворение происходит при наличии воды. Из зиготы развивается зародыш нового растения – спорофита.

В настоящее время большой роли в образовании растительного покрова хвощи не имеют. В лесах, на избыточно увлажненной почве, широко распространен хвощ лесной (*E. sylvaticum*) с сильно ветвящимися, поникающими боковыми веточками. На лугах, паровых полях, в посевах встречается трудно искореняемый сорняк хвощ полевой (*E. arvense*). У этого хвоща рано весной появляются неветвящиеся побеги, несущие спороносные колоски. Позднее от корневища развиваются зеленые вегетативные побеги. В лесной зоне на песчаных почвах и в оврагах широко распространен хвощ зимующий (*E. hyemale*).

Вегетативные побеги хвоща полевого (*E. arvense*) в официальной медицине применяют: в качестве мочегонного средства при отеках на почве сердечной недостаточности; при заболеваниях мочевого пузыря и мочевыводящих путей; как кровоостанавливающее средство при маточных кровотечениях; при некоторых формах туберкулеза.

Отдел Папоротниковидные – Polypodiophyta возникли папоротники в девоне, когда древовидные папоротники вместе с ныне ископаемыми плаунами и хвощами господствовали в растительном покрове земли. Большинство их вымерло, оставшиеся дали начало мезозойским формам, которые были представлены очень широко. Папоротники намного превосходят по числу современных видов все остальные отделы высших споровых (около 25000).

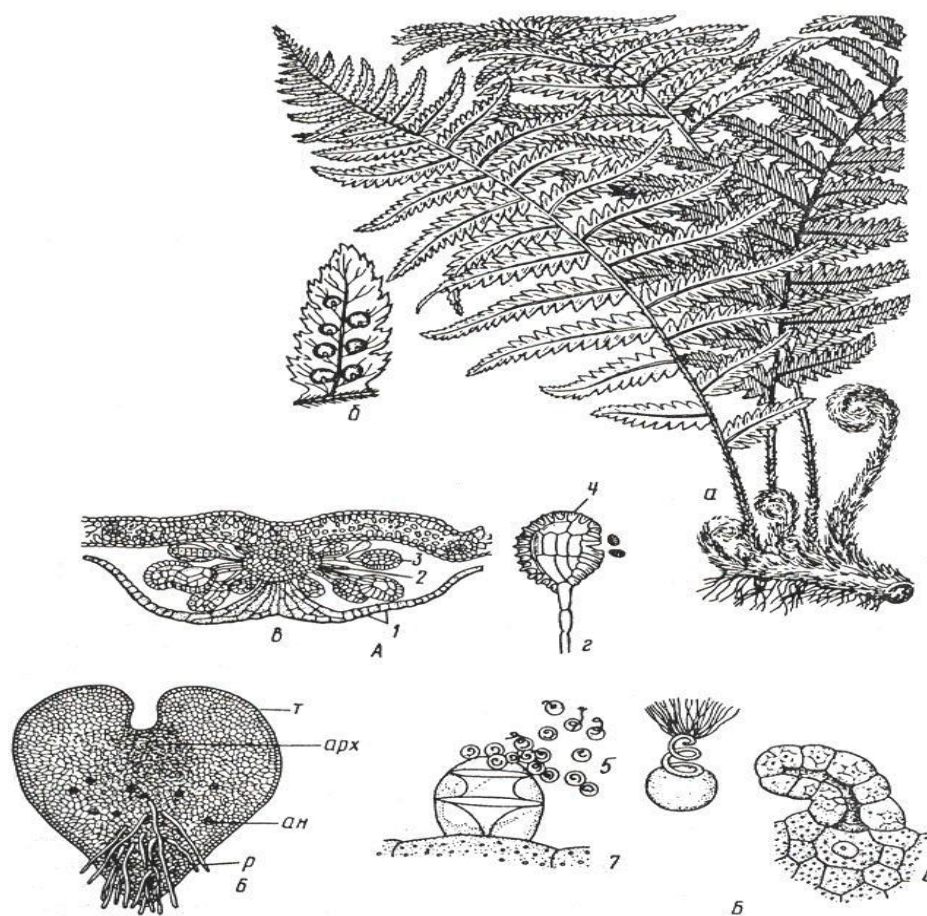
Современные папоротники сильно различаются по размерам, жизненным формам, жизненным циклам, особенностям строения и другим особенностям. Разнообразие форм листьев, удивительная экологическая пластичность, устойчивость к переувлажнению, громадное количество производимых спор обусловили широкое распространение папоротников по Земному шару. Папоротники встречаются в лесах - в нижнем и верхнем ярусах, на ветвях и стволах крупных деревьев – как эпифиты, в расщелинах скал, на болотах, в реках и озёрах, на стенах городских домов, на сельскохозяйственных землях как сорняки, по обочинам дорог. Самое их большое разнообразие - там, где тепло и сыро: тропики и субтропики.

У большинства живущих сейчас (исключая тропические) папоротников отсутствует наземный прямостоячий стебель, но есть подземный в виде корневища. От корневища отходят придаточные корни и крупные листья (вайи), имеющие стеблевое происхождение и длительно нарастающие верхушкой. Молодые листья обычно свернуты «улиткой». Среди

существующих в настоящее время папоротников имеются как равноспоровые, так и разноспоровые.

В лесах Австралии, Южной Америки, Азии произрастают древовидные представители с колонновидными, неветвящимися, до 20 метров высоты стволами. В средней полосе нашей страны папоротники – это многолетние корневищные травы. Многие папоротники, как и мхи, являются индикаторами почв и типов леса. В светлых лесах, на песчаных или сухих подзолистых почвах распространен орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*); на влажных богатых почвах кочедыжники (*Athyrium*) и крупные лесные щитовники (*Dryopteris*).

Цикл развития равноспоровых папоротников. В середине лета на нижней стороне зеленых листьев (у некоторых на специальных спороносных листьях) в виде коричневых бородавочек появляются группы спорангиев (сорусы) (рис. 114).



А – спорофит: а – общий вид; б – сорусы на нижней стороне вайи; в – разрез соруса (1 – индузий, 2 – планцента, 3 – спорангий); г – спорангий (4 – кольцо); Б – гаметофит: 5 – сперматозоиды; 6 – заросток с нижней стороны (т – таллом, р – ризоиды, арх - архегонии, ан – антеридии); 7 – выход сперматозоидов из антеридия; 8 – архегоний с яйцеклеткой.

Рисунок 114 – Цикл развития щитовника мужского

Сорусы у многих папоротников прикрыты сверху своеобразным покрывалом - индузием. Спорангии образуются на особом выросте листа (плаценте) и имеют чечевицеобразную форму, длинные ножки и многосклеточные стенки. В спорангиях хорошо выражено механическое кольцо, которое имеет вид узкой несмыкающейся полосы, опоясывающей спорангий. Когда кольцо подсыхает, стенки спорангия разрываются, и споры высыпаются.

Споры, образовавшиеся в спорангиях, одноклеточны и имеют толстую оболочку. При созревании они разносятся током воздуха и в благоприятных условиях прорастают, образуя сердцевидную зеленую многосклеточную пластинку (заросток), прикрепляющуюся к почве ризоидами. Заросток представляет собой половое поколение папоротников (гаметофит). На нижней стороне заростка образуются антеридии (со сперматозоидами) и архегонии (с яйцеклетками). При наличии воды сперматозоиды проникают в архегонии и оплодотворяют яйцеклетки. Из зиготы развивается зародыш, имеющий все основные органы (корень, стебель, лист и особый орган – ножку, прикрепляющую его к заростку). Постепенно зародыш начинает существовать самостоятельно, а заросток отмирает.

У разноспоровых папоротников гаметофиты редуцированы до микроскопических размеров (особенно мужские).

Отдел папоротников включает 7 классов: аневрофитопсиды (*Aneurophytopsida*), археоптеридопсиды (*Archaeopteridopsida*), кладоксилопсиды (*Cladoxylopsida*), зигоптеридопсиды (*Zygopteridopsida*), офиоглоссопсиды (*Ophioglossopsida*), мараттиопсиды (*Marattiopsida*), папоротники (*Polypodiopsida*). Первые четыре класса папоротников - вымершие растения.

Класс Офиоглоссопсиды включает монотипный порядок ужовниковые (*Ophioglossales*) и семейство ужовниковые (*Ophioglossaceae*). Это небольшие травянистые растения. Они имеют стебель (корневище), скрытый в земле. От него вверх отходят надземные листья, разделенные на две части: спороносную и зеленую бесплодную, расположенные на общем черешке. Вниз от корневища отходит несколько довольно толстых корней.

Заростки ужовника бесцветные, живут под землей на глубине 2-10 см в сожительстве с грибом (микориза). На заростке образуются антеридии и архегонии. Сперматозоиды многожгутиковые. Зародыш первоначально развивается за счет заростка, затем формирует стебель и корешок и переходит к самостоятельному питанию. Развитие молодого растения идет очень медленно (5-6 лет).

Класс Мараттиопсиды - древняя, некогда процветавшая группа ныне представляет собой угасающую боковую ветвь эволюции. Мараттиевые были широко распространены на всех континентах в каменноугольном и пермском периодах (350-230 млн. лет назад). По внешнему виду и анатомическому строению они мало отличались от современных мараттиевых. Палеозойские и мезозойские виды были представлены как травянистыми, так и древовидными формами. Древовидные формы достигали 10 м высоты и до 1 м в диаметре. На

вершине стволов располагалась крона 4-5 перисторассеченных листьев длиной 2-2,5 м. Листья были вегетативные и спороносные со свободными спорангиями и синангиями спорангиев. Спорангии были однослойные и дву-многослойные. У некоторых представителей намечалась разноспоровость.

Современные мараттиевые насчитывают 7 родов многолетних растений, приуроченных к влажным тропическим лесам. Они имеют клубневидные стебли высотой до 2-4 м и огромные, до 4-5 м, рассеченные листья на длинных прочных черешках. У основания листьев имеются крупные мясистые парные органы, похожие на прилистники. Они запасают большое количество крахмала и остаются на побегах после опадания листа. На прилистниках возникают придаточные почки, из которых могут развиваться новые растения. Среди современных мараттиевых, кроме клубневидных, имеются также стелющиеся и прямостоячие побеги. На нижней стороне зеленых листьев располагаются спорангии, объединенные в сорусы, чаще в синангии различной формы. Индузия нет. Ею функцию выполняют волоски или чешуи. Спорангии имеют многослойную стенку с устьицами. Кольцо отсутствует. Из споры при прорастании образуется пластинчатый многолетний гаметофит размером 1-3 см.

Наиболее многочисленны по количеству видов и широко распространены ангиоптерис (*Angiopteris*) и мараттия (*Marattia*). Род ангиоптерис объединяет более 100 видов, род мараттия - 60 видов. Другие роды – архангиоптерис (*Archangiopteris*), макроглоссум (*Macroglossum*), христензенция (*Chröstensenia*), данея (*Danaea*) имеют меньшее распространение.

Класс Полиподиопсиды включает 4 подкласса: осмундовые (*Osmundiidae*), полиподиевые (*Polypodiidae*), марсилиевые (*Marsileidae*), сальвиниевые (*Salviniidae*).

Подкласс осмундовые (*Osmundiidae*) представлен одним порядком осмундовые (*Osmundiales*), одним семейством (*Osmundiaceae*) и тремя родами. Растения этого семейства характеризуются наличием переходных форм от древовидных к типичным травянистым растениям.

Подкласс полиподииды (*Polypodiidae*) - наиболее богатый по количеству родов и видов подкласс. Он включает порядок полиподиевые (*Polypodiales*), около 50 родов и примерно 1500 видов.

Несмотря на большое разнообразие представителей, они имеют общий план строения и цикл развития. Представителем является папоротник мужской, или щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*). Встречается в сыроватых лиственных лесах, по тенистым местам.

Другие представители папоротников: орляк (*Pteridium aquilinum*), страусник (*Mateuccia struthiopteris*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*).

Среди папоротников имеются и крупные древовидные формы (виды диксонии, альзофилы), лианы в тропиках. Листья таких папоротников достигают 30 м длины (*Lygodium articulatum*). Есть эпифиты.

Для систематики равноспоровых папоротников большое значение имеют высота растения, форма и длина корневища, длина черешка, количество

листьев на корневище, форма и изрезанность вайи, расположение сорусов, строение индузия, строение кольца спорангия и др.

Папоротники имеют практическое значение как декоративные и съедобные растения. Из корневищпапоротника мужского (*Dryopteris filix-mas*), получают густой экстракт, который является эффективным противоглистным средством (ленточные черви).

Контрольные вопросы:

1 Опишите сходные черты и отличия в цикле развития хвощей, плаунов, мхов и папоротников.

2 В чем заключается эволюционное превосходство папоротников перед хвощами и мхами?

3 С чем связано, по вашему мнению, массовое вымирание папоротников в карбоновом периоде?

4 Какую роль для природы и для жизни человека играют современные виды хвощей и папоротников?

5.6 Семенные растения: Голосеменные и Оболочкосеменные. Общая характеристика. Строение вегетативных и репродуктивных органов

Семенные растения - господствующая в настоящее время группа в царстве растений. Их широкое распространение связано с возникновением семени и независимостью полового процесса от капельно-жидкой влаги.

У семенных растений наблюдается дальнейшая редукция гаметофита и усложнение спорофита. Гаметофит теряет свою самостоятельность, развивается не на почве, а из спор на спорофите внутри спорангиев. Все семенные растения – разноспоровые. Мегаспоры образуются в видоизмененных мегаспорангиях – семязачатках. Здесь же образуется женский гаметофит, происходит оплодотворение, и из зиготы развивается зародыш спорофита. Семязачаток превращается в семя. Семя содержит: зародыш будущего растения - спорофита со всеми основными органами – зачаточными корешком, стебельком, почечкой и зародышевыми листьями (семядолями); запас питательных веществ; защищено кожурой. Семена позволяют растениям сохранить зародыш при неблагоприятных условиях в течение довольно длительного времени.

Вторая важная особенность семенных растений – возникновение в процессе эволюции пыльцевой трубки, доставляющей мужские половые клетки к архегонию и яйцеклетке. Оплодотворению предшествует опыление – перенос по воздуху пыльцевых зерен (мужских гаметофитов), в которых развиваются сперматозоиды или спермии, к семязачаткам, внутри которых формируются яйцеклетки.

Семенные растения появились около 360 млн. лет назад в палеозое (конец девона). Их подразделяют на два отдела: Голосеменные - *Pinophyta*, или *Gymnospermae* и Покрытосеменные - *Magnoliophyta*, или *Angiospermae*.

Отдел Голосеменные – *Pinophyta*, или *Gymnospermae*. Голосеменные растения появились в середине палеозойской эры (девон), а в конце палеозоя и

в первой половине мезозоя достигли расцвета. Общее число видов современных голосеменных растений около 800. Это вечнозеленые, реже листопадные деревья или кустарники, редко лианы.

Голосеменные – разноспоровые растения, спорофит преобладает над гаметофитом. Из зародышевого корешка семени развивается главный корень спорофита. Корни имеют сложное анатомическое строение и способны к вторичному утолщению. Стебель всегда деревянистый, ветвление моноподиальное. Древесина однородная, почти целиком состоит из трахеид, сосуды отсутствуют. У многих образуются перидерма и корка.

Форма листьев сильно варьирует: от цельных, чешуевидных (туя, кипарис), игольчатых (сосна, ель) до дихотомически разветвленных, двулопастных (гинкго), перистых и дважды-перистых.

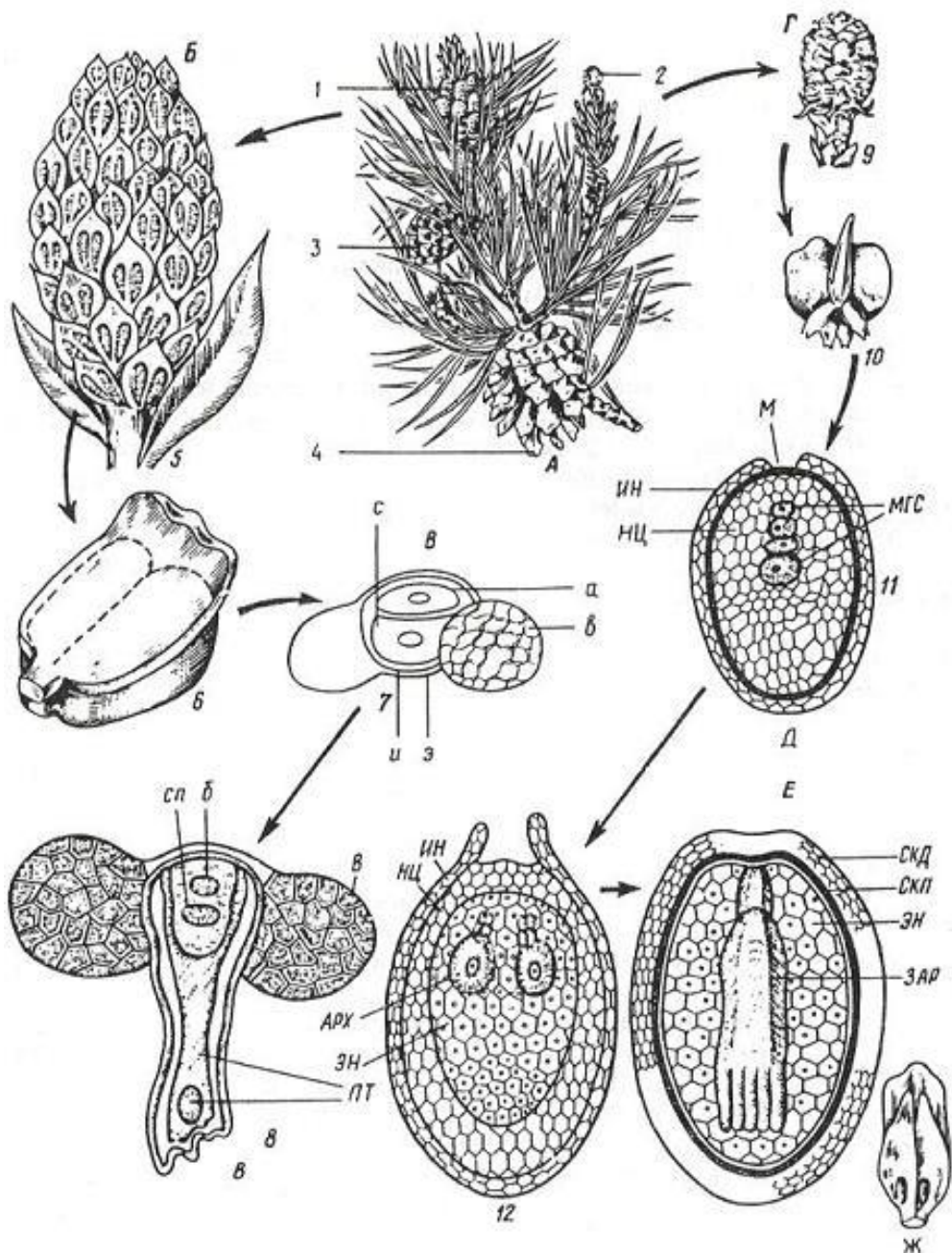
Размножаются семенами, вегетативно редко – черенками (кипарисовые) или отводками (пихта, секвойя). Семенное размножение рассмотрим на примере сосны лесной (обыкновенной) (*Pinus sylvestris*) (рис. 115). Сосна начинает давать семена после 20-40 лет. Это – однодомное разноспоровое растение. Микро- и мегаспорангии образуются на одном и том же дереве в отдельных шишках (стробилах). Шишки появляются весной на молодых побегах. В основании одних побегов собраны группами мужские шишки, на других образуются одна-две женские.

На оси мужской шишки расположены микроспорофиллы, несущие на нижней стороне по два микроспорангия. Внутри микроспорангиев в результате мейоза образуются микроспоры. Каждая микроспора начинает прорастать еще внутри микроспорангия. При этом образуются две мелкие проталлиальные клетки (единственные вегетативные клетки мужского заростка, довольно быстро разрушаются) и одна антеридиальная клетка. Последняя делится на два спермия клетку пыльцевой трубки. В такой стадии мужской заросток (пыльцевое зерно) покидает микроспорангий. Пыльцевое зерно имеет две оболочки: наружную – экзину и внутреннюю – интину. Экзина образует два пузыревидных мешка, способствующих переносу пыльцы ветром.

Женская шишка так же имеет ось, от которой отходят чешуи двух видов: наружные – кроющие и внутренние – семенные. Кроющие чешуи бесплодны. На каждой семенной чешуе с внутренней стороны образуются два семязачатка. Каждый семязачаток несет мегаспорангий (нуцеллус), окруженный покровом (интегумент). Последний на верхушке имеет пыльцевход (микропиле). В нуцеллусе из материнской клетки спор (обычно она одна) в процессе мейоза образуются 4 гаплоидные мегаспоры. Три мегаспоры отмирают, а из одной развивается женский гаметофит (гаплоидный эндосперм). В верхушечной части эндосперма закладывается два упрощенных архегония, где созревают крупные яйцеклетки.

Поздней весной или в начале лета чешуи в женской шишке раздвигаются. Пыльца ветром переносится на семязачаток и через микропиле попадает на нуцеллус и начинает прорастать. Из клетки пыльцевой трубки вырастает длинная пыльцевая трубка, продвигающаяся через нуцеллус и эндосперм к архегонию. При достижении яйцеклетки кончик пыльцевой трубки разрывается

и высвобождает два спермия. В архегонии один из них сливается с яйцеклеткой, а второй гибнет. Процесс от опыления до оплодотворения длится около года.



А – ветка сосны с мужскими (1) и женскими шишками: 2 – первого года жизни; 3 – второго года жизни после опыления; 4 – зрелая с высыпавшимися семенами;

Б – мужская шишка: 5 – общий вид; 6 – микроспорофилл с двумя микроспорангиями; В – пыльцевое зерно (мужской гаметофит): 7 – строение; 8 – прорастание (э - экзина, и – интина, в – воздушные мешки, а – антеридиальная клетка, с – сифоногенная клетка трубки, б – ядро базальной клетки, СП – ядро спермагенной клетки, ПТ – пыльцевая трубка); Г – женская шишка: 9 – общий вид; 10 – семенная чешуя с двумя семязачатками; Д – семязачаток: 11 – после образования мегаспор (ИН – интегумент, М – микропиле, НЦ – нуцеллус, МГС – мегаспоры); 12 – после развития женского гаметофита (ЭН – эндосперм, АРХ

– архегоний); Е – семя (СКД – семенная кожура деревянистая, СКП – семенная кожура пленчатая, ЗАР – зародыш); Ж – семенная чешуя с семенами

Рисунок 115 – Цикл семенного размножения сосны обыкновенной

Впоследствии из оплодотворенной яйцеклетки образуется зародыш, который состоит из корешка, стебелька, нескольких семядолей и почечки. Зародыш окружен эндоспермом, к которому прилегает тонкая пленка – остаток нуцеллуса.

В целом, семязачаток после оплодотворения превращается в семя. Снаружи семя покрыто твердой кожурой, которая возникает из интегумента. Семя сосны снабжено прозрачным крылом, способствующим рассеиванию семян ветром. Семена созревают через полтора года после опыления. Шишки из зеленых становятся бурыми. В солнечные дни в конце зимы чешуи их раздвигаются, и семена высыпаются. Весной семена прорастают и дают новые сосны - спорофиты.

Отдел Голосеменные включает шесть классов: Семенные папоротники (*Pteridospermatopsida*), Саговниковые (*Cycadopsida*), Беннеттитовые (*Bennettitopsida*), Гинкговые (*Ginkgoopsida*), Хвойные (*Pinopsida*), Гнетовые (*Gnetopsida*).

Класс Семенные папоротники (*Lyginopteridopsida* или *Pteridospermatopsida*) - это вымершие (ископаемые) растения. Они были представлены прямостоячими деревьями или лианами с сильно рассеченными крупными листьями, по краям которых находились семена. Корни придаточные. По мнению ряда ученых, семенные папоротники являются предками современных голосеменных и даже покрытосеменных растений (рис. 116).

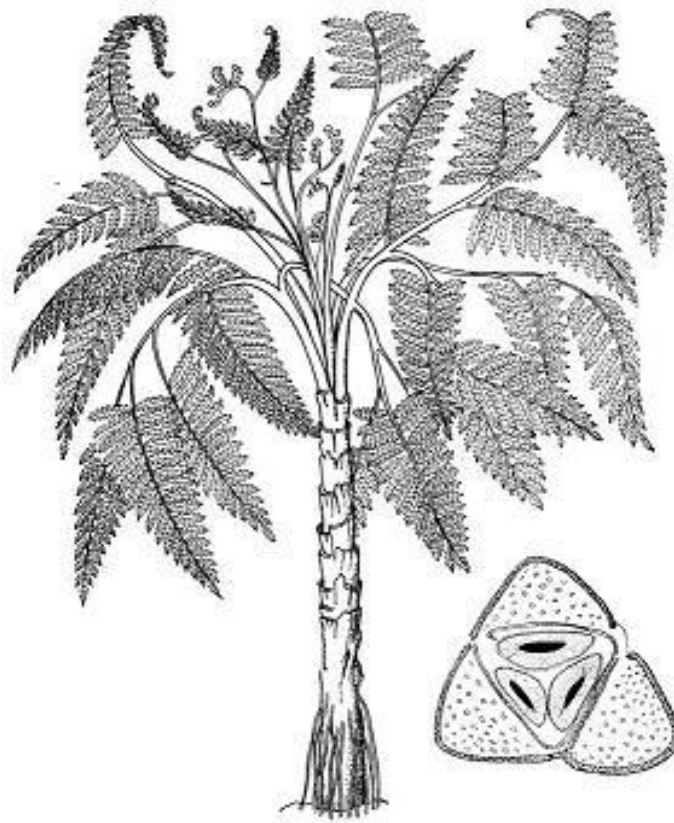


Рисунок 116 - Семенные папоротники

Класс Саговниковые (*Cycadopsida*). В настоящее время это обитатели тропических и субтропических областей Азии, Африки, Австралии и Америки. Характерные представители - саговники, которые произрастают в тропиках и субтропиках. Это двудомные растения: мужские и женские шишки образуются на разных растениях. Мужские шишки одиночные, длиной от 2 до 80 см. На нижней стороне микроспорофиллов расположены группами микроспорангии. Пыльца без воздушных мешков. Сперматозоиды крупные, многожгутиковые. Женские шишки крупные (до 1 метра). Число семязачатков на мегаспорофиллах может быть разное. Семена не имеют периода покоя. В Австралии произрастает макрозамия, неветвистый или слабо ветвистый стебель ее иногда достигает высоты 20 метров. В сердцевине его накапливается много крахмала.

Класс Беннеттитовые (*Bennettitopsida*). К этому классу относят ископаемые растения-беннеттиты, сходные по внешнему виду с саговниковыми, но, в отличие от них, беннеттитовые имели обоеполюю шишку (стробил).

Класс Гинкговые (*Ginkgoopsida*). К классу относят 6 ископаемых родов и один современный род. В настоящее время этот класс представлен единственным видом – гинкго двулопастным (*Ginkgobiloba*), произрастающим в Китае и широко культивируемым в Японии, Крыму, на Кавказе. Это высокие (до 30-40 м) сильно ветвистые деревья. Листья на длинном черешке, веерообразные с дихотомическим жилкованием, опадающие на зиму.

Это двудомные растения. Микроспорофиллы собраны в сережковидные стробилы, в пазухах листьев укороченных побегов. Семязачатки расположены по 2 на конце укороченных побегов в пазухе листа. У них, как и у саговников и семенных папоротников, имеются подвижные сперматозоиды. Семена гинкго употребляют в пищу и используют в китайской медицине, а также широко разводят в Европе, Азии, Северной Америке как декоративное дерево. Устойчив к задымлению воздуха, грибковым и вирусным заболеваниям, редко повреждается насекомыми.

Класс Хвойные (*Pinopsida*) включает два подкласса: подкласс Кордаитиды (*Cordaitidae*) и подкласс Хвойные (*Pinidae*).

Подкласс Кордаитовые (*Cordaitidae*). Данный подкласс объединяет ископаемые растения. В каменноугольном периоде эти высокие (до 30 метров) деревья с простыми узкими длинными (до 1 метра) листьями образовывали обширные заболоченные леса. По анатомическому строению стебля они весьма разнообразны, – одни сходны с саговниковыми (преобладают кора и сердцевина), другие – с хвойными (имеют хорошо развитую древесину). Стробилы раздельнополые, собраны в виде колосков, выходящих из пазух листьев. Кордаиты дали начало гинкговым и хвойным.

Подкласс Хвойные (*Pinidae*) насчитывает около 700 видов (55 родов, 8 семейств). Это, главным образом, деревья, реже кустарники. Листья игло- и чешуевидные. Игловидные листья (хвоя) располагаются по спирали, реже мутовчато, одиночно на удлинённых побегах или собраны в пучки на укороченных побегах. Чешуевидные листья расположены супротивно.

Растения однодомные, реже двудомные, микро- и мегаспорофиллы отделены друг от друга и собраны обычно в компактные стробилы или шишки. Мужские стробилы состоят из многочисленных микроспорофиллов. Семязачатки расположены одиночно на верхушке укороченных побегов, или от одного до нескольких открыто лежат на семенных чешуях женских шишек.

Представители этого класса встречаются в разнообразных условиях, но, в основном, это обитатели умеренного и умеренно холодного климата, где образуют леса на огромных площадях. В России дико произрастают представители трех семейств: Сосновые, Кипарисовые и Тиссовые.

Семейство Сосновые (*Pinaceae*) насчитывает 250 видов, 10 родов. Это самое важное и большое семейство. К нему относятся основные лесообразующие виды: лиственница, сосна, ель. Свыше 30% наших лесов составляют лиственничники и почти 20% - сосняки и ельники.

Род Лиственница (*Larix*). Объединяет около 15 видов. Крупные листопадные деревья с широкой прозрачной кроной. Стволы с толстой, красно-бурой, глубоко трещиноватой коркой. Хвоя мягкая, светло-зеленая, располагается на укороченных побегах пучками по 30-50 хвоинок (на удлинённых однолетних побегах одиночная). Мужские и женские шишки располагаются по всей кроне. Пыльца без воздушных мешков. Семена яйцевидной формы с небольшим, плотно приросшим крылом. На территории России и стран СНГ распространены: лиственница европейская (*L. decidua*) - образует светлохвойные и смешанные леса в Карпатах; лиственница сибирская

(*L. sibirica*) - образует светлохвойные и смешанные леса в Западной Сибири и на Алтае; лиственница даурская (*L. dahurica*) - образует светлохвойные леса на огромных площадях Восточной Сибири и на Дальнем Востоке; лиственница Сукачева (*L. sukaczewii*) – образует светлохвойные и смешанные леса в европейской части страны, на Урале. Лиственницы используются: в озеленении городов, для изготовления шпал, телеграфных столбов, в строительстве.

Род Сосна (*Pinus*) – включает около 70 видов. Это деревья с яйцевидно-округлой кроной и строго мутовчатым расположением ветвей. На удлиненных побегах листья в виде редуцированных чешуй. Хвоя располагается только на укороченных побегах по 2-5 хвоинок в пучке. Хвоя жесткая, колючая, разной длины: сохраняется от 2 до 6 лет. Опадает не одиночная хвоя, а целиком укороченный побег. Шишки и семена вызревают на второй-третий год после опыления. У одних видов сосен шишки после вызревания раскрываются и семена вылетают, а у других целиком опадают с дерева. Род Сосна включает виды, существенно различающиеся по морфологическим и экологическим свойствам. В пределах стран бывшего СССР произрастает 12 видов сосны. Из них наиболее распространены: сосна обыкновенная (*P. sylvestris*) - образует светлохвойные и смешанные леса в европейской части России, Сибири, встречается почти по всей территории Казахстана; сосна сибирская кедровая (*P. sibirica*) - образует темнохвойные леса северо-востока европейской части России, Сибири и Алтая; сосна кедровая европейская (*P. cembra*) – произрастает в Западной Европе; стланик кедровый (*P. pumila*) - образует густые заросли в Восточной Сибири, по Охотскому побережью Дальнего Востока, на Курильских островах; сосна крымская, палласова (*P. pallasiana*) - растет в Крыму и Западном Закавказье.

Сосна обыкновенная и сосна сибирская кедровая применяются во многих отраслях народного хозяйства: древесина используется в строительстве и производстве карандашей, смола используется очень широко и является ценным сырьем для химической промышленности, семена содержат ценное масло, хвоя источник витаминов (В и С) и эфирных масел, насаждения выполняют большую санитарно-гигиеническую роль.

Официальным лекарственным растением является сосна обыкновенная (*P. sylvestris*), от которой получают: почки (входят в состав мочегонных и противокашлевых сборов), хвою (из нее получают сосновый экстракт, эфирное масло, концентрат витамина С), эфирное масло, скипидар (в составе мазей и других смесей при ревматизме, простуде), смолу (для изготовления пластырей), деготь (входит в состав мазей от кожных заболеваний), древесный уголь.

Род Ель (*Picea*) – включает 45 видов. Это деревья с конусовидной кроной и мутовчатым ветвлением. Хвоя жесткая, колючая, одиночная, на удлиненных побегах, сохраняется на дереве 7-12 лет. Женские шишки вертикально стоят на побегах, а ко времени созревания семян свешиваются, их чешуи раскрываются и семена выпадают. Сами шишки опадают позднее. Семена у елей мелкие, с заостренным концом, имеют крыло. Нижняя часть крыла в виде ложечки охватывает семя, но с семенем не срастается. Представители рода: ель европейская (*P. abies*) - образует темнохвойные и смешанные леса в лесной

зоне европейской части России; ель сибирская (*P. obovata*) - распространена на северо-востоке европейской части России и в Восточном Казахстане (очень близка к ели европейской); ель кавказская, или восточная (*P. orientalis*) - распространена в северной части Западного Закавказья.

Древесина ели европейской широко используется в строительстве, целлюлозно-бумажной промышленности, для изготовления музыкальных инструментов. Официальным лекарственным растением является ель европейская (*P. abies*). Ее шишки используются для приготовления отвара, применяемого при заболеваниях верхних дыхательных путей.

Род Пихта (*Abies*) - насчитывает 40 видов. Это крупные деревья с узкоконусовидной кроной. Хвоя плоская или узкоэллиптическая, мягкая, притупленная или с выемкой. Шишки цилиндрические, стоячие, при созревании рассыпаются и чешуи разлетаются одновременно с семенами. Семена крупнее, чем у ели, треугольные, с широким крылом, плотно прирастающим к семени. Представители: пихта сибирская (*A. sibirica*) - образует темнохвойные леса; пихта европейская (*A. alba*) - растет в Карпатах и Западной Белоруссии; пихта белокорая (*A. nephrolepis*) растет в лесах Дальнего Востока.

Древесина пихты сибирской используется в строительстве, для производства бумаги, на поделки. Из хвои получают эфирное масло, используемое в медицине и идущее на изготовление лаков. Официальными лекарственными растениями являются пихта сибирская (*A. sibirica*) и белокорая (*A. nephrolepis*), из которых получают бальзам (живицу) используемый для заделки микропрепаратов; хвоя и лапки идут на получение эфирного масла (для производства полусинтетической камфоры); отвар их хвои и почек содержит аскорбиновую кислоту.

Род Кедр (*Cedrus*). В естественных условиях кедры произрастают в горах Средиземноморья, в Малой Азии и Западных Гималаях. Культивируются в Крыму, на Кавказе и на юге Средней Азии. Это крупные деревья с широко раскидистой кроной. На удлиненных побегах хвоя одиночная. На укороченных побегах располагается пучками до 40 хвоинок в пучке. Хвоя жесткая, колючая, держится на побегах до трех лет. Шишки вызревают на 2-3 год, после чего распадаются. Кедр атлантический (*C. atlantica*), кедр гималайский (*C. deodara*) и кедр ливанский (*C. libani*) выращивают в культуре, как красивейшие декоративные деревья.

Семейство Кипарисовые (*Cupressaceae*) объединяет 130 видов и 19 родов. Его представители встречаются на всех континентах. Это деревья и кустарники. У большинства видов хвоя мелкая, чешуевидная, у других - жесткая, игловидная. Хвоя располагается на побегах по 3 хвоинки в мутовке. У некоторых родов наблюдается переход к двудомности. Семенные чешуи шишек, как и хвоя, располагаются супротивно или мутовчато. К моменту созревания семенные чешуи становятся сочными, срстаются и образуют шишкоягоду или одревесневают.

Род Кипарис (*Cupressus*). Различные виды кипариса естественно растут в умеренно теплых областях Европы, в Азии, в Северной Америке. Широко

культивируется в Крыму и на Кавказе. Наиболее распространен кипарис вечнозеленый (*C. sempervirens*) с пирамидальной кроной и прижатыми к стволу ветвями, с мелкой, чешуевидной, ромбической хвоей. Шишки шаровидные, с мутовчатыми пятиугольными деревенеющими чешуями, расходящимися при созревании многочисленных семян. Ценная красно-бурая ароматическая древесина идет на поделки.

Род Туя (*Thuja*). Распространен в Северной Америке и Восточной Азии. Это деревья и кустарники с плоской чешуевидной хвоей. В культуре два вида: туя западная (*Thuja occidentalis*) и туя гигантская (*Th. plicata*), высота которой может достигать на родине 75 метров. Шишки созревают в первый год, чешуи расходятся, и семена с двумя крыльями освобождаются.

Род Можжевельник (*Juniperus*). Включает около 60 видов. Распространен в Северном полушарии. Это небольшие деревья или кустарники с чешуевидной супротивной или игловидной мутовчатой хвоей. Растения двудомные или однодомные. После оплодотворения чешуи женских шишек срстаются, становятся сочными и образуют мясистую шишкоягоду, вызревающую на второй год. Представитель - можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis*).

Деревце или кустарник (высотой 1- 5 метров). Растение двудомное, семена созревают на второй год. Хвоя игловидная, располагается мутовчато. Имеет прочную древесину, применяемую для изготовления тростей, игрушек, шахмат. Из хвои получают эфирное масло. Ветви идут на пропаривание деревянной тары. Используется в озеленении.

Официальным лекарственным растением является можжевельник обыкновенный (*J. communis*). Его шишкоягоды входят в состав мочегонных сборов.

Класс Гнетовые (*Gnetopsida*) включает три изолированных друг от друга порядка, содержащих по одному семейству с одним родом в каждом, от которых они и получили названия: Гнетовые (*Gnetales*), Эфедровые (*Ephedrales*), Вельвичиевые (*Welwitschiales*).

Гнетовые, отличаются наличием сосудов в древесине, покрова из прицветников, напоминающего околоцветник покрытосеменных, а также сильной редукцией как женского, так и мужского гаметофита.

Порядок Гнетовые (*Gnetales*). Семейство Гнетовые (*Gnetaceae*) включает единственный род гнетум (*Gnetum*), насчитывающий около 30 видов, обитающих во влажных тропиках. Жизненные формы - деревянистые лианы, редко кустарники или небольшие деревья. Листья широкие, кожистые, с сетчатым жилкованием. Гнетум гнемон (*G. gnemon*) из Юго-Восточной Азии дает съедобные семена, используемые местным населением в пищу, так же как и молодые листья и стробилы.

Порядок Эфедровые (*Ephedrales*), семейство (*Ephedraceae*). Единственный род эфедра (*Ephedra*) объединяет 40 видов. Это обитатели пустынь, полупустынь и каменистых склонов. Небольшие кустарники с мутовчатым ветвлением, ребристыми членистыми зелеными побегами и сильно редуцированными пленчатыми листьями (в виде бесцветных чешуек,

сросшихся у основания). Микростробилы представлены единственным микроспорофиллом, несущим на своей верхушке от 1 до 8 микроспорангиев. Мегастробилы одиночные, состоят из семязачатка, одетого двумя покровами: наружный сверху широко раскрыт, внутренний сверху вытянут в выступающий полый трубчатый отросток; окружены 2-3 парами супротивных прицветников. При семенах прицветники становятся мясистыми, образуя сочную красную шишкоягоду. Побеги содержат алкалоид эфедрин. Представители: эфедря хвощевая (*E. equisetina*) (рис. 117) и эфедря двухколосковая (*E. distachya*). Первая служит сырьем для получения алкалоида эфедрина, применяемого в медицине.

Порядок Вельвичиевые (*Welwitschiales*), семейство (*Welwitschiaceae*). Единственный вид вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*). Это дерево-карлик с низким и толстым, напоминающим пень стволом высотой до 50 сантиметров и до 1,2 метра в диаметре (рис. 118). Над землей выступает не более, чем на 0,5 метра массивный вогнутый диск, от которого отходят ветви со стробилами и два крупных ремневидных листа, 2-4 метровой длины, живущих до 100 лет. Листья непрерывно нарастают основанием и постепенно разрываются на концах. Семена могут находиться в покое много лет.



Рисунок 117 – Внешний вид эфедры хвощевой



Рисунок 118 – Вельвичия удивительная

Контрольные вопросы:

- 1 Какие черты строения роднят и объединяют папоротники и семенные растения.
- 2 В чем заключается эволюционное превосходство семенных растений перед папоротниками, что сделало их доминантами современных растительных покровов?
- 3 Опишите цикл развития сосны обыкновенной. Что позволяет данному виду занимать широкую экологическую нишу?
- 4 Назовите наиболее частых представителей голосеменных и практическое значение для человека

5.7 Отдел Покрытосеменные. Деление на классы Двудольных и Однодольных. Основы систематики цветковых растений

Покрытосеменные, или цветковые растения являются наиболее крупным отделом растительного царства, насчитывающим более 350 семейств, 13 тысяч родов и до 240 тысяч видов. На суше цветковые часто доминируют в растительном покрове, только в немногих сообществах и типах растительности они уступают господство по общей массе другим группам растений – в хвойных лесах голосеменным, в некоторых типах тундр и на сфагновых болотах – мохообразным.

Покрытосеменные растения отличаются необычайным полиморфизмом, эволюционной пластичностью и могут существовать в разнообразных условиях обитания. Это единственная группа среди высших растений, представители которой сумели вторично освоить морскую среду, где стали доминировать на огромных акваториях.

Разнообразие размеров и жизненных форм цветковых растений, их приспособлений к конкретным условиям обитания велико. Представитель семейства рясковых – ряска малая (*Lemna minor*) не превышает 3-5 мм в длину и похожа на свободноплавающие слоевищные растения – мхи или водоросли. С другой стороны, гигантские эвкалипты (виды рода *Eucalyptus* из семейства миртовые *Myrtaceae*) вырастают высотой до 100 м, длина побегов тропических лиан – ротанговых пальм измеряется сотнями метров. Среди покрытосеменных преобладают автотрофы, но встречаются полупаразиты, паразиты и сапротрофы, полностью утратившие хлорофилл и способность к фотосинтезу. Среди покрытосеменных имеются также эпифиты и эпифиллы (эпифиты, живущие на листьях других растений), деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и травы (многолетники и однолетники), плотоядные растения с их разнообразными приспособлениями для улавливания и переваривания мелких животных.

Отмечены разнообразные приспособления видов цветковых растений к опылению строго определенными агентами, к распространению плодов и семян, к перенесению неблагоприятных климатических периодов. Эти особенности дают цветковым растениям возможность полностью реализовать свой эволюционно-адаптационный потенциал. Ни одна другая группа растений не смогла выработать такого разнообразия приспособлений к определенным факторам среды.

Существенным признаком покрытосеменных считают цветок – отсюда одно из названий отдела – *Anthophyta* (*antos* – цветок, *phyton* – растение). Происхождение цветка как особого органа – это одна из ключевых проблем морфологии и филогении покрытосеменных. Дискуссии по этому вопросу, начавшиеся еще в XVIII в., продолжаются и в настоящее время.

Сторонники *эвантовой* теории считают первичным крупный обоеполый цветок, опыляемый насекомыми, с большим и часто неопределенным числом свободных частей, и тогда цветки однополые, олигомерные, голые рассматриваются как результат более поздних этапов редуccionной эволюции.

Сторонники *псевдантовой* теории полагают, что эволюционные трансформации выражались в постепенном усложнении структуры цветка от однополых, анемофильных, с небольшим числом частей к обоеполым, полимерным, энтомофильным, с хорошо развитым околоцветником.

На тканевом уровне подавляющее большинство покрытосеменных характеризуется наличием в ксилеме сосудов, тогда как почти у всех голосеменных проводящие элементы древесины представлены только трахеидами. Только у немногих цветковых проводящая система ксилемы гомоксильная, бессосудистая, унаследовавшая примитивность от предковых голосеменных форм.

Паренхиматизация цветковых позволила выработать специальные запасные ткани и травянистые жизненные формы. В отличие от древесных растений, у трав возможно сокращение онтогенеза и ускорение темпов

эволюции; травянистые растения способны существовать в таких крайних условиях среды, в которых деревья и кустарники жить не могут.

Остается нерешенной проблема геологического возраста цветковых растений. Считалось, что покрытосеменные растения возникли раньше мелового периода – в триасе или палеозое (255-210 млн. лет назад). Позже, в меловой период (145-63 млн. лет назад), покрытосеменные дали мощную вспышку развития и сформировали свое современное разнообразие.

Предполагают, что родиной цветковых могли быть тропические или субтропические регионы Земли. Исследователи считают, что это были районы тропической Юго-Восточной и Восточной Азии и Меланезия. В этом районе сосредоточены древние и считающиеся примитивными таксоны цветковых. Вероятно, что отсюда шла миграция древнейших цветковых в другие области Земли. Еще одна точка зрения заключается в признании центром происхождения покрытосеменных [древнего континента Южного полушария – Гондваны. Считается, что цветковые могли возникнуть и расселиться по этому обширному континенту до начала раскола Гондваны на современные континенты Южного полушария.

В настоящем учебном пособии принята система цветковых растений, разработанная А.Л.Тахтаджяном в 1987 г. (рис. 119).

Цветковые образуют основную массу растительного вещества биосферы. Общее число описанных видов цветковых превышает 250 тыс. Они объединены в 2 класса, 12 подклассов и 540 семейств. Цветковые характеризуются большим морфологическим разнообразием, представлены различными жизненными формами и широтой спектра условий среды, в которых они могут обитать. Цветковые растут в самых экстремальных условиях: в высокогорьях, в пустынях, на засоленных почвах. Они способны к быстрому заселению незанятых местообитаний.

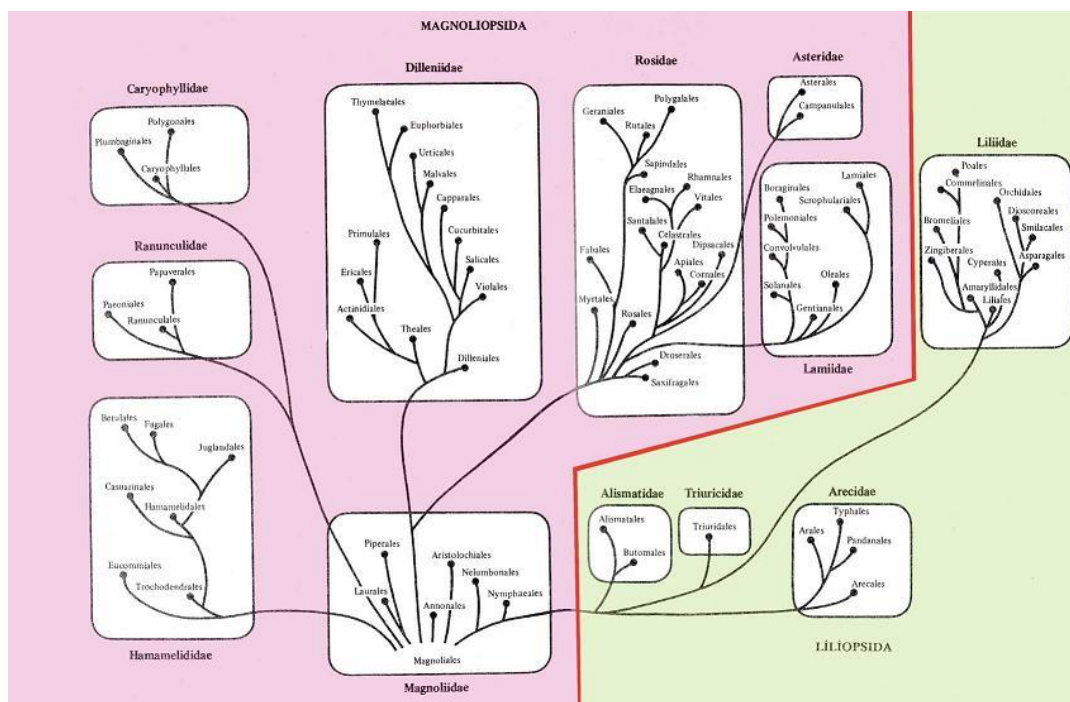


Рисунок 119 - Система покрытосеменных растений (по А.Л. Тахтаджяну)

Важнейшие черты организации цветковых растений, которые обеспечили ведущее положение в биосфере:

- **цветок** (обеспечивает бесполое и половое размножение и образование семян);

- **сильная редукция гаметофитов** (развиваются в цветке; мужской – пыльцевое зерно, женский - зародышевый мешок);

- **система переноса мужских гаметофитов к женским** (перенос пыльцы на рыльце пестика не только с помощью ветра - анемофилия, но и насекомыми - энтомофилия);

- **образование завязи** (защита женского гаметофита) и впоследствии - **плода** (защита и распространение семян).

- **совершенство семян** (наличие эндосперма, способность к длительному покою, приспособления для распространения);

- **развитая проводящая система и средства экономии воды** (сосуды и ситовидные трубки с клетками-спутницами; кутикула, устьица, опушение);

- **развитая корневая система** (разветвление и проникновение на большую глубину, симбиоз с грибами и бактериями);

- **развитый листовой аппарат** (большая поверхность, многоярусное расположение, совершенная внутренняя структура);

- **разнообразие жизненных форм** (деревья, кустарники, травы многолетние и однолетние);

Главнейшие таксономические группы цветковых представлены в таблицах 3 и 4.

Таблица 3 – Таксономические группы покрытосеменных растений

Класс 1. Магнолиописиды (<i>Magnoliopsida</i>), или Двудольные (<i>Dicotyledones</i>)	Класс 2. Лилиописиды (<i>Liliopsida</i>), или Однодольные (<i>Monocotyledones</i>)
Подкласс 1. Магнолииды – <i>Magnoliidae</i>	Подкласс 1. Аλισматиды – <i>Alismatidae</i>
Подкласс 2. Ранункулиды – <i>Ranunculidae</i>	Подкласс 2. Триурииды – <i>Triurididae</i>
Подкласс 3. Кариофиллиды – <i>Caryophyllidae</i>	Подкласс 3. Лилииды – <i>Liliidae</i>
Подкласс 4. Гамамелидиды – <i>Hamamelididae</i>	Подкласс 4. Арециды - <i>Arecidae</i>
Подкласс 5. Дилленииды – <i>Dilleniidae</i>	-
Подкласс 6. Розиды – <i>Rosidae</i>	
Подкласс 7. Ламииды – <i>Lamiidae</i>	
Подкласс 8. Астериды – <i>Asteridae</i>	

Таблица 4 - Сравнительная характеристика однодольных и двудольных

Признак	Двудольные	Однодольные
Количество семядолей в зародыше	две	одна
Цветок	чаще всего 5- или 4-членные, редко 3-членные	чаще всего 3-членные, очень редко 4-членные
Анатомическое строение осевых органов	камбий есть; строение вторичное (пучковое или непучковое), пучки располагаются строго в один круг	камбия нет; строение первичное (пучковое), пучки более чем в один круг
Жилкование листа	перистое или пальчатое	параллельное или дуговое
Корневая система	стержневая или кистекорневая	мочковатая
Жизненная форма	от деревьев до однолетних трав	многолетние и однолетние травы, редко древовидные
Число семейств	418	122
Число родов	10 тысяч	3 тысячи
Число видов	190 тысяч	63 тысячи

Контрольные вопросы:

- 1 Какие черты организации цветковых растений привели их к господству в растительном покрове?
- 2 Назовите прогрессивные признаки в строении однодольных растений.
- 3 Какие основные направления использования цветковых растений человеком вы знаете?
- 4 Назовите основные группы различий между однодольными и двудольными растениями.

5.8 Класс Двудольные. Характеристика семейств Магнолиевые, Лимонниковые, Лавровые, Нимфейные, типичные представители и практическое значение

Класс *Magnoliopsida* (магнолиописиды) – Двудольные (*Dicotyledones*)

Подкласс Магнолииды – *Magnoliidae*

Порядок Магнолиевые – *Magnoliales*

Семейство Магнолиевые – *Magnoliaceae*

Семейство включает 12 родов и около 240 видов. Распространение - субтропики и тропики, центр разнообразия – Юго-Восточная Азия.

На территории бывшего СССР произрастает 1 вид - магнолия обратнояйцевидная (*Magnolia obovata*), которая растет на острове Кунашир (Курильские острова) (рис. 120).



Рисунок 120 – Внешний вид магнолии обратно-яйцевидной

Жизненные формы - деревья и кустарники, вечнозеленые и листопадные. Листья – простые, очередные, с крупными рано опадающими прилистниками. Цветки - одиночные, терминальные или пазушные, обоеполые, околоцветник простой, венчиковидный, редко подразделенный на чашечку и венчик, 3-6 членный, его сегменты располагаются циклически в 1 или 2 кругах; тычинки и плодолистики (карпеллы) многочисленные, располагаются на выпуклом (коническом) цветоложе спирально.

Важнейшие роды – магнолия (*Magnolia*), тюльпанное дерево (*Liriodendron*).

Хозяйственное значение:

Лекарственные - магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora*), препараты из ее листьев используются при лечении гипертонии.

Декоративные - магнолия крупноцветковая (*M. grandiflora*), выращивается в садах и парках Черноморского побережья.

Порядок Лимонниковые – Schisandrales

Семейство Лимонниковые – Shisandraceae

Семейство состоит из 2 родов и 47 видов. Распространение - страны Восточной Азии. Жизненные формы – вечнозеленые или листопадные вьющиеся кустарники. На территории СНГ произрастает один из видов - лимонник китайский (*Schisandra chinensis*) произрастает в Приморском и Хабаровском краях, Сахалинской и Амурской областях (рис. 121).



Рисунок 121 – Внешний вид лимонника китайского

Листья - простые, очередные, цельные. Цветки – пазушные, одиночные, реже по два, раздельнополые, околоцветник из 5-24 листочков; андроцей из 4-80 тычинок, обычно срастающихся между собой, гинецей из многочисленных (12-300) плодолистиков (карпелл), завязь верхняя. Плоды – сочная многолистовка, в виде гроздевидной кисти, состоящая из ягодообразных 1-2 семянных плодиков.

Важнейшие роды – лимонник (*Schisandra*).

Хозяйственное значение:

Лекарственные – лимонник китайский (*Schisandra chinensis*), его плоды и семена используют для получения настойки, стимулирующей и тонизирующей центральную нервную систему.

Порядок Лавровые – Laurales

С е м е й с т в о Лавровые – Lauraceae

Семейство включает 45 родов и около 2500-3000 видов. Распространение – субтропики и тропики. Жизненные формы - деревья, кустарники, травянистые лианы. Листья - очередные, простые, цельные, кожистые. Соцветия – метельчатые, кистевидные или зонтиковидные. Цветки - обоеполые и однополые, околоцветник из 4-6 сегментов, в слабо дифференцированных кругах; тычинки располагаются в 4 кругах, гинецей монокарпный, завязь полунижняя. Плоды – костянка или ягодообразный, редко плод сухой.

Важнейшие роды – лавр (*Laurus*), коричник (*Cinnamomum*), авокадо (*Persea*) (рис. 122).



Рисунок 122 – Внешний вид авокадо американского (А), лавра благородного (Б) и коричника камфорного (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – лавр благородный (*Laurus nobilis*), его листья содержат эфирные масла, входят в состав БАДов, применяемых для профилактики и вспомогательного лечения заболеваний органов пищеварения; коричник камфорный (*Cinnamomum camphora*) - источник натуральной камфоры;

Пищевые - лавр благородный (*Laurus nobilis*), его листья излюбленная приправа; коричник цейлонский (*Cinnamomum zeylanicum*), его кора замечательная пряность; авокадо, персея американская (*Persea americana*), его плоды содержат легко усваиваемые масла и являются ценным диетическим продуктом.

Порядок Нимфейные – Nymphaeales

Семейство Нимфейные – Nymphaeaceae

Семейство включает 5 родов и около 70 видов. Распространение – пресноводные водоемы всех материков от тропиков до зоны тундр. Жизненные формы – однолетние или многолетние травянистые растения с плавающими на поверхности воды листьями и мощными корневищами. Листья – очередные, длинночерешковые, цельные. Цветки - крупные, обоеполые, актиноморфные. Околоцветник двойной, чашелистиков 4 - 5 (зеленые или окрашенные), лепестков много и расположены они по спирали (иногда лепестки редуцированы до небольших чешуек); тычинки многочисленные, располагаются по спирали (у большинства кувшинок за счет постепенного расширения нити и редукции пыльников превращаются к периферии цветка в лепестки), гинецей ценокарпный, завязь верхняя, полунижняя и нижняя, состоящая из 5-35 сросшихся плодолистиков. Опыление - перекрестное при помощи жуков и самоопыление. Плоды – синкарпная ягодообразная многолистовка; семена распространяются птицами, рыбами, водой.

Важнейшие роды – кубышка (*Nuphar*), кувшинка (*Nymphaea*), виктория (*Victoria*) (рис. 123).



А



Б

Рисунок 123 – Внешний вид кувшинки белой (А) и кубышки желтой (Б)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – кубышка желтая (*Nymphaea lutea*), ее корневища используют для получения медицинских препаратов, применяемых как бактерицидное и противозачаточное средство.

Декоративные – виктория царственная (*Victoria amazonica*) и виктория Крусa (*V. spiciana*), введены в культуру в оранжерейных условиях, имеют гигантские, лежащие на воде округлые листья (до 2 м в диаметре) с краями, загнутыми вверх. Цветки достигают 35 см в диаметре.

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Магнолиевые.
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Лавровые.
- 3 Укажите типичные черты строения растений сем. Нимфейные.
- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Магнолиевые?
- 5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Лавровые?
- 6 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Нимфейные?

5.9 Характеристика семейств Барбарисовые, Лютиковые, Маковые, Гвоздичные, типичные представители и практическое значение

Подкласс Ранункулиды – *Ranunculidae*

Порядок Лютиковые – *Ranunculales*

Семейство Барбарисовые – *Berberidaceae*

Семейство включает 14 родов и около 650 видов. Распространение – в умеренном и субтропическом климате Северного полушария. Жизненные

формы – травы, кустарники и небольшие деревья. Листья – простые или сложные, часть их видоизменена в острые колючки. Цветки – одиночные или в цимбидных соцветиях, обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, циклический, чашечка и венчик 3-членные, лепестки в основании обычно имеют нектарники; тычинок 6, расположенных в двух кругах, гинецей из 1 плодолистика (монокарпный), завязь верхняя. Опыление – насекомыми, ветром. Плоды – ягодообразный.

Важнейшие роды – магония (*Mahonia*), подофилл (*Podophyllum*), барбарис (*Berberis*) (рис. 124).

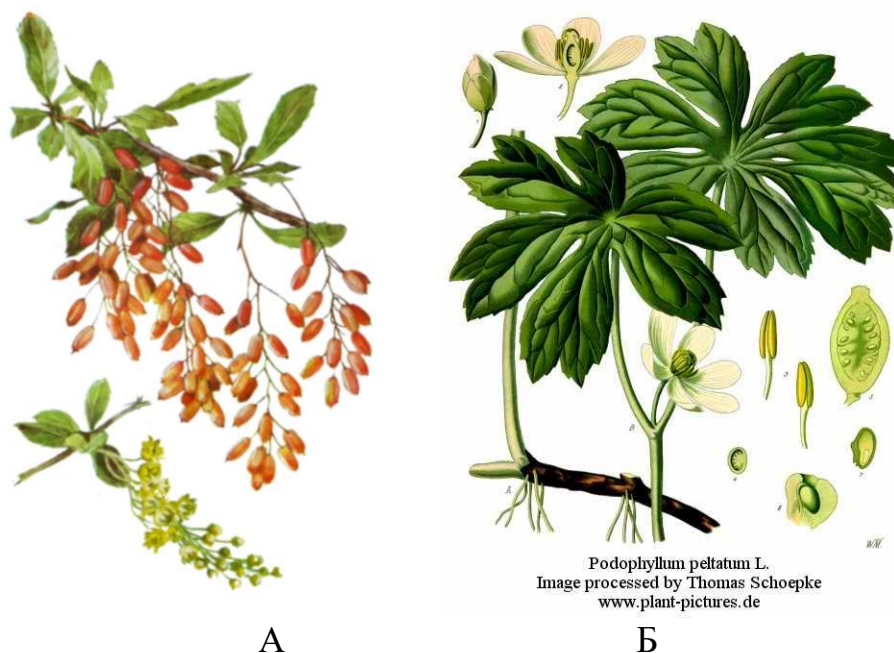


Рисунок 124 – Внешний вид барбариса обыкновенного (А) и подофилла щитовидного (Б)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – подофилл щитовидный (*Podophyllum peltatum*), его корневища с корнями используют для приготовления препаратов, применяемых при заболеваниях печени и при лечении новообразований; листья и корни барбариса обыкновенного (*Berberis vulgaris*) содержат алкалоид берберин и применяются для приготовления препаратов, обладающих седативным, желчегонным, мочегонным и противовоспалительным действием.

Пищевые – плоды некоторых видов магонии (*Mahonia*) используют в пищевой промышленности для приготовления соков, джемов, вина; плоды барбариса используют в восточной кухне.

Семейство Лютиковые – *Ranunculaceae*

Семейство включает 66 родов и более 2000 видов. Распространение – в областях умеренного климата Северного полушария, часто по сырым местам. Жизненные формы – чаще многолетние травы, реже – лианы, редко одно-двулетние травы и полукустарники. Листья - очередные, простые, рассеченные,

раздельные, лопастные, реже цельные, без прилистников. Соцветия - чаще цимбидные, редко ботриоидные кистевидные или метельчатые, реже цветки одиночные. Цветки - обоеполые, актиноморфные, изредка зигоморфные, околоцветник двойной или простой, чашелистиков от 2 до 6, лепестков обычно 5, иногда они частично редуцируются и превращаются в нектарники; тычинки многочисленные и располагаются спирально, гинецей апокарпный, завязь верхняя, плодолистиков от одного до множества. Опыление – насекомыми, ветром. Плоды - многоорешек, многолистовка, сочная однолистовка; распространяются ветром, водой, животными.

Важнейшие роды – аконит (*Aconitum*), адонис (*Adonis*), ветреница (*Anemone*), калужница (*Caltha*), живокость (*Delphinium*), лютик (*Ranunculus*), василистник (*Thalictrum*), прострел (*Pulsatilla*) (рис. 125).

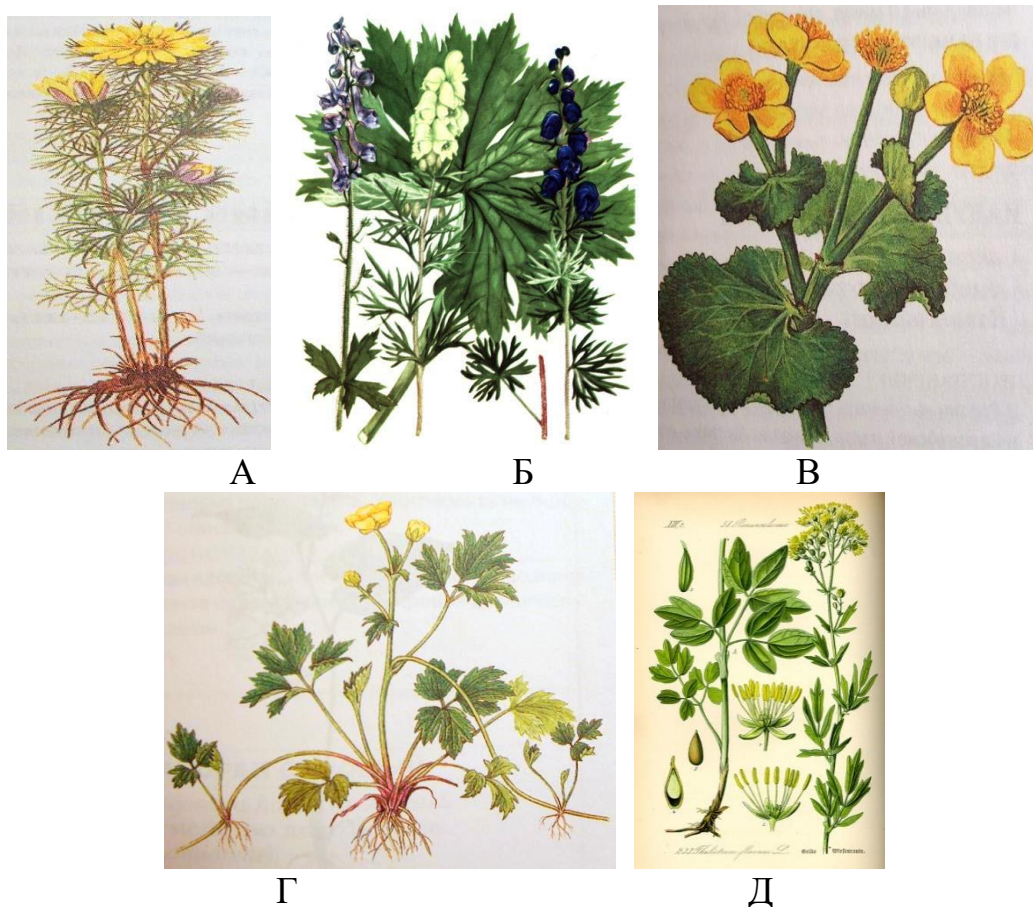


Рисунок 125 – Внешний вид адониса весеннего (А), аконита северного (Б), калужницы болотной (В), лютика ползучего (Г), василистника светлого (Д)

Хозяйственное значение:

Лекарственные - виды рода аконит (*Aconitum*) и живокость (*Delphinium*) содержат алкалоиды, которые применяются для лечения заболеваний нервной системы; адонис (горицвет) весенний (*Adonis vernalis*) содержит сердечные гликозиды, обладающие кардиотоническим и седативным действием.

Декоративные - в открытом грунте широко культивируются виды аконита, живокости, водосбора (*Aquilegia*).

Порядок Маковые – Papaverales

Семейство Маковые – *Papaveraceae*

Семейство состоит из 26 родов, включает более 250 видов. Распространение – главным образом в Северном полушарии. Жизненные формы – травы, иногда кустарники и небольшие деревья. Травянистые растения, в млечниках содержат латекс (млечный сок). Листья – очередные, простые, часто более или менее рассеченные, без прилистников. Цветки – одиночные, обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, чашечка из 2-3, часто целиком сросшихся чашелистиков, венчик состоит из 4 (реже 6-12) лепестков, редко венчик отсутствует; тычинки многочисленные (редко 6), гинецей ценокарпный из 2 и более плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми, ветром. Плоды – коробочка.

Важнейшие роды – мак (*Papaver*), чистотел (*Chelidonium*), маклейя (*Macleaya*) (рис. 126).

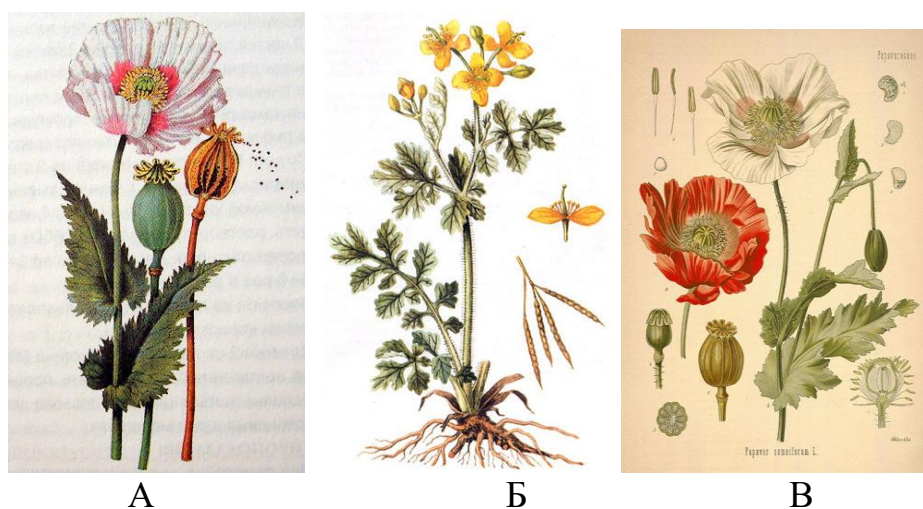


Рисунок 126 – Внешний вид мака самосейки (А), чистотела большого (Б), мака снотворного (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – маковые содержат в млечном соке алкалоиды наркотического действия (морфин, кодеин, папаверин и др.).

Чистотел большой (*Chelidonium majus*) - используется для получения препаратов, оказывающих желчегонное, бактерицидное, наружное противовоспалительное, антиаллергическое действие; мак снотворный (*Papaver somniferum*) - используется для получения препаратов, обладающих сильным болеутоляющим, успокаивающим действием; виды рода маклейя (*Macleaya*) - используются для получения препаратов, обладающих антибактериальной и антимикробной активностью.

Пищевые и технические – мак снотворный (*Papaver somniferum*), его семена содержат 40-50 % жирного масла.

Декоративные – в открытом грунте широко культивируются виды, не содержащие наркотических веществ – мак восточный и альпийский, эшшольция калифорнийская.

Подкласс Кариофиллиды – *Caryophyllidae*

Порядок Гвоздичные – *Caryophyllales*

Семейство Гвоздичные – *Caryophyllaceae*

Семейство большое, включает 80 родов и более 2000 видов. Распространение – по всему миру, главным образом, в умеренных областях Северного полушария. Жизненные формы – одно- и многолетние травы, реже кустарники. Листья – супротивные, редко очередные (тогда имеют пленчатые прилистники), простые, цельные. Соцветия – дихазальные, редко цветки одиночные. Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, чашечка из 5 сросшихся или свободных чашелистиков, венчик состоит из 5 лепестков, редко венчик отсутствует (у некоторых видов в месте перехода широкого отгиба в ноготок имеются пленчатые придатки, образующие привенчик); тычинок 4-5 или 10 в одном или двух кругах, гинецей ценокарпный из 2-5 плодолистиков с преимущественно свободными столбиками, завязь верхняя. Опыление – насекомыми, реже самоопыление. Плоды – коробочка; семена распространяются в основном ветром и муравьями.

Важнейшие роды – гвоздика (*Dianthus*), ясколка (*Cerastium*), дрема (*Melandrium*), мыльнянка (*Saponaria*), смолевка (*Silene*), звездчатка (*Stellaria*) (рис. 127).

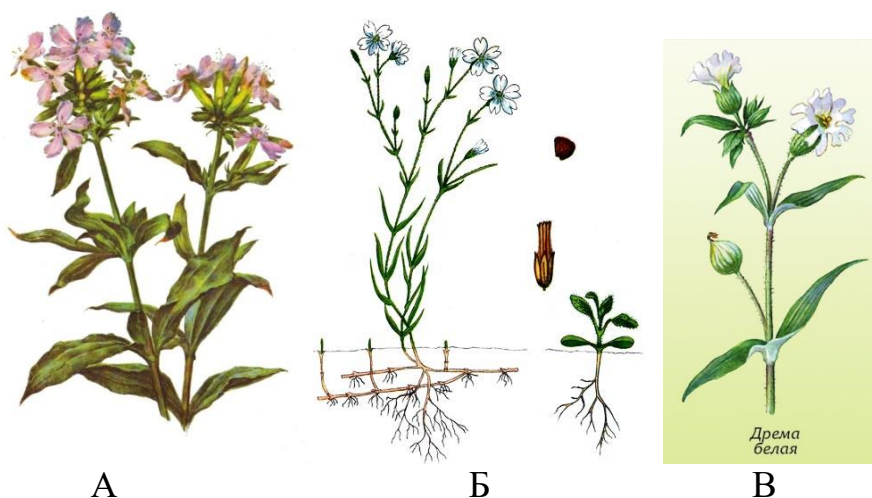


Рисунок 127 - Внешний вид мыльнянки лекарственной (А), ясколки луговой (Б), дремы белой (В)

Хозяйственное значение:

Декоративные - виды рода гвоздика (*Dianthus*).

Технические - в побегах многих гвоздичных накапливается значительное количество тритерпеновых сапонинов (при встряхивании с водой образуют стойкую пену), используемых для технических нужд.

Лекарственные – мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinalis*). Вид используют при желтухе, заболеваниях дыхательных путей, болях в суставах и нарушении обмена веществ. При болезнях селезенки или печени употребляют

отвар из корня мыльнянки. В виде ванн, порошка, мази и примочек - при чесотке, экземе, фурункулезе, дерматите и кожной сыпи.

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Барбарисовых.
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Лютиковых.
- 3 Укажите типичные черты строения растений сем. Маковых.
- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Барбарисовых?
- 5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Лютиковых?
- 6 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Маковых?
- 7 Какие роды и виды характерны для сем. Гвоздичные?

5.10 Характеристика семейств Гречишные, Буковые, Березовые, Зверобойные, Фиалковые, типичные представители и практическое значение

Порядок Гречишные - *Polygonales*

Семейство Гречишные - *Polygonaceae*

Крупное семейство, включающее 30-35 родов и приблизительно 1000 видов. Распространение - по всему миру, но главным образом в умеренных областях Северного полушария. Жизненные формы - одно- и многолетние травы, реже кустарники, лианы и деревья. Листья - очередные, простые, цельные. Характерный признак - раструб (образован прилистниками, которые срастаются в пленчатую трубку различной формы и охватывают стебель над узлом). Соцветия - ботриоидные либо цимоидные, кистевидные или метельчатые; реже цветки одиночные в пазухах листьев. Цветки - обоеполые или однополые, актиноморфные, околоцветник простой, обычно с зелеными или окрашенными долями, слегка срастающимися при основании, число листочков варьирует от 2 до 6; тычинок от 3 до 9 (между их основаниями нередко располагается нектарный диск или отдельные нектарники), гинецей ценокарпный из 2-3 плодолистиков (с одним семязачатком), столбики свободные или сросшиеся, завязь верхняя. Опыление - насекомыми, ветром. Плоды - гранистый орех (число граней равно числу плодолистиков); распространяются ветром, реже водой и животными.

Важнейшие роды - щавель (*Rumex*), горец (*Polygonum*), ревень (*Rheum*), гречиха (*Fagopyrum*) (рис. 128).

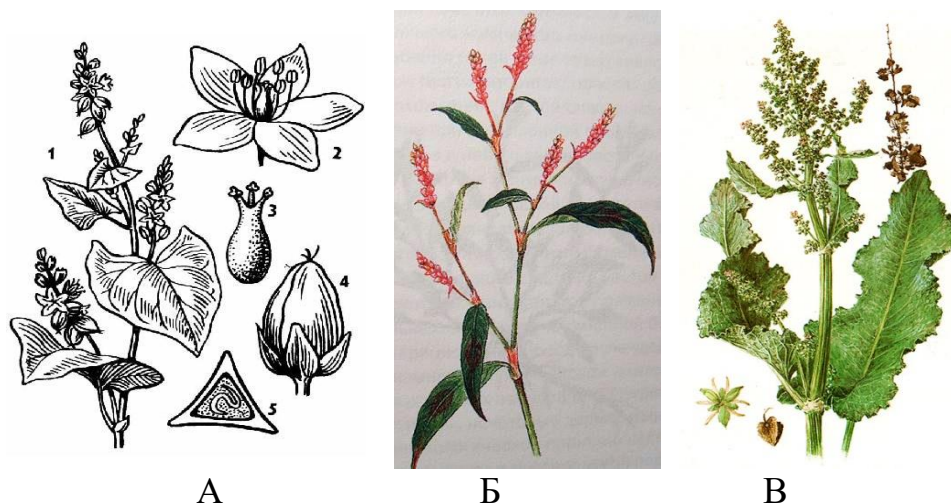


Рисунок 128 – Внешний вид гречихи посевной (А), горца птичьего (Б) и щавеля конского (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – горец перечный (*Polygonum hydropiper*), горец почечуйный (*P. persicaria*) и горец птичий (*P. aviculare*) содержат флавоноиды, дубильные вещества, витамины С и К и используются для получения препаратов, обладающих кровоостанавливающим действием; корневища змеевика большого (*Bistorta major*) используют для получения препаратов, обладающих вяжущим, кровоостанавливающим и противовоспалительным действием; щавель конский (*Rumex confertus*) и ревень дланевидный (*Rheum palmatum*) содержат антрагликозиды, дубильные вещества и используются для получения препаратов, обладающих слабительным действием.

Пищевые – гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*) - широко распространенное крупяное растение; употребляют в пищу листья щавеля кислого (*Rumex acetosa*) и черешки ревеней (*Rheum*).

Подкласс Гамамелидиды – Hamamelididae

Порядок Буковые – Fagales

Семейство Буковые – Fagaceae

Семейство состоит из 8 родов и 950 видов. Распространение – в умеренных, тропических и субтропических странах обоих полушарий. Жизненные формы – деревья, реже кустарники. Листья - очередные, простые, цельные или перистораздельные, кожистые, с рано опадающими прилистниками. Соцветия – сережковидные и головчатые тирсы. Цветки - раздельнополые, околоцветник невзрачный из 4-7 листочков; мужские цветки имеют от 4 до 15 тычинок, женские - 3 реже 6 плодолистиков, гинецей ценокарпный, завязь нижняя. Опыление - ветром. Плоды – орех (желудь), заключенный в плюску; распространяются животными.

Важнейшие роды: дуб (*Quercus*), бук (*Fagus*), каштан (*Castanea*) (рис. 129).

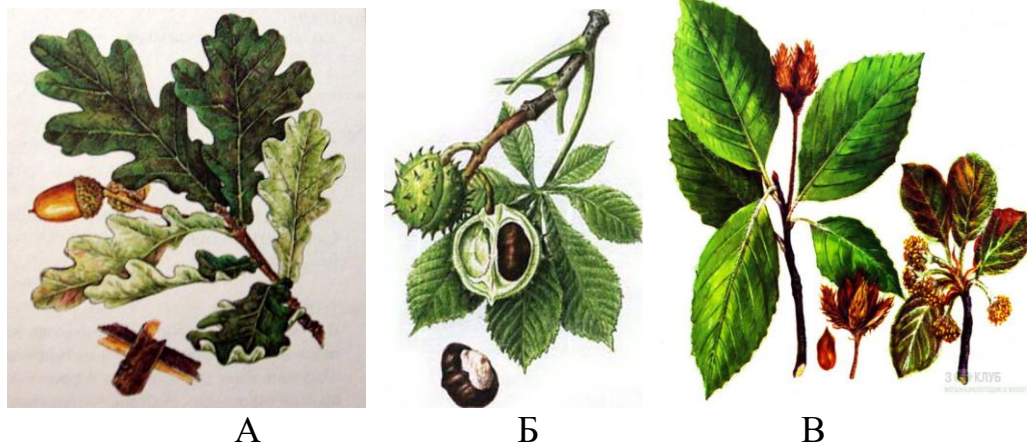


Рисунок 129 – Внешний вид дуба обыкновенного (А), каштана гладкого (Б) и бука европейского (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные - дуб черешчатый (обыкновенный) (*Quercus robur*), его кора богата дубильными веществами, которые обладают вяжущим действием; галлы, образующиеся на листьях дуба красильного (*Q. infectoria*) при повреждении их личинками насекомых, служат источником медицинского танина.

Технические – дуб пробковый (*Q. suber*), дает высококачественную пробку, виды буковых дают ценную древесину для строительства, изготовления мебели, паркета и т.д.

Пищевые – орехи каштана настоящего (*Castanea sativa*) ценный пищевой продукт.

Кормовые – орехи дубов (желуди) и бука служат калорийным кормом для животных.

Порядок Березовые

Семейство Березовые – *Betulaceae*

Семейство включает 6 родов и около 200 видов. Распространение – во внетропических областях Северного полушария. Жизненные формы – деревья, кустарники. Листья – очередные, простые, обычно опадающими прилистниками. Соцветия – сложные, состоящие из редуцированных дихазиев, мужские – сережковидные, женские – шишковидные. Цветки – мелкие, околоцветник чашечковидный из 2-4 чешуевидных листочков (или отсутствует); мужские цветки имеют от 2 до многих тычинок, женские – ценокарпный гинецей из 2 плодолистиков, завязь нижняя. Опыление – ветром. Плоды – орех; распространяются ветром и животными.

Важнейшие роды – ольха (*Alnus*), лещина (*Corylus*), береза (*Betula*) (рис. 130).



Рисунок 130 – Внешний вид березы повислой (А), ольхи серой (Б), лещины обыкновенной (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – береза повислая (*Betula pendula*) и береза пушистая (*B. pubescens*), их почки, листья используют для получения препаратов, оказывающих мочегонное, желчегонное, отхаркивающее, потогонное и противовоспалительное действие. Деготь, получаемый из древесины путем сухой перегонки, применяют при лечении кожных заболеваний. Соплодия ольхи клейкой (*Alnus glutinosa*) и ольхи серой (*A. incana*) содержат дубильные вещества и используются для приготовления препаратов, обладающих вяжущим действием.

Технические – применение находят прочная и красивая древесина и береста березы, а также древесина ольхи и лещины.

Пищевые – плоды лещины (фундук) богаты жирными маслами и используются в пищу.

Подкласс Дилленииды – Dilleniidae

Порядок Чайные – Theales

Семейство Зверобойные - Hypericaceae

Семейство включает 9 родов и около 400 видов. Распространение – древесные представители семейства обитают в тропиках и отчасти в субтропиках; травянистые – в зоне умеренного климата. Жизненные формы – деревья, травы. Листья – супротивные, цельные, нередко с просвечивающими точками – вместилищами секрета, который имеет различный химический состав. Соцветия – щитковидные или пирамидальные тирсы. Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, 5-членный, доли его свободные, либо венчик или же чашечка при основании сростаются, тычинки многочисленные, сростаются при основании в 3-5 пучков, гинецей ценокарпный из 3-5 плодолистиков, столбики обычно свободные, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – коробочка, ягода; семена распространяются ветром.

Важнейшие роды – зверобой (*Hypericum*) (рис. 131).

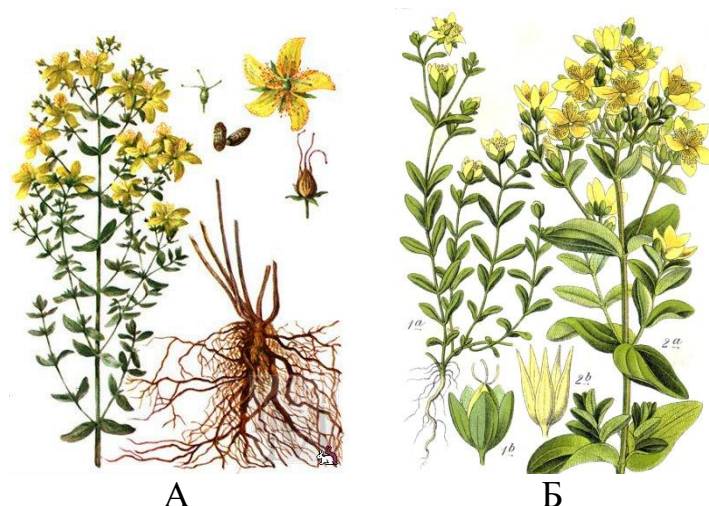


Рисунок 131 – Внешний вид зверобоя продырявленного (А) и зверобоя крапчатого (Б)

Хозяйственное значение:

Лекарственные - зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*) и зверобой крапчатый (*H. maculatum*) используются для получения препаратов, обладающих антисептическим, антидепрессивным и противовоспалительным действием.

Порядок Фиалковые – Violales

Семейство Фиалковые – Violaceae

Семейство включает 29 родов и около 900 видов. Распространение – по всему миру. Жизненные формы – деревья (в тропиках), кустарники, лианы и травы. Листья – простые, очередные, цельные, с прилистниками. Соцветия – кисти (или цветки одиночные, на цветоножках, выходящих из пазух листьев). Цветки – обоеполые, актиноморфные или зигоморфные (только у видов рода фиалка), околоцветник двойной, чашелистиков и лепестков по 5; тычинок 5, они различны по длине, свободные или сросшиеся тычиночными нитями в короткий цилиндр, гинецей ценокарпный из 3 плодолистиков, завязь верхняя, одногнездная с многочисленными семязачатками, столбик один. Опыление – насекомыми, самоопыление. Плоды – коробочка, вскрывающаяся 3 створками; семена распространяются муравьями.

Важнейшие роды – фиалка (*Viola*) (рис. 132)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – фиалка трехцветная (*Viola tricolor*) и фиалка полевая (*V. arvensis*) содержат эфирные масла, флавоноиды и применяются для приготовления препаратов, обладающих отхаркивающим и мочегонным действием.

Декоративные – виды рода фиалка («анютины глазки») используются в цветоводстве.



Рисунок 132 – Внешний вид фиалки трехцветной (А) и фиалки полевой (Б)

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Гречишные.
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Буковые.
- 3 Укажите типичные черты строения растений сем. Березовые и Зверобойные.
- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Фиалковые?
- 5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Зверобойные?
- 6 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Березовые и Буковые?
- 7 Какие роды и виды характерны для сем. Гречишные?

5.11 Характеристика семейств Крестоцветные, Вересковые, Мальвовые, Крапивные, типичные представители и практическое значение

Семейство Крестоцветные – *Brassicaceae*

Крупное семейство, включающее 380 родов и более 3000 видов. Распространение – по всему миру. Жизненные формы – многолетние и однолетние травы, реже полукустарники. Листья – очередные, простые, часто сильно рассеченные, без прилистников, голые или с разнообразным опушением (звездчатые волоски). Соцветия – кисть. Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, четырехчленный, чашелистики в двух кругах, свободные, у основания часто вздутые (во вздутии нектар), лепестков 4, свободные, располагаются крестообразно (отсюда и название семейства); тычинок 6, из них 2 короткие в наружном круге, и 4 более длинные во

внутреннем круге, гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – стручок или стручочек; семена распространяются ветром животными, водой.

Важнейшие роды – капуста (*Brassica*), редька (*Raphanus*), хрен (*Armoracia*), желтушник (*Erysimum*), ярутка (*Thlaspi*), гулявник (*Sisymbrium*), икотник (*Berteroa*), бурачок (*Alyssum*), пастушья сумка (*Capsella*) (рис. 133).

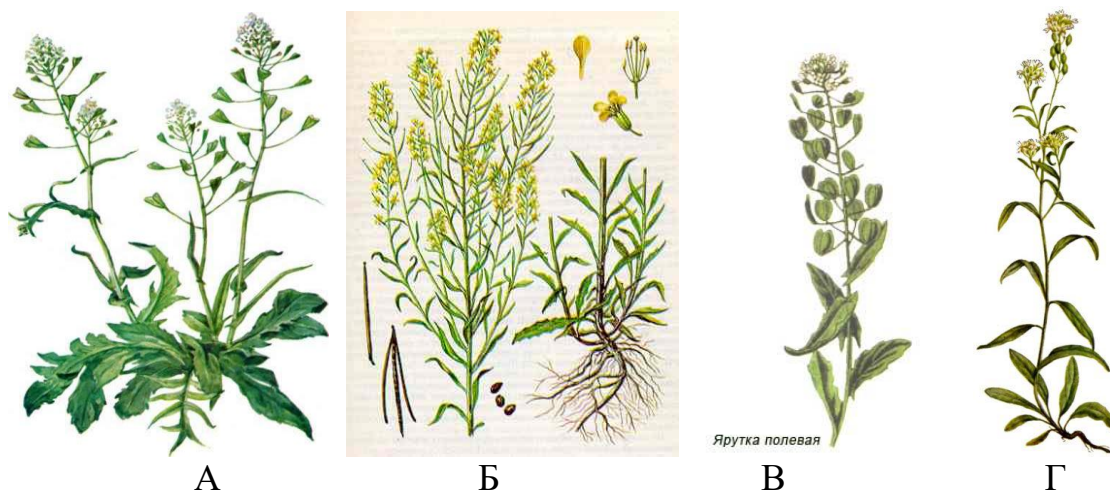


Рисунок 133 – Внешний вид пастушьей сумки (А), желтушника раскидистого (Б), ярутки полевой (В), икотника серого (Г)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – в официальной медицине находят применение: пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris*), которая содержит витамин К и обладает кровоостанавливающим действием; желтушник раскидистый (*Erysimum diffusum*) – содержит сердечные гликозиды, оказывающие кардиотоническое действие; из семян горчицы сарептской (*Brassica juncea*) получают эфирное масло (используется в мазях) и изготавливают горчицники.

Пищевые – известные овощные культуры - это виды из родов капуста (*Brassica*), редька (*Raphanus*), хрен (*Armoracia*); масличными являются виды горчиц, рыжик.

Многие представители этого семейства являются сорными растениями.

Порядок Вересковые – Ericales

Семейство Вересковые – Ericaceae

Семейство включает 140 родов и более 3500 видов. Распространение – по всему миру за исключением пустынных и степных районов. Большинство вересковых предпочитают кислые почвы. Характерно взаимополезное сожительство с грибами (микориза). Вересковые принято делить на три подсемейства: вересковые (*Ericoideae*), рододендровые (*Rhododendroideae*), брусничные (*Vaccinioideae*). Иногда брусничные выделяют в самостоятельное семейство. Жизненные формы – кустарники и полукустарники, реже травы и деревья. Листья – очередные, цельные, часто кожистые, у некоторых с завернутыми внутрь краями (эрикоидные листья). Соцветия – ботриоидные

(кисти или зонтики), редко цветки одиночные. Цветки – обоеполые, более или менее актиноморфные, околоцветник двойной, чашелистиков и лепестков 4-5; тычинок 8-10, гинецей ценокарпный из 4-5 плодолистиков, завязь верхняя (подсемейство рододендроновых и вересковых) или нижняя (подсемейство брусничных). Характерен нектарный диск, образованный основаниями лепестков. Пыльники часто имеют 2 рожковидных выроста и вскрываются клапанами. Опыление – насекомыми. Плоды – ягода (подсемейство брусничных), коробочка (подсемейство рододендроновых), коробочка и костянка (подсемейство вересковых).

Важнейшие роды - рододендрон (*Rhododendron*), багульник (*Ledum*), клюква (*Oxycoccus*), брусника (*Vaccinium*), толокнянка (*Arctostaphylos*) (рис. 134).

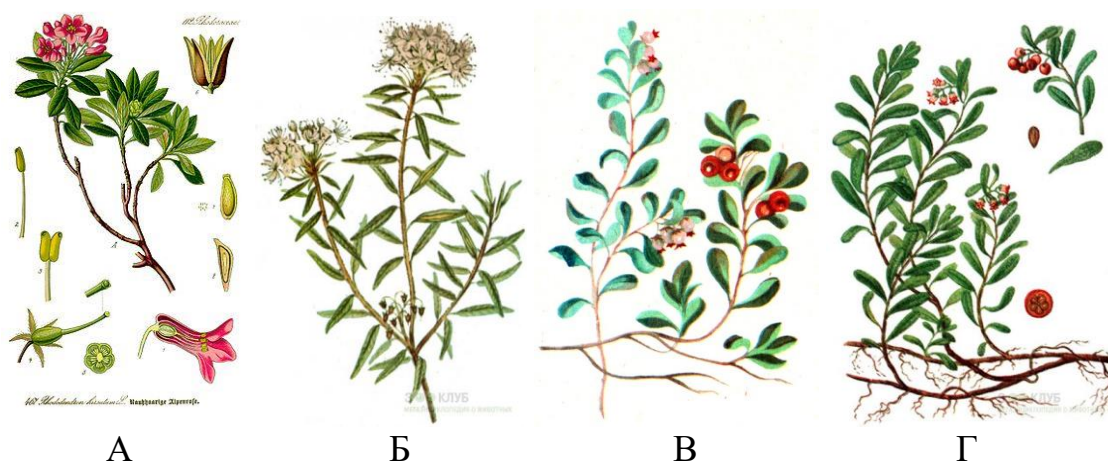


Рисунок 134 – Внешний вид рододендрона (А), багульника болотного (Б), брусники (В), толокнянки обыкновенной (Г)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – в официальной медицине листья и побеги толокнянки обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi*), брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) используют при заболеваниях почек; побеги багульника болотного (*Ledum palustre*) применяют при заболеваниях дыхательных путей, плоды черники (*Vaccinium myrtillus*) используют при желудочно-кишечных расстройствах и для повышения остроты зрения.

Пищевые – ценные ягодные растения: клюква болотная (*Oxycoccus palustris*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*), голубика (*Vaccinium uliginosum*).

Декоративные – виды рода рододендрон.

Порядок Мальвовые – Malvales

Семейство Мальвовые – Malvaceae

Крупное семейство, состоящее из 80 родов и около 1500-1600 видов. Распространение – довольно широко, но особенно обильно в Южной Америке. Жизненные формы – травы, кустарники, небольшие деревья (только в тропиках). Листья – очередные, простые, нередко лопастные, с прилистниками,

иногда густо опушенные звездчатыми и простыми волосками. Соцветия – цимбидные (часто цветки одиночные, сидящие в пазухах листьев). Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, пятичленный, чашечка из 5 сросшихся чашелистиков (нередко имеется подчашие из 3-5, реже 2 листочков), венчик из 5 свободных лепестков; тычинки многочисленные, срастаются в трубку, которая при основании кольцом прирастает к лепесткам, гинецей ценокарпный, плодolistиков от 5 до множества, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – коробочка.

Важнейшие роды – алтей (*Althaea*), хлопчатник (*Gossypium*), просвирник (*Malva*), хатьма (*Lavatera*), шток-роза (*Alcea*) (рис. 135).

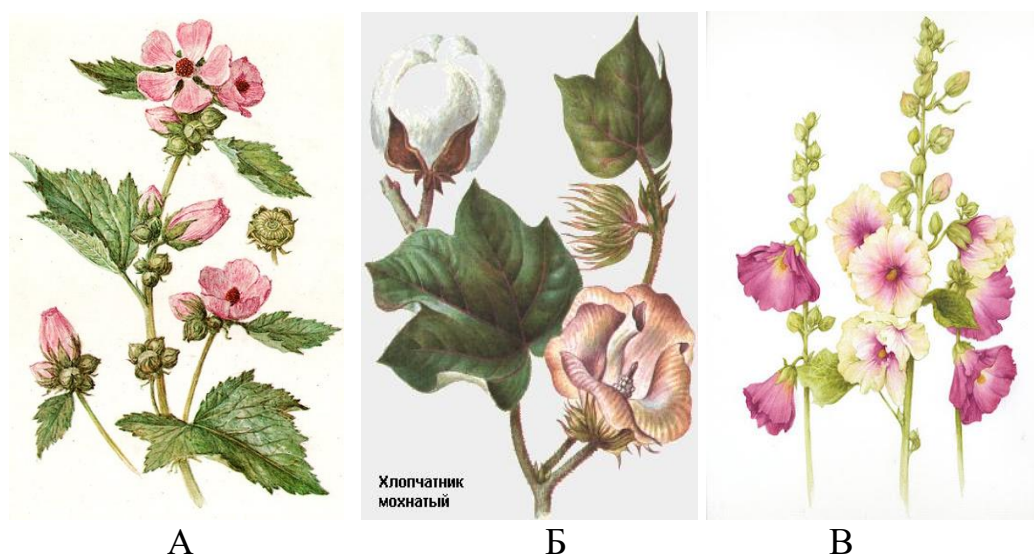


Рисунок 135 – Внешний вид алтея лекарственного (А), хлопчатника (Б), шток-розы (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные - в официальной медицине используется алтей лекарственный (*Althaea officinalis*) и армянский (*A. armeniaca*), содержащие слизи и применяемые при заболеваниях дыхательных путей и желудочно-кишечного тракта; хлопчатник (*Gossypium*) - источник ваты.

Технические - различные виды и разновидности хлопчатника (*Gossypium*) являются ценными прядильными и масличными растениями.

Декоративные – активно используются в цветоводстве виды рода шток-роза (*Alcea*).

Порядок Крапивные – Urticales

Семейство Крапивные – Urticaceae

Семейство включает около 45 родов и свыше 850 видов. Распространение – по всему земному шару, главным образом в тропиках и субтропиках. Жизненные формы – травы, кустарники, древесные растения (в тропиках). Листья – простые, часто накрест супротивные, реже очередные, с прилистниками. Характерная особенность - наличие жгучих эмергенцев. Соцветия – сережковидные, головчатые и метельчатые тирсы. Цветки –

актиноморфные, обычно раздельнополые, околоцветник простой невзрачный, 4-5 членный; тычинок 4-5, свободных, гинецей ценокарпный из 2 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – ветром, насекомыми. Плоды – мелкий орех; распространяются в основном животными.

Важнейшие роды – крапива (*Urtica*), рами (*Boehmeria*) (рис. 136).

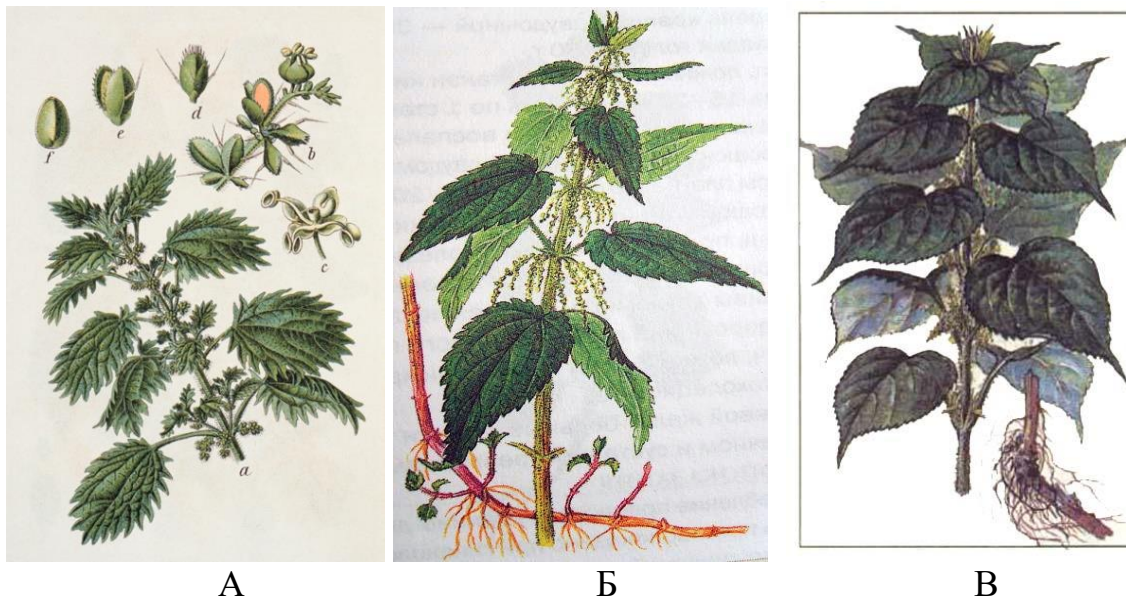


Рисунок 136 – Внешний вид крапивы жгучей (А), крапивы двудомной (Б), рами (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные - в официальной медицине используется крапива двудомная (*Urtica dioica*), листья которой содержат витамины К и используются в качестве кровоостанавливающего средства.

Технические – лубяные волокна рами (*Boehmeria nivea*) длиной до 500 мм используются для изготовления тканей.

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Крестоцветные.
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Вересковые.
- 3 Укажите типичные черты строения растений сем. Мальвовые и Крапивные.
- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Крестоцветные?
- 5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Вересковые?
- 6 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Мальвовые?
- 7 Какие роды и виды характерны для сем. Крапивные?

5.12. Характеристика семейств Розоцветные, Бобовые. Льновые, Крушиновые, типичные представители и практическое значение

Порядок 1. Розоцветные – *Rosales*

Семейство Розоцветные – *Rosaceae*

Крупное семейство, включающее более 100 родов и свыше 3000 видов. Семейство подразделяется на 4 подсемейства. Распространение - по всему миру, особенно умеренная и субтропическая области Северного полушария. Жизненные формы - деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы. Листья - очередные, редко супротивные, простые или сложные, с прилистниками. Соцветия - цимойдные или ботриойдные в виде кисти. Цветки - характеризуются большим морфологическим разнообразием, в целом обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, чашечка из 5, редко 4, сросшихся чашелистиков, иногда снабженная подчашием, венчик из 4-5 свободных лепестков, которые прикреплены к краю гипантия (специфическая деталь цветка розоцветных, возникшая в результате срастания оснований чашелистиков, лепестков и тычинок с тканями цветоложа, форма гипантия различна); тычинки обычно многочисленные (иногда их число уменьшается до 4-8-9), гинецей апокарпный или ценокарпный, число плодолистиков варьирует от большого и неопределенного числа до одного, завязь верхняя или нижняя. В зависимости от характера гинецея выделяют подсемейства (табл. 5).

Таблица 5 - Характеристика подсемейств семейства розоцветных

Признак	Подсемейства			
	<i>Spiraeoideae</i> (Спирейные)	<i>Rosoideae</i> (Розовые)	<i>Maloideae</i> (Яблоневые)	<i>Prunoideae</i> (Слиловые)
Гинецей	апокарпный	апокарпный, редко монокарпный	Ценокарп- ный	Монокарп- ный
Число плодолистиков	(1) 5-8	(1) 3 - множество	5-8	1
Завязь	верхняя	верхняя	нижняя	верхняя
Подчашие	отсутствует	нередко имеется	отсутствует	отсутствует
Тип плода	многокостянка	многоорешек, многокостянка, земляничина, цинародий	яблоко	однокостянка

Опыление – насекомыми. Плоды – листовка, костянка, яблоко и очень разнообразные сборные плоды (многоорешек, многокостянка и др.); семена распространяются животными.

Важнейшие роды – рябина (*Sorbus*), черемуха (*Padus*), яблоня (*Malus*), слива (*Prunus*), груша (*Pyrus*), вишня (*Cerasus*), шиповник (*Rosa*), малина

(*Rubus*), земляника (*Fragaria*), лапчатка (*Potentilla*), кровохлебка (*Sanguisorba*), боярышник (*Crataegus*) (рис. 137).

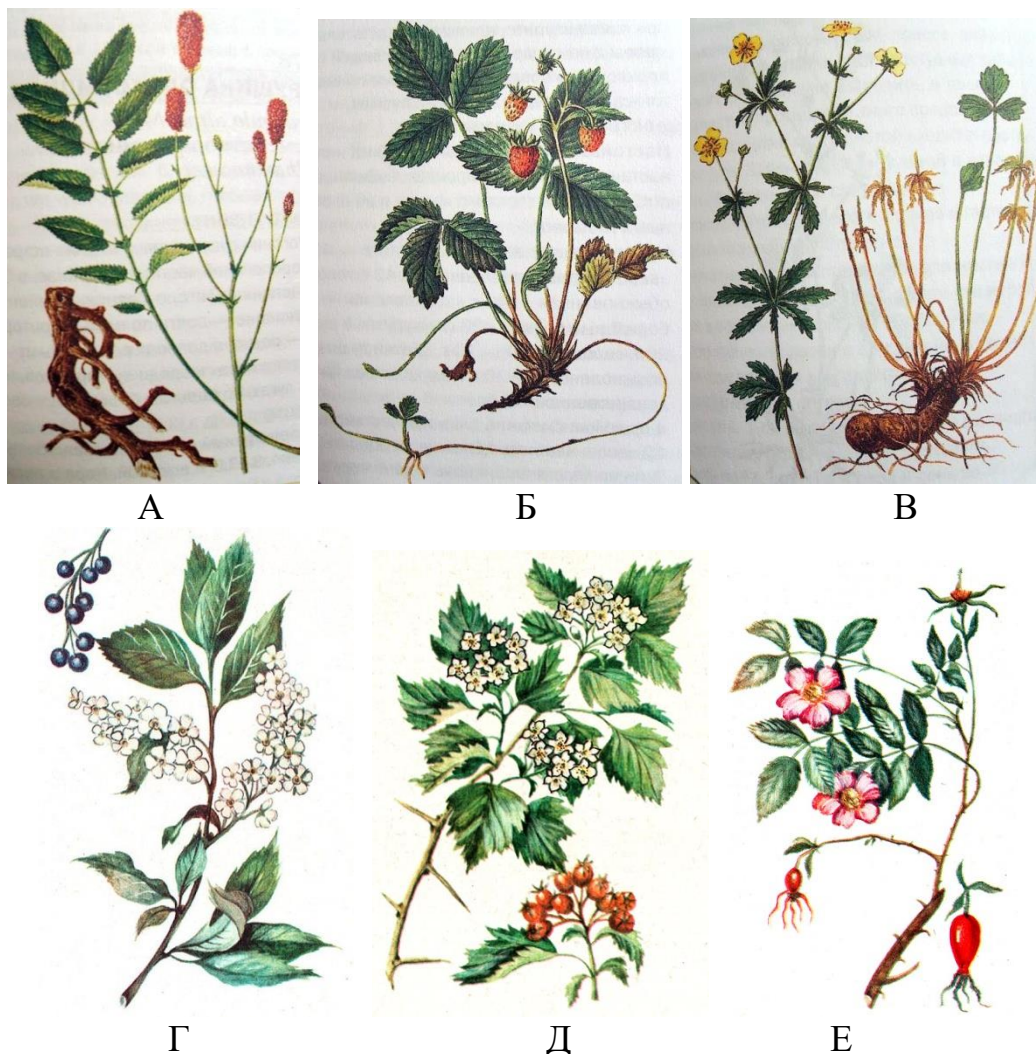


Рисунок 137 – Внешний вид кровохлебки лекарственной (А), земляники лесной (Б), лапчатки гусиной (В), черемухи обыкновенной (Г), боярышника кроваво-красного (Д), шиповника коричневого (Е)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – многие из представителей семейства являются ценными лекарственными растениями (виды рода роза (*Rosa*), черемуха обыкновенная (*Radus avium*), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*), земляника лесная (*Fragaria vesca*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*); из семян абрикоса, персика, сливы, миндаля получают жирное масло.

Пищевые – в качестве плодовых и ягодных культур культивируются многочисленные сорта персика, абрикоса, вишни, яблони, груши, айвы, малины, земляники.

Декоративные – многочисленные сорта розы (около 5000 сортов).

Порядок Бобовые – Fabales

Семейство Бобовые – Fabaceae

Крупное семейство, включающее около 650 родов и 17000-18000 видов. Обычно делят на три подсемейства (цезальпиниевые, мотыльковые, мимозовые). Распространение – по всему земному шару. Жизненные формы – многолетние травы (редко однолетние), кустарники, деревья. На корнях значительной части бобовых имеются клубеньки, которые возникают вследствие внедрения азотфиксирующих бактерий из рода ризобиум (*Rhizobium*), способных усваивать атмосферный азот, который затем используется растениями. Листья – очередные, перисто- или пальчатосложные; у некоторых бобовых верхние листочки превращаются в цепляющиеся усики. Соцветия – чаще ботриоидные кисти или метелки, реже головчатые кисти, изредка редуцированы до одного цветка. Цветки – обоеполые, зигоморфные (у цезальпиниевых и мотыльковых) или актиноморфные (у мимозовых), околоцветник двойной, чаще пятичленный, реже четырехчленный, чашечка из 5, реже 4 сросшихся чашелистиков, венчик из 5 - 4 лепестков (венчик мотыльковых состоит из самого крупного лепестка – паруса, боковых лепестков – весел и лодочки, состоящей из двух сросшихся вдоль нижнего края лепестков); андроцей у всех бобовых состоит из 10 тычинок, которые могут быть свободными или срастаться, чаще 9 сросшихся и 1 свободная, гинецей монокарпный, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – боб; распространяются животными, ветром, водой.

Важнейшие роды – клевер (*Trifolium*), астрагал (*Astragalus*), люцерна (*Medicago*), вика (*Vicia*), карагана (*Caragana*), остролодочник (*Oxytropis*), копеечник (*Hedysarum*), солодка (*Glycyrrhiza*), фасоль (*Phaseolus*), донник (*Melilotus*), люпин (*Lupinus*), горох (*Pisum*) (рис. 138).

Хозяйственное значение:

Лекарственные – плоды софоры толстоплодной (*Sophora pachycarpa*) содержат алкалоиды, используемые в акушерской практике, плоды и бутоны софоры японской (*S. japonica*) содержат витамин Р, используемый для профилактики авитаминозов, донник лекарственный (*Melilotus officinalis*) содержит кумарины и используется в составе мягчительных сборов для припарок при лечении нарывов.

Пищевые – к числу пищевых культур мирового значения относится соя (*Glycine*), фасоль (*Phaseolus*), горох (*Pisum*), нут (*Cicer*), чечевица (*Lens*), арахис, или земляной орех (*Arachis hypogaea*).

Декоративные – в озеленении используется карагана древовидная (акация желтая) (*Caragana arborescens*), в цветоводстве выращиваются различные сорта люпина (*Lupinus*).

Кормовые – многие бобовые являются ценными кормовыми культурами (люцерна, бобы кормовые, соя) и сидератами (их зеленая масса закапывается в почву в качестве удобрения) (например, люпин, донник).

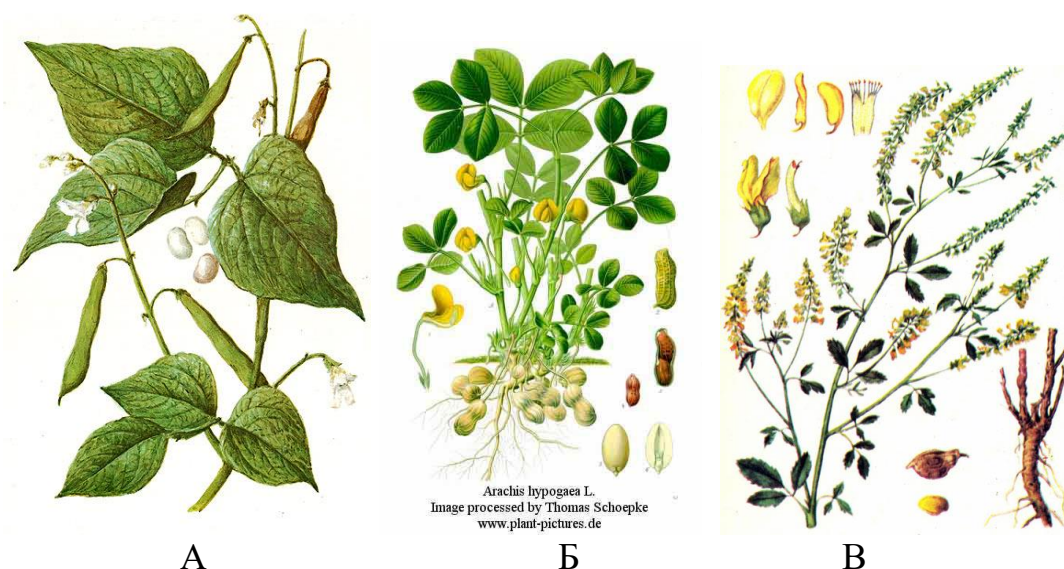


Рисунок 138 – Внешний вид фасоли обыкновенной (А), арахиса (Б), донника лекарственного (В)

Порядок Льновые - *Linales*

Семейство Льновые – *Linaceae*

Небольшое семейство, включающее 6 родов, около 250 видов. Распространение - по всему миру, но, главным образом, в умеренных и субтропических областях. Жизненные формы - травы, редко полукустарники или кустарники. Листья - простые, очередные или супротивные, цельные. Соцветия - цимбидные. Цветки - обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, пятичленный, чашелистиков 5, лепестков 5, они свободные; тычинок 5 или 10 они свободные и располагаются в один или 2 круга (по 5), гинецей ценокарпный из 5 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – коробочка; семена содержат жирное масло и полисахариды (в виде слизи).

Важнейшие роды – лен (*Linum*) (рис. 139).

Хозяйственное значение:

Лекарственные – лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*), его семена содержат полисахариды (в виде слизи), используются в качестве обволакивающего средства.

Технические - выращивают масличные и прядильные сорта льна обыкновенного.

Пищевые - масло семян льна обыкновенного используется в пищу.



Рисунок 139 – Внешний вид льна долгунца

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Розоцветные. Какие подсемейства выделяются у Розоцветных?
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Бобовые. Напишите формулу цветка гороха.
- 3 Укажите типичные черты строения растений сем. Льновые и Крушиновые.
- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Бобовые?
- 5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Льновые?
- 6 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Розоцветные?
- 7 Какие роды и виды характерны для сем. Крушиновые?

5.13 Характеристика семейств Аралиевые, Зонтичные, Пасленовые, Норичниковые, Подорожниковые, типичные представители и практическое значение

Порядок Зонтичные – Apiales

Семейство Аралиевые – Araliaceae

Семейство состоит из 80 родов и около 850 видов. Распространение - тропическая и субтропическая зоны, главным образом в Восточной Азии. Жизненные формы - деревья, кустарники, травы. Листья - простые или разнообразные сложные. Соцветия - зонтик (иногда сложный зонтик), головка. Цветки - обоеполые (реже однополые), актиноморфные, циклические, пятичленные, чашечка из 5 зубчиковидных чашелистиков, лепестков 5, чередуются с 5 тычинками; гинецей синкарпный, обычно из 2-5 плодолистиков,

завязь нижняя, с нектарным диском. Опыление – насекомыми. Плоды – ягода, костянка, редко вислоплодник.

Важнейшие роды – аралия (*Aralia*), панакс (*Panax*), элеутерококк (*Eleutherococcus*), плющ (*Hedera*) (рис. 140).

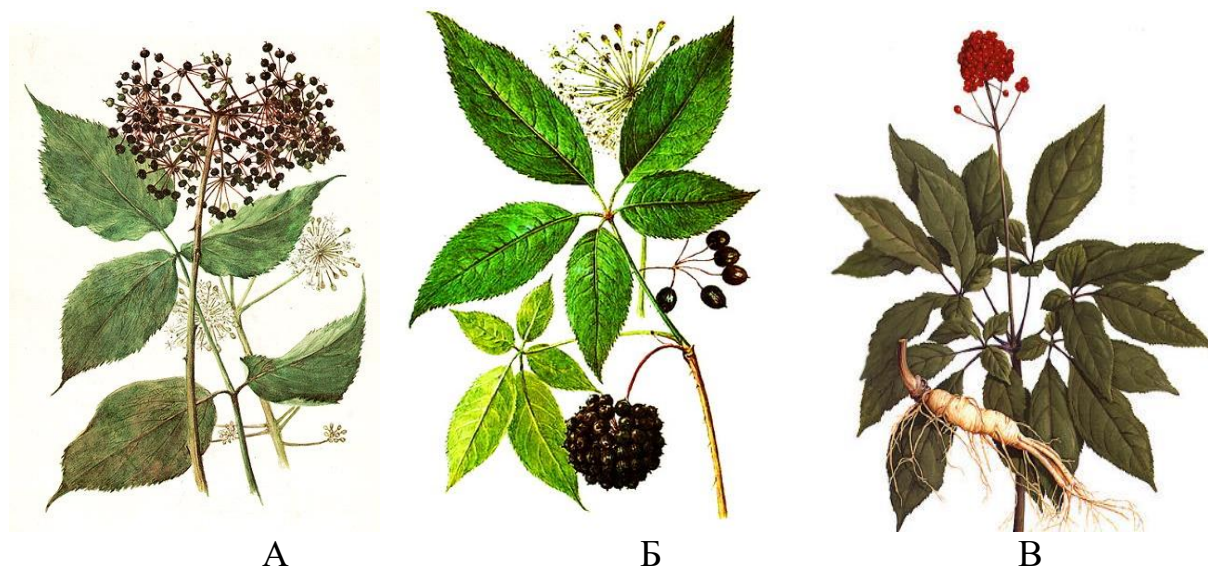


Рисунок 140 – Внешний вид аралии маньчжурской (А), элеутерококка колючего (Б), женьшеня обыкновенного (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – аралия высокая (*Aralia elata*), женьшень (*Panax ginseng*) и элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*) используются для получения препаратов, обладающих тонизирующим и адаптогенным действием.

Декоративные – плющ обыкновенный (*Hedera helix*) используется в цветоводстве.

Семейство Сельдерейные (Зонтичные) – *Apiaceae* (*Umbelliferae*)

Крупное, эволюционно молодое семейство, состоит из 300 родов и более 3000 видов. Распространение – по всему миру, главным образом в умеренной области Северного полушария. Жизненные формы – одно- и многолетние травы, редко деревья. Стебли зонтичных часто имеют полые междуузлия, в которых, как и в плодах, нередко имеются эфиромасличные секреторные каналы. Листья – простые, сильно рассеченные на относительно узкие конечные доли, редко цельные, без прилистников, основания листьев часто расширены и образуют влагалище, охватывающее стебель. Соцветия – сложный зонтик, редко головка (синеголовник - *Eryngium*). У основания каждого зонтика часто образуется частная обертка (из брактеей краевых цветков), а у основания сложного зонтика – общая обертка (из верховых листьев). Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, пятичленный, зубцы чашечки короткие, малозаметные, лепестков 5, они свободные, часто близ верхушки загибаются внутрь цветка; тычинок 5, они прикреплены к нектарному диску, расположенному на верхушке завязи, и чередуются с лепестками, гинецей

ценокарпный из 2 плодолистиков, завязь нижняя. Опыление – насекомыми. Плоды – вислоплодник (состоит из двух мерикарпиев, подвешенных на вильчато-разветвленной колонке – карпофоре); брюшную сторону мерикарпиев называют спайкой, на наружной стороне мерикарпиев находятся 5 главных первичных ребер, образованных проводящими пучками, между первичными ребрами находятся ложбинки, под которыми располагаются эфиромасличные каналы.

Важнейшие роды – морковь (*Daucus*), сельдерей (*Apium*), укроп (*Anethum*), пастернак (*Pastinaca*), кориандр (*Coriandrum*), анис (*Pimpinella*), тмин (*Carum*), борщевик (*Heracleum*), сныть (*Aegopodium*), купырь (*Anthriscus*), болиголов (*Conium*), вех (*Cicuta*), володушка (*Vupleurum*) (рис. 141).

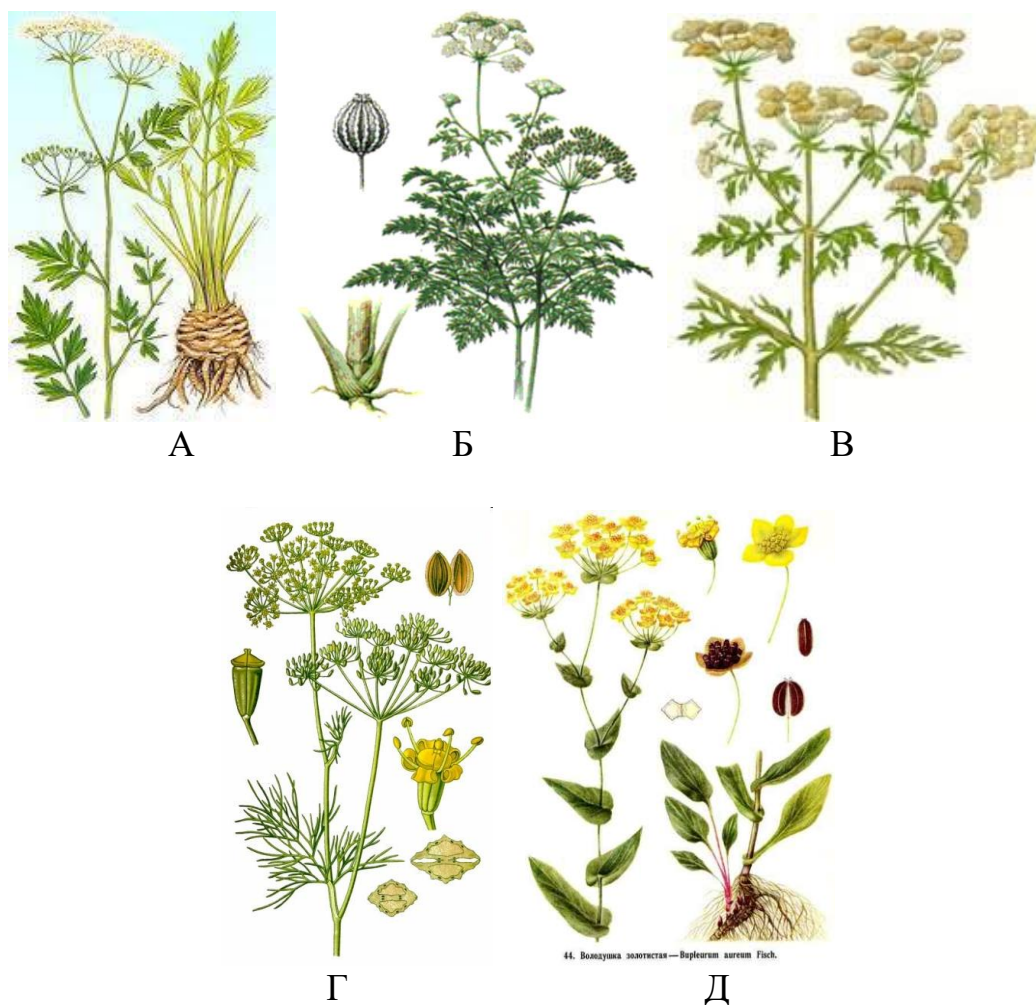


Рисунок 141 – Внешний вид сельдерея пахучего (А), болиголова пятнистого (Б), веха ядовитого (В), укропа пахучего (Г), володушки золотистой (Д)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – растения этого семейства содержат разнообразные биологически активные вещества (эфирные масла, смолы, кумарины, тритерпеновые сапонины, алкалоиды); в медицине используются плоды аниса, тмина, кориандра, укропа, фенхеля, пастернака, моркови.

Пищевые – среди зонтичных имеются овощные и пряные культуры: морковь посевная (*Daucus sativa*), сельдерей пахучий (*Apium graveolens*), укроп (*Anethum graveolens*), пастернак посевной (*Pastinaca sativa*), кориандр посевной (*Coriandrum sativum*), анис обыкновенный (*Pimpinella anisum*), борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum*), тмин обыкновенный (*Carum carvi*).

Ядовитыми являются: вех ядовитый (*Cicuta virosa*) и болиголов крапчатый (*Conium maculatum*).

Подкласс Ламииды – *Lamiidae*

Порядок Пасленовые - *Solanales*

С е м е й с т в о Пасленовые – *Solanaceae*

Семейство состоит из 90 родов и около 2900 видов. Распространение – по всему миру, но наибольшее распространение в Южной Америке. Семейство богато алкалоидами. Жизненные формы – травы, кустарники, лианы. Листья – простые, очередные, цельные (или раздельные). Соцветия – цимойдные. Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник двойной, пятичленный, чашечка сростнолистная, пятизубчатая, венчик сростнолепестный, трубчатый, колокольчатый или колесовидный; тычинок 5 (прикреплены к трубке венчика), гинецей ценокарпный из 2 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми, самоопыление. Плоды – ягода, коробочка; распространяется животными.

Важнейшие роды - паслен (*Solanum*), томат (*Lycopersicon*), белена (*Hyoscyamus*), красавка (*Atropa*), дурман (*Datura*) (рис. 142).

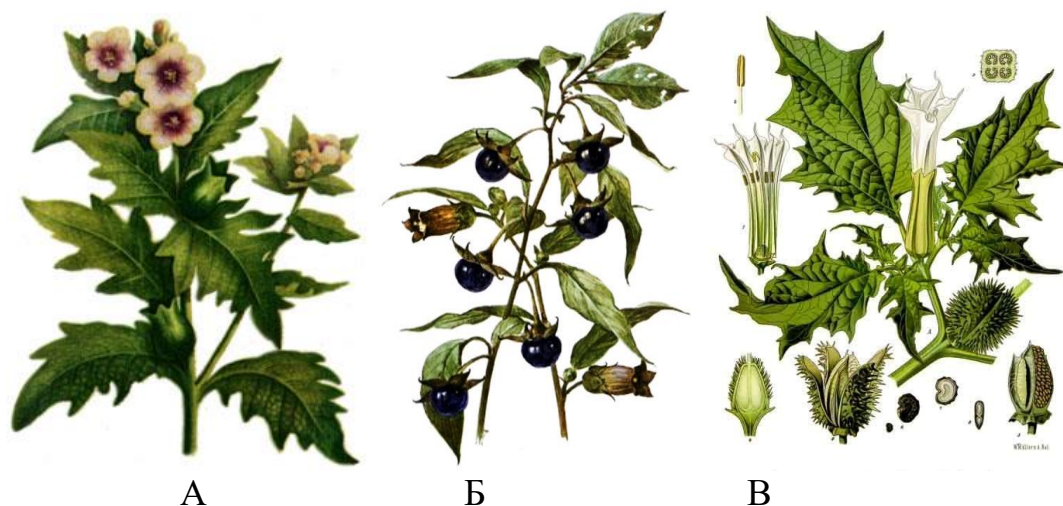


Рисунок 142 – Внешний вид белены черной (А), красавки белладонны (Б), дурмана обыкновенного (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – листья белены черной (*Hyoscyamus niger*), дурмана обыкновенного (*Datura stramonium*), красавки обыкновенной (*Atropa belladonna*), используют для получения алкалоидов, входящих в препараты, обладающие спазмолитическим, болеутоляющим, седативным действием.

Пищевые – многочисленные сорта картофеля (*Solanum tuberosum*), баклажана (*Solanum melongena*), томата (*Lycopersicon esculentum*) известные сельскохозяйственные культуры.

Декоративные - дурман обыкновенный (*Datura stramonium*) и физалис (*Physalis*) используют в цветоводстве.

Порядок Норичниковые - Scrophulariales

Семейство Норичниковых - Scrophulariaceae

Крупное семейства, включающее 350 родов и около 4500-5000 видов. Распространение – по всему миру, но наиболее многочисленны в умеренных областях Северного полушария и в горах тропиков. Жизненные формы – травы, кустарнички. Листья – простые, очередные, супротивные или мутовчатые, цельные, без прилистников. Соцветия – ботриоидные (реже цимоидные). Цветки – обоеполые, более или менее зигоморфные, околоцветник двойной, пятичленный; чашечка двугубая (пятизубчатая или пятилопастная), реже из пяти свободных чашелистиков), венчик сростнолепестный (двугубый, наперстковидный); тычинок чаще 4 (прикреплены к трубке венчика), из них, как правило, 2 длиннее других, гинецей ценокарпный из 2 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – коробочка.

Важнейшие роды – льнянка (*Linaria*), наперстянка (*Digitalis*), вероника (*Veronica*), коровяк (*Verbascum*), очанка (*Euphrasia*), норичник (*Scrophularia*) (рис 143).

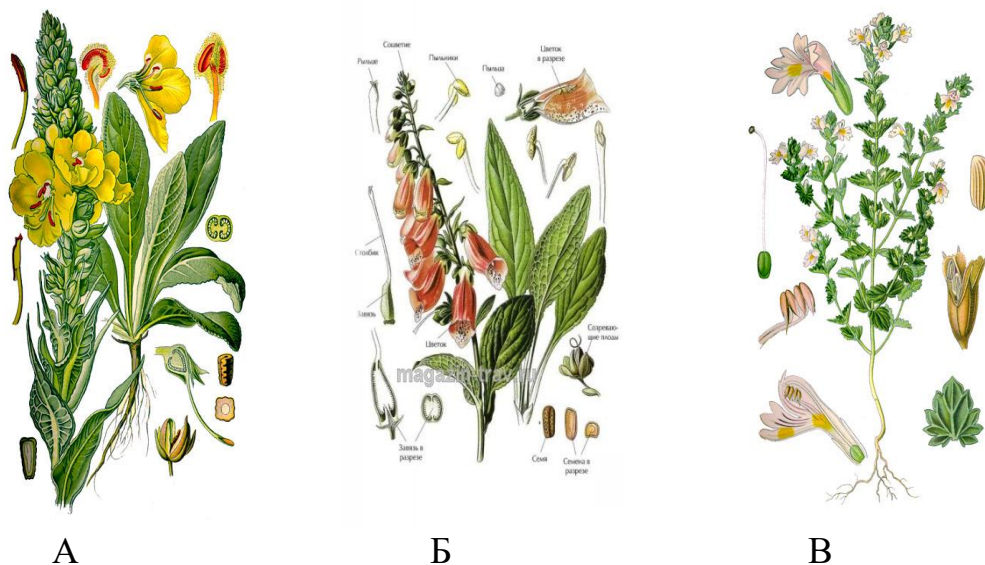


Рисунок 143 – Внешний вид коровяка лекарственного (А), наперстянки пурпурной (Б), очанки обыкновенной (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – виды рода наперстянка (*Digitalis purpurea*, *D. grandiflora*, *D. lanata*) содержат сердечные гликозиды, применяемые при лечении сердечной недостаточности.

Декоративные – виды львиного зева (*Antirrhinum*) и наперстянки (*Digitalis*) используются в цветоводстве.

Семейство Подорожниковые – *Plantaginaceae*

Небольшое семейство, включающее 3 рода и около 270 видов. Распространение – в умеренных областях обоих полушарий. Жизненные формы – травы. Листья – простые, очередные (реже супротивные), часто собранные в прикорневую розетку. Соцветия – колос, головка. Цветки – обоеполые, актиноморфные, с двойным околоцветником, четырехчленные; чашечка четырехлопастная или четырехраздельная, венчик сростнолепестный, четырехлопастный, окрашенный или пленчатый; тычинок чаще 4 (прикреплены к трубке венчика), гинецей ценокарпный из 2 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – ветром. Плоды – коробочка или орех.

Важнейшие роды – подорожник (*Plantago*) (рис. 145).



Рисунок 145 – Внешний вид подорожника большого (А) и подорожника блошного (Б)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – подорожник большой (*Plantago major*) и подорожник блошный (*P. psyllium*), используются для приготовления препаратов, обладающих ранозаживляющим, отхаркивающим и противовоспалительным действием.

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Аралиевых.
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Зонтичных. Напишите формулу цветка тмина.
- 3 Укажите типичные черты строения растений сем. Норичниковых и Подорожниковых. Какие жизненные формы характерны для данных семейств?
- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Пасленовые?
- 5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Подорожниковые?

6 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Пасленовые и Подорожниковые?

5.14 Характеристика семейств Губоцветные, Сложноцветные, типичные представители и практическое, типичные представители и практическое значение

Цель лекции: Дать характеристику семейств Губоцветные, Сложноцветные, привести типичных представителей, указать их хозяйственное значение.

Конспект лекции.

Порядок Губоцветные – *Lamiales*

Семейство Яснотковые (Губоцветные) – *Lamiaceae (Labiatae)*

Большое семейство, включающее 270 родов и более 5500 видов. Распространение – по всему миру, но наибольшее распространение в Средиземноморье и Центральной Азии. Жизненные формы – травы, полукустарники, кустарники. Яснотковые имеют четырехгранные стебли. Очень часто неодревесневшие части растений покрыты головчатыми волосками и железками, содержащими эфирные масла. Листья – супротивные, простые, редко перистосложные. Соцветия – цимоеидные. Цветки – обоеполые, зигоморфные, редко почти актиноморфные, околоцветник двойной, чашечка пятилопастная, колокольчатая, трубчатая, шаровидная или двугубая, венчик пятилопастный, двугубый (наиболее часто верхняя губа двухлопастная, нижняя – трехлопастная), иногда почти правильный, четырехчленный; тычинок 4-2, приросших к венчику, гинецей ценокарпный из 2 плодолистиков, завязь верхняя (при основании завязи имеется двух-, четырехлопастный нектарный диск). Опыление – насекомыми. Плоды - ценобий (состоит из 4 мерикарпиев – эремов); распространяется животными, ветром, водой.

Важнейшие роды – мята (*Mentha*), душица (*Origanum*), шалфей (*Salvia*), яснотка (*Lamium*), пустырник (*Leonurus*), зопник (*Phlomis*), тимьян (*Thymus*), чистец (*Stachys*) (рис. 146).

Хозяйственное значение:

Лекарственные – у представителей семейства найдены эфирными масла, терпеноиды, сапонины, полифенолы и таниды, кумарины и др.; медицинское применение находят: мята перечная (*Mentha piperita*), пустырник пятилопастный и сердечный (*Leonurus quinquelobatus* и *L. cardiaca*), шалфей лекарственный (*Salvia officinalis*), тимьян обыкновенный и ползучий (чабрец) (*Thymus vulgaris* и *T. serpyllum*), душица обыкновенная (*Origanum vulgare*).

Пищевые – мята, душица, тимьян являются пряными травами.

Подкласс Астериды – *Asteridae*

Порядок Астровые - *Asterales*

Семейство Астровые (Сложноцветные) – *Asteraceae (Compositae)*

Крупное, эволюционно молодое семейство, включающее свыше 1200 родов и 24000 видов. Распространение – по всему миру, но наибольшее распространение в умеренных и субтропических областях. Жизненные формы – одно- и многолетние травы, реже кустарники и деревья. Листья – очередные

(редко супротивные), простые, цельные или различным образом рассеченные, без прилистников, редко сложные.

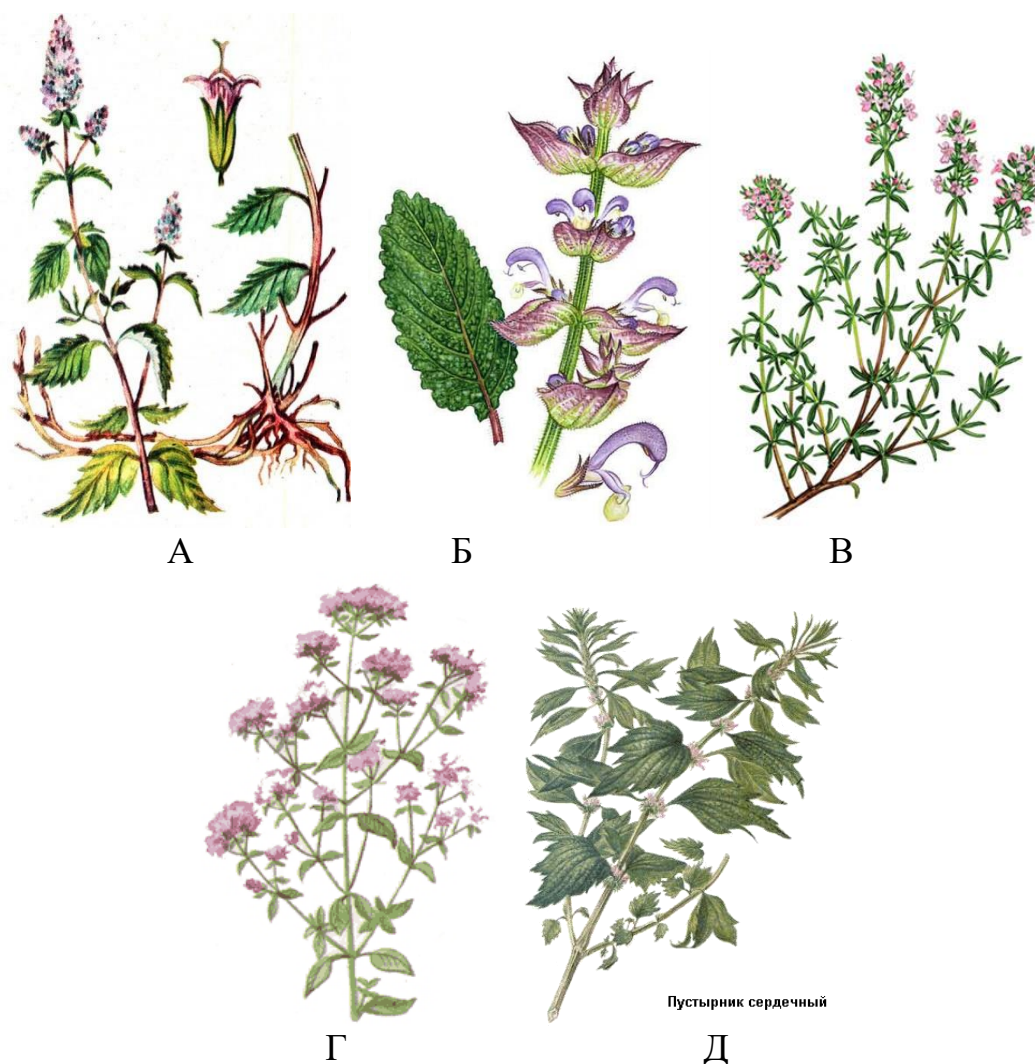


Рисунок 146 – Внешний вид мяты перечной (А), шалфея лекарственного (Б), тимьяна ползучего (В), душицы обыкновенной (Г), пустырника сердечного (Д)

Соцветия – корзинка (у большинства корзинки это парциальные части сложных агрегатных соцветий – колосьев, кистей, метелок, головок, цимоедов); основу корзинки составляет расширенное окончание оси цветоноса (ложе соцветия); форма ложа соцветия разнообразна: выпуклая, вогнутая, плоская; кроме того, ложе может быть гладким или несущим щетинистые или пленчатые выросты – прицветники; снаружи ложе окружено оберткой из видоизмененных верховых листьев (листочков), которые могут располагаться в один или несколько рядов; число цветков в корзинке от одного до нескольких тысяч. Цветки – актиноморфные или зигоморфные, с двойным околоцветником (чашечка видоизменяется в хохолок из щетинок, волосков, пленок или полностью редуцирована), венчик всегда сростнолепестный, но различный по форме, завязь нижняя.

В семействе астровых выделяют два подсемейства: астровые (*Asteroideae*) – все цветки в корзинке (или только срединные) трубчатые и содержат эфирные масла, и латуковые (*Lactucoideae*) – все цветки в корзинке язычковые; вегетативные органы пронизаны млечниками, содержащими латекс.

Опыление – насекомыми, ветром. Плоды – семянка; распространяется животными, ветром, водой.

Важнейшие роды: Подсемейство латуковых: одуванчик (*Taraxacum*), скерда (*Crepis*), осот (*Sonchus*), цикорий (*Cichorium*), ястребинка (*Hieracium*). Подсемейство астровых: тысячелистник (*Achillea*), астра (*Aster*), полынь (*Artemisia*), череда (*Bidens*), василек (*Centaurea*), пижма (*Tanacetum*), мать-и-мачеха (*Tussilago*), подсолнечник (*Helianthus*), ромашка (*Chamomilla*), календула (*Calendula*), лопух (*Arctium*) (рис. 147).



Рисунок 147 – Внешний вид полыни горькой (А), ромашки аптечной (Б), календулы лекарственной (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – ромашка лекарственная (*Chamomilla recutita*) используется для приготовления препаратов, обладающих бактерицидным и противовоспалительным действием; полынь горькая (*Artemisia absinthium*) входит в состав препаратов, стимулирующих аппетит; мать-и-мачеха обыкновенная (*Tussilago farfara*) используется в средствах, обладающих отхаркивающим действием; корзинки полыни цитварной (*Artemisia cina*) используются в качестве глистогонного средства; находят применение в официальной медицине соцветия ноготков (*Calendula officinalis*), пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare*), арники горной (*Arnica montana*), корни одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*), побеги череды трехраздельной (*Bidens tripartita*) и тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium*).

Декоративные – в садово-парковом хозяйстве используются роды гербера (*Gerbera*), георгины (*Dahlia*), хризантема (*Chrysanthemum*), рудбекия (*Rudbeckia*) др.

Пищевые – из семян подсолнечника (*Helianthus*) получают растительное масло, полынь-эстрагон (*Artemisia dracunculus*) употребляется как пряность, сафлор красильный (*Carthamus tinctorius*) древнее красильное растение, виды цикория (*Cichorium*) используют для приготовления напитков.

Контрольные вопросы:

1 Укажите типичные черты строения растений сем. Губоцветные.

2 Укажите типичные черты строения растений сем. Сложноцветные.

Напишите формулу цветка василька.

3 Укажите типы цветков и соцветий Сложноцветных.

4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Губоцветные?

5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Сложноцветные?

6 Какие виды сем. Губоцветные и Сложноцветные являются лекарственными фармакопейными растениями?

5.15 Класс однодольные. Характеристика семейств Мелантиевые, Лилейные, Луковые, типичные представители и практическое, типичные представители и практическое значение

Класс Лилиопсиды (*Liliopsida*) – Однодольные (*Monocotyledones*)

Подкласс Лилииды – *Liliidae*

Порядок Лилейные – *Liliales*

Семейство Мелантиевые – *Melanthiaceae*

Включает 47 родов и около 400 видов. Распространение – Северное полушарие (Восточная Азия, Северная Америка). Жизненные формы – многолетние корневищные, клубнелуковичные и луковичные травы. Листья – влагалищные, от линейных до широкоэллиптических. Соцветия – кистевидные (или цветки одиночные). Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник простой, его листочки свободные или частично сросшиеся в трубку; тычинок 6, гинецей ценокарпный из 3 почти свободных плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – многолистовка, коробочка.

Важнейшие роды – чемерица (*Veratrum*), безвременник (*Colchicum*) (рис. 148).

Хозяйственное значение:

Лекарственные – чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum*) используется для приготовления препаратов для борьбы с кожными паразитами, безвременник великолепный (*Colchicum speciosus*) содержит алкалоиды, которые входят в состав противоопухолевых препаратов.

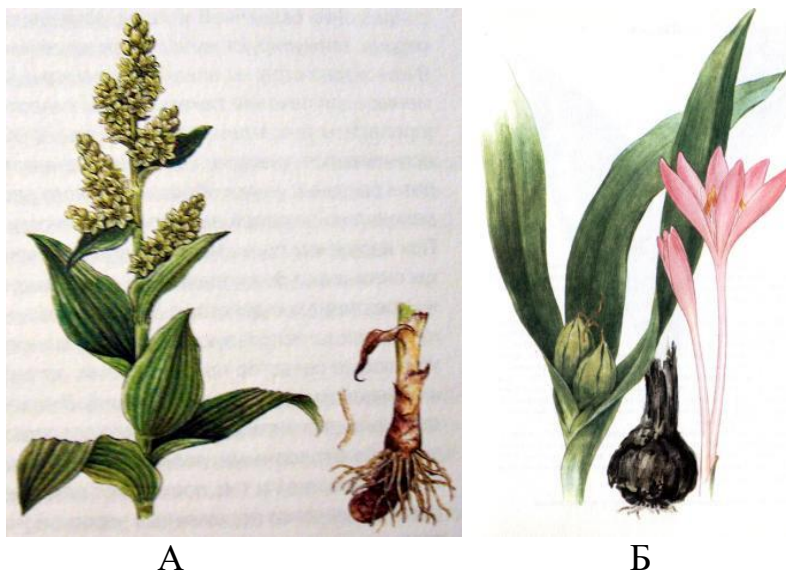


Рисунок 148 – Внешний вид чемерицы Лобеля (А) и безвременника весеннего (Б)

Семейство Лилейные – *Liliaceae*

Семейство состоит из 10 родов и 470 видов. Распространение – умеренные и субтропические области Северного полушария. Жизненные формы – многолетние травянистые луковичные растения. Листья – простые, от широколанцетных до узколанцетных. Соцветия – кистевидные (или цветки одиночные). Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник простой, венчиковидный, из 6 свободных или сросшихся листочков, расположенных в два круга; тычинок 6, расположенных в два круга, гинецей ценокарпный из 3 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – коробочка.

Важнейшие роды – тюльпан (*Tulipa*), гусиный лук (*Gagea*), лилия (*Lilium*), рябчик (*Fritillaria*) (рис. 149).

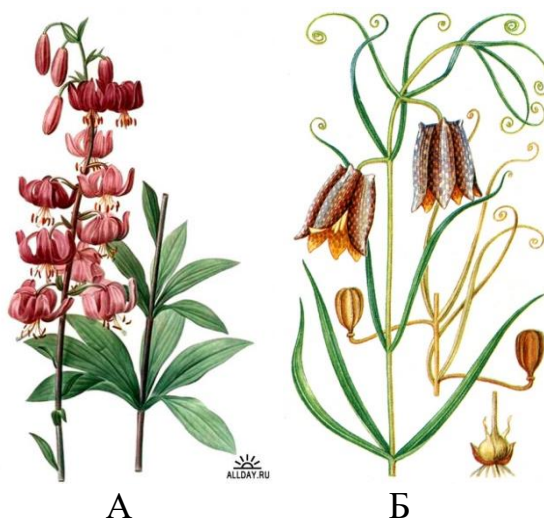


Рисунок 149 – Внешний вид лилии саранки (А) и рябчика уссурийского (Б)

Хозяйственное значение:

Декоративные - введены в культуру: лилия саранка (*Lilium pilosiusculum*), тюльпаны, рябчики.

Порядок Амариллисовые – Amaryllidales

Семейство Луковые – Alliaceae

Семейство включает 32 рода и 750 видов. Распространение – Северное полушарие. Жизненные формы – многолетние травянистые луковичные растения. Листья – обычно прикорневые, бесчерешковые, узкие, линейные. Соцветия – цимбидные, зонтиковидные. Цветки до цветения заключены в пленчатый чехол. Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник шестичленный, венчиковидный или чашечковидный, листочки свободные или при основании срастанные, расположены в два круга; тычинок 6, обычно срастаются с околоцветником, гинецей ценокарпный из 3 плодолистиков, завязь верхняя. Для луковых характерно «живорождение» (в соцветиях при основании цветоножек образуются луковички, которые способны давать новые растения). Опыление – насекомыми. Плоды – коробочка.

Важнейшие роды – лук (*Allium*) (рис. 150).

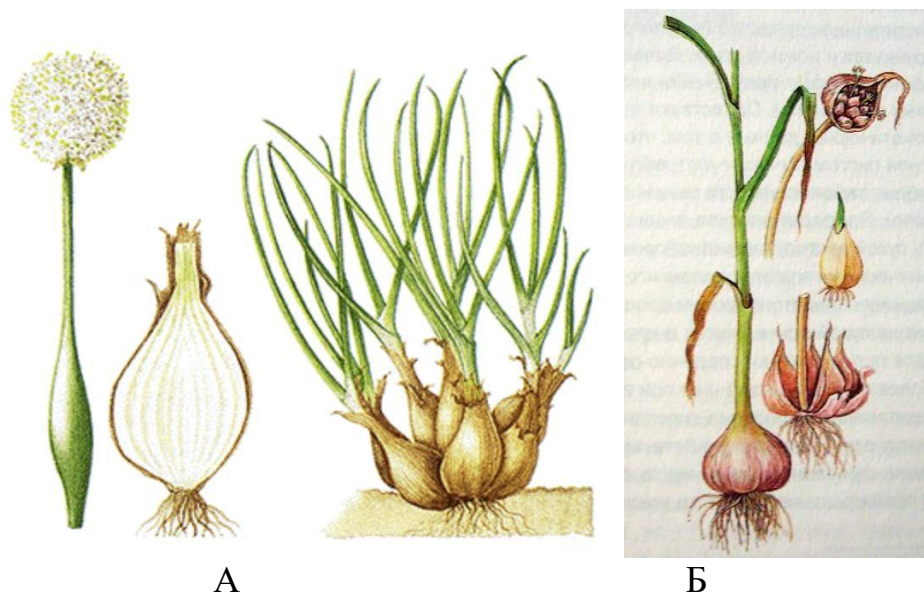


Рисунок 150 – Внешний вид лука шалота (А) и чеснока (Б)

Хозяйственное значение:

Лекарственные – луковички лука (*Allium cepa*) и чеснока (*Allium sativum*) содержат вещества, обладающие бактерицидным действием.

Пищевые: лук и чеснок.

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Мелантиевые.
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Лилейные.
- 3 Укажите типы цветков и соцветий Луковые.

- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Лилейные?
 5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Луковые?
 6 Какие виды являются лекарственными фармакопейными растениями?

5.16. Характеристика семейств Ландышевые, Спаржевые, Ятрышниковые, Злаковые, типичные представители и практическое, типичные представители и практическое значение

Семейство Ландышевые – *Convallariaceae*

Семейство включает 23 рода, около 2300 видов. Распространение – Северное полушарие. Жизненные формы – многолетние травянистые корневищные растения. Листья – простые, с дуговидным жилкованием, отходят непосредственно от корневища или расположены по всему стеблю. Соцветия – кистевидные. Цветки – обоеполые, актиноморфные, околоцветник простой, венчиковидный или чашечковидный, 3-членный, реже 2 или 4-членный, доли околоцветника более или менее сросшиеся или почти свободные; тычинок 6, реже 4, гинецей ценокарпный из 3 (реже 2) плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – ягода; распространяются животными.

Важнейшие роды – ландыш (*Convallaria*), купена (*Polygonatum*), майник (*Maianthemum*) (рис. 151).

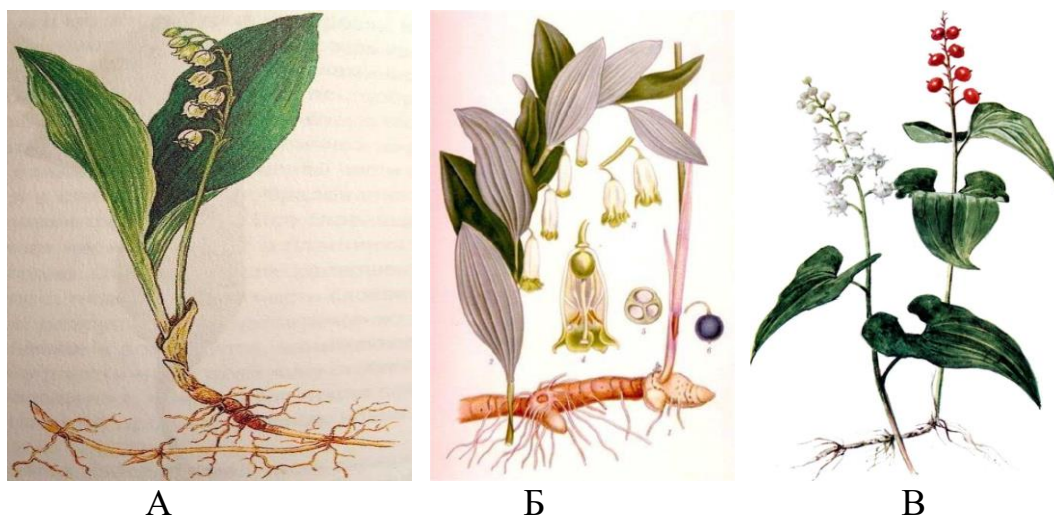


Рисунок 151 – Внешний вид ландыша майского (А), майника (Б) и купены красильной (В)

Хозяйственное значение:

Лекарственные - ландыш майский (*Convallaria majalis*) содержит сердечные гликозиды, применяемые в качестве кардиотонических средств.

Декоративные – ландыш майский (*Convallaria majalis*) широко используется в цветоводстве.

Семейство Спаржевые – *Asparagaceae*

Небольшое семейство, включающее 2 рода и около 300 видов. Распространение – в засушливых районах Северного и Южного полушарий.

Жизненные формы – корневищные растения с древеснеющими стеблями. Листья – редуцированы до чешуй, мелкие веточки превращены в филлокладии. Цветки – обоеполые или однополые, актиноморфные, околоцветник простой из 6 листочков; тычинок 6, гинецей ценокарпный из 3 плодолистиков, завязь верхняя. Опыление – насекомыми. Плоды – ягода.

Важнейшие роды - спаржа (*Asparagus*) (рис. 34).

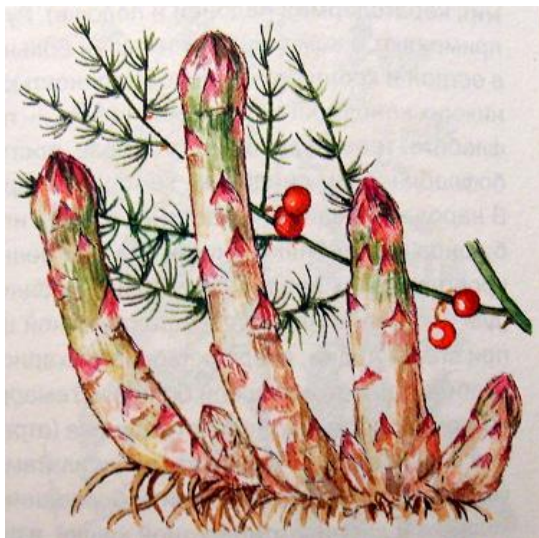


Рисунок 152 – Внешний вид спаржи лекарственной

Хозяйственное значение:

Пищевые – белые и сочные молодые побеги спаржи лекарственной (*Asparagus officinalis*) считаются деликатесным овощем.

Порядок Орхидные– Orchidales

С е м е й с т в о Орхидные (Ятрышниковые) – Orchidaceae

Очень большое семейство, в составе которого около 800 родов и до 30000 видов. Распространение - на всех континентах, в разных растительных зонах и поясах, за исключением полярных областей и пустынь. Жизненные формы – многолетние микотрофные, иногда бесхлорофилльные травы; в тропических областях часто эпифиты с воздушными корнями; наземные виды имеют корневища и клубни. Листья – цельные, влагалищные, очередные (редко супротивные или мутовчатые), у бесхлорофилльных видов редуцированы до чешуй. Соцветия – кисти, метелки, колосья. Цветки – обоеполые (редко однополые), зигоморфные, околоцветник венчиковидный, 3-членный, средний лепесток образует «губу», часто отличающуюся по размерам и окраске, иногда лопастную и нередко вытянутую у основания в шпору или мешочек; тычинок 2 или 1 (в цветках с одной тычинкой образуется колонка (гиностемий) в результате срастания тычинки со столбиком), гинецей ценокарпный из 3 плодолистиков, завязь нижняя. Опыление – насекомыми. Плоды – коробочка, вскрывающаяся 3-5 створками.

Важнейшие роды – башмачок (*Cypripedium*), пальчатокоренник (*Dactylorhiza*), любка (*Platanthera*), ятрышник (*Orchis*) (рис. 153).

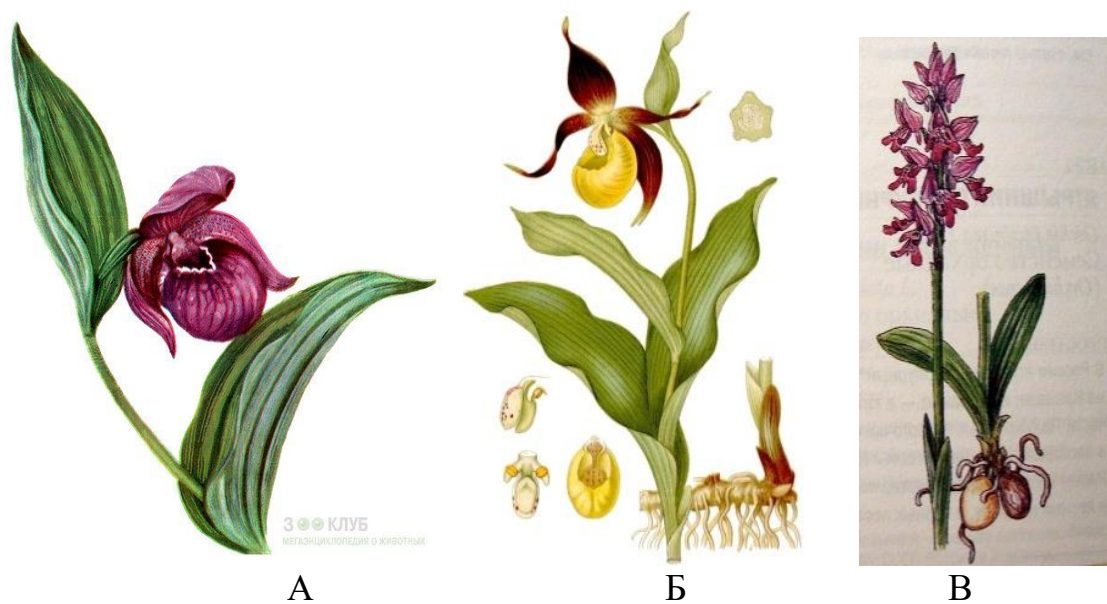


Рисунок 153 – Внешний вид башмачка крупноцветкового (А), башмачка настоящего (Б), ятрышника Фукса (В)

Декоративные - многие представители данного семейства являются длительно и красиво цветущими. Некоторые виды заслуживают особой охраны!

Порядок Мятликовые – Poales

С е м е й с т в о Мятликовые (Злаковые) – Poaceae (Gramineae)

Крупное семейство, объединяющее около 700 родов и до 10000 видов. Распространение – на всех континентах, во всех зонах и поясах. Жизненные формы - многолетние, реже однолетние травы, очень редко древовидные растения. Листья – очередные, обычно линейные, сидячие, параллельнонервные с длинным, обычно замкнутым влагалищем; на границе влагалища и листовой пластинки имеется «язычок» в виде пленки, реже волосков (очень редко язычок отсутствует). Цветки – обоеполые (редко однополые), объединены в колоски, составляющие, в свою очередь, сложные соцветия типа сложного колоса или метелки, колосок имеет ось, несущую два супротивных ряда колосковых чешуй, самая нижняя пара колосковых чешуй стерильна, остальные несут очень короткие оси цветков, в цветке выделяют нижнюю и верхнюю цветковые чешуи, над верхней чешуей находятся 2 (редко 3) пленочки – лодикулы (результат видоизменения внутреннего круга околоцветника), лодикулы во время цветения набухают и способствуют открыванию цветка; тычинок 3, гинецей ценокарпный, из 2 плодolistиков, завязь верхняя (рис. 154). Опыление – ветром. Плоды – зерновка.



Рисунок 154 - Строение цветка злаковых

Важнейшие роды – пшеница (*Triticum*), рожь (*Secale*), кукуруза (*Zea*), рис (*Oryza*), пырей (*Elytrigia*), ячмень (*Hordeum*), вейник (*Calamagrostis*), овсяница (*Festuca*), мятлик (*Poa*), ковыль (*Stipa*), тростник (*Phragmites*), ежа (*Dactylis*), овес (*Avena*) (рис. 155).

Хозяйственное значение:

Лекарственные – кукуруза обыкновенная (*Zea mays*), ее столбики с рыльцами используются для получения препаратов, обладающих желчегонным, мочегонным и кровоостанавливающим действием.

Пищевые и кормовые растения: кукуруза, пшеница, овес, рожь, рис и другие.

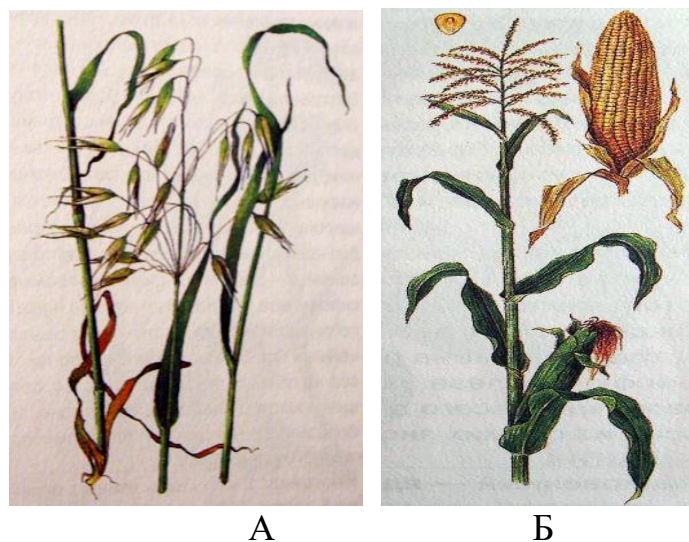


Рисунок 155 – Внешний вид овса посевного (А) и кукурузы (Б)

Контрольные вопросы:

- 1 Укажите типичные черты строения растений сем. Ландышевые.
- 2 Укажите типичные черты строения растений сем. Спаржевые.
- 3 Укажите типы цветков и соцветий Ятрышниковые.
- 4 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Ландышевые?

5 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Спаржевые?

6 Какие виды являются лекарственными фармакопейными растениями?

7 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Ятрышниковые?

8 Какие виды используются в качестве декоративных растений?

9 Укажите типичные черты строения растений сем. Злаковых.

10 Какими полезными свойствами обладают представители сем. Злаковых?

Глава 6. География растений. Понятие об экологии и экологических факторах

6.1 Экология растений

Экология растений - наука об отношениях между растениями и окружающей средой. Среда, в которой живет растение, неоднородна и состоит из совокупности отдельных элементов, или факторов, значение которых для растений неодинаково [27]. С этой точки зрения элементы среды делятся на три группы: 1) необходимые для существования растений; 2) вредные; 3) индифферентные (безразличные), не играющие никакой роли в жизни растений. Необходимые и вредные элементы среды в совокупности составляют *экологические факторы*.

По происхождению выделяют следующие основные категории экологических факторов:

1. *Абиотические* факторы - факторы неживой природы:

а) *климатические* - свет, тепло, влага, состав и движение воздуха;

б) *эдафические* (почвенно-грунтовые) - разнообразные химические и физические свойства почв;

в) *топографические* (*орографические*) - факторы, обусловленные рельефом.

2. *Биотические* факторы - влияние друг на друга совместно обитающих организмов:

а) влияние на растения других (соседних) растений;

б) влияние на растения животных;

в) влияние на растения микроорганизмов.

3. *Антропогенные* (*антропические*) факторы - всевозможные воздействия на растения человека.

Экологические факторы влияют на растительный организм не изолированно друг от друга, а во всей их совокупности, образуя единую *среду обитания*. Различают две категории среды обитания - *экотон* и *местообитание* (*биотон*). Под *экотоном* понимают первичный комплекс абиотических экологических факторов на любом конкретном однородном участке земной поверхности. В чистом виде *экотопы* могут сформироваться лишь на участках, еще не заселенных организмами, например на недавно застывших лавовых потоках, на свежих осыпях обрывистых склонов, на речных

песчаных и галечниковых отмелях. Под влиянием организмов, заселяющих экотоп, последний превращается в местообитание (биотоп), который представляет собой совокупность всех экологических факторов (абиотических, биотических, а нередко и антропоических) на любом конкретном однородном участке земной поверхности.

Влияние экологических факторов на растительный организм очень разнообразно. Одни и те же факторы имеют неодинаковое значение для разных видов растений и на разных стадиях развития растений одного и того же вида.

Экологические факторы в природе соединены в комплексы, и на растение всегда действует весь комплекс факторов местообитания, причем общее влияние факторов местообитания на растение не равно сумме влияний отдельных факторов. Взаимодействие факторов проявляется в их частичной замещаемости, суть которой состоит в том, что уменьшение значений одного фактора может быть компенсировано увеличением интенсивности другого фактора, и поэтому реакция растения остается неизменной. В то же время ни один из необходимых растению экологических факторов не может быть полностью заменен другим: нельзя вырастить зеленое растение в полной темноте даже на очень плодородной почве или на дистиллированной воде при оптимальных условиях освещения.

Факторы, значения которых лежат вне зоны оптимума для данного вида, носят название *лимитирующих*. Именно лимитирующие факторы определяют существование вида в конкретном местообитании.

Пластичность видов растений варьирует в широких пределах, в зависимости от этого они делятся на три группы: 1) *стенотопы*; 2) *эвритопы*; 3) *умеренно пластичные* виды. Стенотопами называют малопластичные виды, способные существовать в узком диапазоне того или иного экологического фактора, например растения влажных экваториальных лесов, которые обитают в условиях относительно стабильных температур, приблизительно от 20° до 30°С. Эвритопы характеризуются значительной пластичностью и способны осваивать разнообразные местообитания по отдельным факторам. К эвритопам относится, например, сосна обыкновенная (*Pinussylvestris*), произрастающая на различных по увлажнению и плодородию почвах. Умеренно пластичные, к которым относится подавляющее большинство видов, занимают промежуточное положение между стенотопами и эвритопами. Разделяя виды на указанные выше группы, нужно учитывать, что эти группы выделяются по отдельным экологическим факторам и не характеризуют специфичности вида по остальным факторам. Вид может быть стенотопом по одному фактору, эвритопом по другому фактору и умеренно пластичным по отношению к третьему фактору.

Экологическая группа отражает отношение растений к какому-либо одному фактору. Экологическая группа объединяет виды, одинаково реагирующие на тот или иной фактор, нуждающиеся для их нормального развития в сходных интенсивностях данного фактора и имеющие близкие значения точек оптимума. Виды, входящие в одну и ту же экологическую группу, характеризуются не только сходными потребностями в каком-то

экологическом факторе, но также и рядом сходных наследственно закрепленных анатомо-морфологических признаков, обусловленных данным фактором. Наиболее важными экологическими факторами, влияющими на структуру растений, являются влажность и свет, большое значение имеют также температурный режим, особенности почв, конкурентные отношения в сообществе и ряд других условий. К сходным условиям растения могут приспосабливаться по-разному, вырабатывая разную “стратегию” использования имеющихся и компенсации недостающих жизненных факторов. Поэтому в пределах многих экологических групп можно найти растения, резко отличающиеся друг от друга по внешнему облику - *габитусу* и по анатомической структуре органов. Они имеют разную жизненную форму. Жизненная форма, в отличие от экологической группы, отражает приспособленность растений не к одному, отдельно взятому экологическому фактору, а ко всему комплексу условий местообитания.

Таким образом, в одну экологическую группу входят виды разных жизненных форм, и, наоборот, одна жизненная форма бывает представлена видами из разных экологических групп.

Вода имеет исключительно важное значение для жизнедеятельности растительного организма. По отношению к влажности различают следующие основные группы растений.

1. *Ксерофиты* - растения, приспособившиеся к значительному постоянному или временному недостатку влаги в почве или в воздухе.

2. *Мезофиты* - растения, живущие в условиях достаточно умеренного увлажнения.

3. *Гигрофиты* - растения, обитающие при повышенной влажности атмосферы.

4. *Гидрофиты* - растения, приспособившиеся к водному образу жизни. В узком смысле гидрофитами называют только полупогруженные в воду растения, имеющие подводную и надводную части, или плавающие, т. е. живущие и в водной, и в воздушной среде. Полностью погруженные в воду растения называют *гидатофитами*.

Свет имеет в жизни растений очень большое значение. Прежде всего, он является необходимым условием фотосинтеза, в процессе которого растения связывают световую энергию и за счет этой энергии осуществляют синтез органических веществ из углекислого газа и воды. Свет оказывает также влияние на ряд других жизненных функций растений: прорастание семян, рост, развитие репродуктивных органов, транспирацию и др. Кроме того, с изменением условий освещения изменяются некоторые другие факторы, например температура воздуха и почвы, их влажность, и, таким образом, свет оказывает на растения не только прямое, но и косвенное воздействие.

Обычно выделяют три экологические группы растений: 1) *гелиофиты* – светлюбивые растения; 2) *сциогелиофиты* - теневыносливые растения; 3) *сциофиты* - тенелюбивые растения.

Гелиофиты, или светлюбивые растения, - это растения открытых (незатененных) местообитаний. Они встречаются во всех природных зонах

Земли. Гелиофитами являются, например, многие виды растений верхних ярусов степей, лугов и лесов, наскальные мхи и лишайники, многие виды разреженной пустынной, тундровой и высокогорной растительности.

Сциогелиофитами называют теневыносливые растения, которые обладают высокой пластичностью по отношению к свету и могут нормально развиваться как при полном освещении, так и в условиях более или менее выраженного затенения. К теневыносливым растениям относятся большинство лесных растений, многие луговые травы и небольшое число степных, тундровых и некоторых других растений.

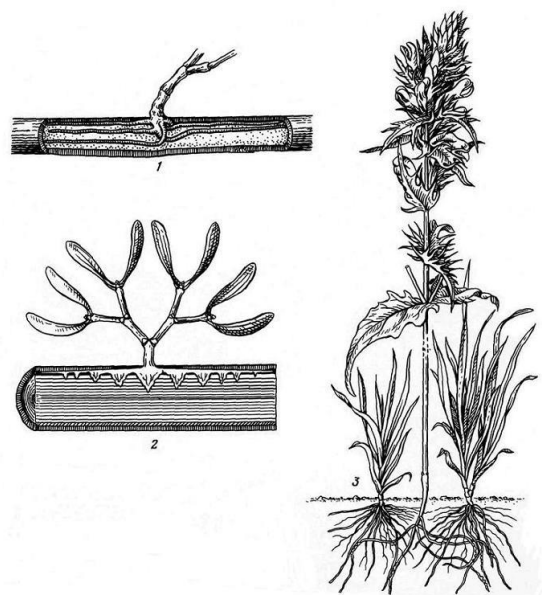
Сциофиты нормально растут и развиваются в условиях слабого освещения, отрицательно реагируя на прямой солнечный свет. Поэтому их по праву можно назвать тенелюбивыми растениями. К этой экологической группе относятся растения нижних ярусов густых тенистых лесов и густотравных лугов, погруженные в воду растения, немногочисленные обитатели пещер.

Своеобразным типом физиологической адаптации некоторых тенелюбов к недостатку света является утрата способности к фотосинтезу и переход к гетеротрофному питанию. Это растения – *симбиотрофы* (*микотрофы*), получающие органические вещества с помощью грибов-симбионтов (подъельник (*Hypopitys monotropa*) из семейства вертляницевых, ладьян (*Corallorhiza*), гнездовка (*Neottia*), надбородник (*Epipogium*) из семейства орхидных). Побеги этих растений теряют зеленую окраску, листья редуцируются и превращаются в бесцветные чешуи. Корневая система приобретает своеобразную форму: под влиянием гриба рост корней в длину ограничивается, зато они разрастаются в толщину.

Растения - *паразиты* других высших растений многочисленны в нижних ярусах густых влажнотропических лесов. Классическим примером является раффлезия Арнольда (*Rafflesia arnoldii*), которая не имеет ни корней, ни листьев. Внутри растения-хозяина развиваются присоски-гаустории, а снаружи формируется огромный цветок, достигающий в диаметре 1 м и весящий 4- 6 кг. Встречаются паразиты и среди растений умеренных широт (виды заразики (*Orobanche*), петров крест (*Lathraea squamaria*), повилика (*Cuscuta*)). Они полностью утрачивают зеленую окраску; стебли и листья их крайне редуцированы; вместо корней формируются присоски-гаустории, внедряющиеся в ткани растения-хозяина и соединяющиеся с его проводящей системой.

Кроме настоящих паразитов, полностью утративших способность к фотосинтезу, встречаются разнообразные формы *полупаразитов*. Полупаразиты сохраняют нормальные зеленые облиственные побеги, а от растения-хозяина получают, главным образом, воду и минеральные вещества: у них вместо мелких сосущих корней образуются присоски, внедряющиеся в ткани корней или ветвей растения-хозяина. К полупаразитам принадлежит широко распространенный в Западной Европе кустарничек омела (*Viscum album*), поселяющаяся в кронах деревьев, а также многие луговые растения из семейства норичниковых (погремок (*Rhinanthus*), марьянник (*Melampyrum*), очанка (*Euphrasia*) (рис. 156).

В условиях глубокого затенения нижних ярусов влажнотропических лесов выработались особые жизненные формы растений, выносящих в конечном счете основную массу побегов, вегетативных и цветonoсных, в верхние ярусы, к свету. Это удается благодаря специфическим способам роста. Сюда относятся *лианы* и *эпифиты*.



1 – омела (*Viscum album*), нижняя часть растения; видны видоизмененные корни под корой растения-хозяина; 2 – продольный разрез ветви растения-хозяина; видны присоски на корнях омелы; 3 – марьянник полевой (*Melampyrum arvense*), паразитирующий на луговых злаках

Рисунок 156 – Растения - полупаразиты

Лианы выбирают на свет, используя как опору соседние растения, скалы и другие твердые предметы. Поэтому их еще называют лозящими растениями в широком смысле. Лианы могут быть древесными и травянистыми и наиболее характерны для влажнотропических лесов. В умеренной зоне их больше всего во влажных ольшаниках по берегам водоемов; это почти исключительно травы, такие как хмель (*Humulus lupulus*), калистегия (*Calystegia*), ясменник (*Asperula*) и т.д. В лесах Кавказа встречается довольно много деревянистых лиан (сассапариль (*Smilax*), обвойник (*Periploca*), ежевики). На Дальнем Востоке они представлены лимонником китайским (*Schisandra chinensis*), актинидией (*Actinidia*), виноградом (*Vitis*).

Эпифиты - это особая жизненная форма растений, встречающаяся преимущественно во влажнотропических лесах. Чаще всего это травянистые растения, которые поселяются на стволах и ветвях других видов, но не являются паразитами по отношению к ним, а лишь “снимают квартиру” высоко над землей, в условиях более благоприятного освещения. Естественно, что это возможно лишь при очень высокой влажности воздуха.

Интересную жизненную форму представляют также эфемеры и эфемероиды листопадных лесов, например кандык сибирский (*Erythronium sibiricum*), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens*), горичвет весенний (*Adonis ver-*

nalis), ветреница лесная (*Anemone sylvestris*), медуница мягчайшая (*Pulmonaria dacica*). Все они являются светолюбивыми растениями и могут произрастать в нижних ярусах леса только благодаря тому, что сдвигают свой короткий вегетационный период на весну и начало лета, когда листва на деревьях еще не успевает распуститься, и освещенность у поверхности почвы оказывается высокой. Ко времени полного распускания листьев в кронах деревьев и появления затенения они успевают отцвести и образовать плоды.

Тепло является одним из необходимых условий существования растений, так как все физиологические процессы и биохимические реакции зависят от температуры. Выделяют четыре экологические группы растений: 1) мегатермы - жаростойкие растения; 2) мезотермы - теплолюбивые, но не жаростойкие растения; 3) микротермы - не требовательные к теплу растения, произрастающие в условиях умеренно холодного климата; 4) гекистотермы - особо холодостойкие растения. Последние две группы нередко объединяют в одну группу холодостойких растений.

Мегатермы имеют целый ряд анатомо-морфологических, биологических и физиологических приспособлений, которые позволяют им нормально отправлять свои жизненные функции при сравнительно высоких температурах. Особенно важное значение для жаростойких растений имеют физиологические адаптации, прежде всего способность протопласта без вреда переносить высокие температуры. Для некоторых растений характерна высокая интенсивность транспирации, ведущая к охлаждению тела и предохраняющая их от перегрева.

Жаростойкие растения характерны для сухих и жарких областей земного шара, также как и рассмотренные ранее ксерофиты. Кроме того, к мегатермам относятся наскальные мхи и лишайники освещенных местообитаний различных широт и виды бактерий, грибов и водорослей, обитающих в горячих источниках.

К типичным мезотермам относятся растения влажнотропического пояса, которые живут в условиях постоянно теплого, но не жаркого климата, в диапазоне температур 20-30°C. Как правило, эти растения не имеют никаких приспособлений к температурному режиму. К мезотермам умеренных широт относятся так называемые широколиственные древесные породы: бук (*Fagus*), граб (*Carpinus*), каштан (*Castanea*) и др., а также многочисленные травы из нижних ярусов широколиственных лесов. Эти растения тяготеют в своем географическом распространении к океаническим окраинам материков с мягким влажным климатом.

Микротермы - умеренно холодостойкие растения - характерны для бореально-лесной области, к наиболее холодостойким растениям - гекистотермам - относятся тундровые и высокогорные растения.

Основную адаптивную роль у холодостойких растений играют физиологические механизмы защиты: прежде всего, понижение точки замерзания клеточного сока и так называемая "льдоустойчивость", под которой понимают способность растений без вреда переносить образование льда в их тканях, а также переход многолетних растений в состояние зимнего покоя.

Именно в состоянии зимнего покоя растения обладают наибольшей холодостойкостью.

Для наиболее холодостойких растений - гекистотермов большое адаптивное значение имеют такие морфологические особенности, как небольшие размеры и специфичные формы роста. Действительно, подавляющее большинство тундровых и высокогорных растений имеют малые (карликовые) размеры, например береза карликовая (*Betula nana*), ива полярная (*Salix polaris*) и др. Экологическое значение карликовости заключается в том, что растение располагается в более благоприятных условиях, летом лучше прогревается солнцем, а зимой защищается снежным покровом.

Почва является одной из важнейших сред жизни сухопутных растений. В природных условиях реакция почвы складывается под влиянием климата, почвообразующей породы, грунтовых вод и растительности. Разные виды растений неодинаково реагируют на реакцию почвы и, с данной точки зрения, разделяются на три экологические группы: 1) ацидофиты; 2) базифиты и 3) нейтрофиты.

К ацидофитам относят растения, предпочитающие кислые почвы. Ацидофитами являются растения сфагновых болот, например сфагновые мхи (*Sphagnum*), багульник болотный (*Ledumpalustre*), кассандра, или болотный мирт (*Chamaedaphneca lyculata*), подбел (*Andromeda polifolia*), клюква (*Oxycoccus*); некоторые лесные и луговые виды, например брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*Vaccinium myrtillus*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). К базифитам относят растения, предпочитающие почвы, богатые основаниями и потому имеющие щелочную реакцию. Базифиты произрастают на карбонатных и солонцовых почвах, а также на обнажениях карбонатных пород. Нейтрофиты предпочитают почвы с нейтральной реакцией. Однако многие нейтрофиты имеют широкие зоны оптимума - от слабокислой до слабощелочной реакции.

Под солевым режимом почв понимают состав и количественные соотношения химических веществ в почве, которые определяют содержание в ней элементов минерального питания. Растения реагируют на содержание, как отдельных элементов минерального питания, так и всей их совокупности, которая определяет уровень плодородия почвы (или ее "трофность"). Разные виды растений нуждаются для своего нормального развития в различных количествах минеральных элементов в почве. В соответствии с этим различают три экологические группы: 1) *олиготрофы*; 2) *мезотрофы*; 3) *эвтрофы* (*мегатрофы*).

Олиготрофами называют растения, довольствующиеся очень малым содержанием элементов минерального питания. Типичными олиготрофами являются растения сфагновых болот: сфагновые мхи, багульник, подбел, клюква и др. Из древесных пород к олиготрофам относится сосна обыкновенная, а из луговых растений - белоус (*Nardus stricta*).

Мезотрофы - это растения, умеренно требовательные к содержанию элементов минерального питания. Они произрастают на небогатых, но и не на очень бедных почвах. К мезотрофам относятся многие древесные породы - кедр сибирский (*Pinussibirica*), пихта сибирская (*Abiessibirica*), береза повислая

(*Betulapendula*), осина (*Populustremula*), многие таежные травы – кисличка (*Oxalisacetosella*), вороний глаз (*Parisquadrifolia*), седмичник (*Trientaliseuropaea*) и др.

Эвтрофы предъявляют высокие требования к содержанию элементов минерального питания, поэтому произрастают на высокоплодородных почвах. К эвтрофам относятся большинство степных и луговых растений, например ковыль перистый (*Stipa pennata*), тонконог (*Koeleria cristata*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), а также некоторые растения низинных болот, например тростник обыкновенный (*Phragmites australis*).

Некоторые растения приспособились к избыточно высокому содержанию элементов питания. Наиболее изученными являются следующие четыре группы.

1. *Нитрофиты* - растения, адаптированные к избыточному содержанию азота. Типичные нитрофиты произрастают на мусорных и навозных кучах и отвалах, на захламленных вырубках, заброшенных усадьбах и других местообитаниях, где идет усиленная нитрификация. Они поглощают нитраты в таких количествах, что их можно обнаружить даже в клеточном соке данных растений. К нитрофитам относятся крапива двудомная (*Urtica dioica*), яснотка белая (*Lamium album*), виды лопуха (*Arctium*), малина (*Rubus idaeus*), бузина (*Sambucus*) и др.

2. *Кальцефиты* - растения, приспособленные к избыточному содержанию в почве кальция. Они произрастают на карбонатных (известковых) почвах, а также на обнажениях известняков и мела. К кальцефитам относятся многие лесные и степные растения, например венерин башмачок (*Cypripedium calceolus*), ветреница лесная (*Anemone sylvestris*), люцерна серповидная (*Medicago falcata*) и т. д. Из древесных пород кальцефитами являются лиственница сибирская (*Larix sibirica*), бук (*Fagus sylvatica*), дуб пушистый (*Quercus pubescens*) и некоторые другие. Особенно разнообразен состав кальцефитов на известковых и меловых обнажениях, которые образуют особую, так называемую “меловую” флору.

3. *Токсикофиты* объединяют виды, устойчивые к высоким концентрациям определенных тяжелых металлов (Zn, Pb, Cr, Ni, Co, Cu) и способные даже накапливать ионы этих металлов. Токсикофиты приурочены в своем распространении к почвам, формирующимся на породах, богатых элементами тяжелых металлов, а также к отвалам пустой породы промышленных разработок залежей данных металлов. Типичными токсикофитами-концентраторами, пригодными для индикации почв, содержащих много свинца, являются овсяница овечья (*Festuca ovina*), полевица тонкая (*Agrostis tenuis*); на цинковых почвах - фиалка (*Viola calaminaria*), ярутка полевая (*Thlaspi arvense*), некоторые виды смолевки (*Silene*); на почвах, богатых селеном, - ряд видов астрагала (*Astragalus*); на почвах, богатых медью, - оберна (*Oberna behen*), качим (*Gypsophila patrinii*), виды шпажника (*Gladiolus*) и т.д.

4. *Галофиты* - растения, устойчивые к высокому содержанию ионов легкорастворимых солей. Избыток солей увеличивает концентрацию почвенного раствора, в результате чего создаются трудности в поглощении

растениями питательных веществ. Галофиты поглощают эти вещества благодаря повышенному осмотическому давлению клеточного сока. К жизни на засоленных почвах разные галофиты приспособились по-разному: одни из них выделяют избыток поглощенных из почвы солей или через особые железки на поверхности листьев и стеблей (кермек (*Limonium gmelinii*), млечник (*Glaux maritima*)), или сбрасывая листья и веточки по мере накопления в них предельных концентраций солей (подорожник солончаковый (*Plantago maritima*), гребенщик (*Tamarix*)). Другие галофиты являются суккулентами, что способствует снижению концентрации солей в клеточном соке (солерос (*Salicornia europaea*), виды солянок (*Salsola*). Главной особенностью галофитов является физиологическая устойчивость протопласта их клеток к ионам солей.

Из физических свойств почвы основное экологическое значение имеют воздушный, водный и температурный режимы, механический состав и структура почвы, ее пористость, твердость и пластичность. Воздушный, водный и температурный режимы почвы определяются климатическими факторами. Остальные физические свойства почвы оказывают на растения, в основном, косвенное влияние. И только на песчаных и очень твердых (каменистых) субстратах растения находятся под прямым воздействием некоторых их физических свойств. В результате формируются две экологические группы - *псаммофиты* и *петрофиты* (литофиты).

В группу псаммофитов объединяют растения, приспособленные к жизни на подвижных песках, которые лишь условно можно назвать почвами. Большинство древесных и кустарниковых псаммофитов, например песчаный саксаул (*Haloxylon persicum*) и солянка Рихтера (*Salsola richteri*), образуют мощные придаточные корни на стволах, погребенных песком. У некоторых деревянистых псаммофитов, например у песчаной акации (*Ammodendron conollyi*), на оголенных корнях образуются придаточные почки, а затем и новые побеги, которые позволяют продлить жизнь растения при выдувании песка из-под его корневой системы.

К петрофитам (литофитам) относят растения, обитающие на каменистых субстратах - скальных обнажениях, каменистых и щебнистых осыпях, валунных и галечниковых отложениях по берегам горных рек. Все петрофиты являются так называемыми "пионерными" растениями, которые первыми заселяют и осваивают местообитания с каменистыми субстратами.

Биотические факторы. Большое значение в жизни растений имеют биотические факторы, под которыми подразумевают влияние животных, других растений, микроорганизмов. Это влияние может быть прямым, когда организмы, непосредственно соприкасаясь с растением, оказывают на него положительное или отрицательное воздействие (например, поедание травы животными), либо косвенным, когда организмы влияют на растение опосредованно, изменяя среду его обитания.

Здесь можно выделить несколько типов взаимоотношений.

1. При *мутуализме* растения в результате совместного существования получают взаимную пользу. Примером таких взаимоотношений могут служить микориза, симбиоз клубеньковых бактерий-азотфиксаторов с корнями бобовых.

2. *Комменсализм* - это такая форма взаимоотношений, когда совместное существование для одного растения выгодно, а для другого безразлично. Так, одно растение может использовать другое в качестве субстрата (эпифиты).

3. *Паразитизм* - такая форма взаимоотношений, когда растение-паразит живет за счет растения-хозяина.

4. *Конкуренция* - проявляется у растений в борьбе за условия существования: влагу, питательные вещества, свет и т. п. Различают внутривидовую конкуренцию (между особями одного и того же вида) и межвидовую (между особями разных видов).

Антропоические (антропогенные) факторы. Человек с давних времен оказывает влияние на растения, особенно заметно оно проявляется в наше время. Это влияние может быть прямым и косвенным.

Прямое воздействие - это вырубка леса, сенокошение, сбор плодов и цветов, вытаптывание и т. п. В большинстве случаев такая деятельность отрицательно сказывается на растениях и растительных сообществах. Численность некоторых видов резко сокращается, некоторые могут полностью исчезнуть. Происходит существенная перестройка растительных сообществ или даже смена одного сообщества другим.

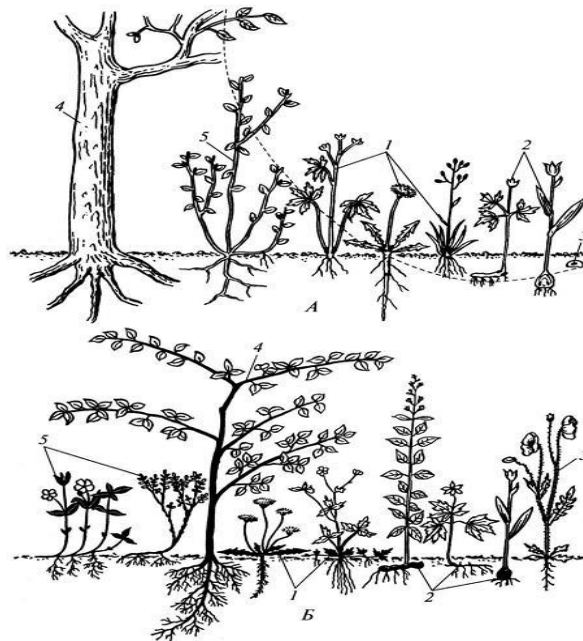
Не меньшее значение имеет косвенное воздействие человека на растительный покров. Оно проявляется в изменении условий существования растений. Так появляются *рудеральные*, или мусорные, местообитания, промышленные отвалы. Отрицательное влияние на жизнь растений оказывает загрязнение атмосферы, почв, вод индустриальными отходами. Оно приводит к исчезновению на определенной территории некоторых видов растений и растительных сообществ в целом. Естественный растительный покров изменяется и в результате увеличения площадей под агрофитоценозы.

Экологические факторы влияют на растение не изолированно друг от друга, а во всей их совокупности. Приспособленность растений ко всему комплексу условий местообитания отражает жизненная форма. Под жизненной формой понимают группу видов, сходных по внешнему облику (габитусу), который обуславливается сходством основных морфологических и биологических признаков, имеющих приспособительное значение.

Жизненная форма растений является результатом приспособления к определенной среде обитания и вырабатывается в процессе длительной эволюции. Существуют разные классификации жизненных форм растений. В основу биоморфологических классификаций можно, в зависимости от цели, положить разные признаки. Одна из наиболее распространенных и универсальных классификаций жизненных форм растений была предложена датским ботаником К. Раункиером (рис. 157).

Фанерофиты объединяют группу растений, у которых почки возобновления располагаются высоко над землей, - это деревья, кустарники, лианы и эпифиты. Фанерофиты меньше всего приспособлены к переживанию неблагоприятных условий. Их почки возобновления в условиях умеренно холодного климата защищены лишь почечными чешуями, а у некоторых фанерофитов тропических областей отсутствуют и почечные чешуи.

К *хамефитам* относятся невысокие кустарники, кустарнички, полукустарники, полукустарнички и некоторые травы, у которых почки возобновления располагаются невысоко над почвой или у ее поверхности и защищены не только почечными чешуями, но и снегом. Максимальная высота положения почек у хамефитов зависит от глубины снежного покрова.



А – положение почек возобновления; Б – сохраняющиеся многолетние части побеговой системы (выделены черным); 1 – гемикриптофиты; 2 – криптофиты; 3 – терофиты; 4 – фанерофиты; 5 – хамефиты

Рисунок 157 – Схема жизненных форм по К. Раункиеру

Гемикриптофиты - это многолетние травы, у которых надземные органы на неблагоприятный период отмирают целиком, а почки возобновления находятся на уровне почвы или погружены очень неглубоко в подстилку, образуемую мертвым растительным опадом, они защищены почечными чешуями, лесной подстилкой, собственными отмершими надземными органами и снегом.

Криптофиты - это многолетние травянистые растения с отмирающими надземными частями, у которых почки возобновления располагаются либо на некоторой глубине в почве на подземных органах (корневищах, луковицах, клубнях) (*геофиты*), либо в воде (*гидрофиты*) и поэтому получают дополнительную защиту.

К *терофитам* относятся однолетние растения, у которых к концу вегетационного периода отмирают как надземные, так и подземные органы, а неблагоприятный сезон года они переживают в виде покоящихся семян.

6.2 География растений

Флористическая география, или география растений (фитогеография), изучает закономерности распространения ботанических таксонов (видов, родов, семейств и т. д.) по земной поверхности, а также состав флоры различных территорий. Основными разделами географии растений являются: учение об ареалах (фитохорология), учение о флорах (флористика) и историческая география растений.

Флористическим районированием называют деление поверхности земного шара на флористические регионы различного ранга (*фитохорионы*, или *фитохории*). Каждый регион представляет собой территорию, в пределах которой флора более или менее однородна, однотипна, имеет свою специфику и в большей или меньшей степени отличается от флоры других регионов. При флористическом районировании выделяют территориальные единицы различного ранга, которые находятся в строгом соподчинении.

Самой крупной единицей флористического районирования является царство. На земном шаре выделяют шесть царств: Голарктическое (Holarctis), Палеотропическое (Palaeotropis), Неотропическое (Neotropis), Капское (Capensis), Австралийское (Australis) и Голантарктическое (Antarctis). Флористические царства подразделяют на области, области - на провинции, провинции - на округа. Флористические округа можно подразделять на флористические районы, а последние - на районы конкретных флор.

Для царств характерны эндемичные семейства, и очень высок родовой и видовой эндемизм. Области, как правило, эндемичных семейств не имеют, но степень родового и видового эндемизма очень высока. Во флорах провинций и округов преобладают эндемичные виды. Различия во флоре соседних флористических районов еще меньше. Необходимо отметить, что четких границ между отдельными фитохорионами в природе обычно нет, и проводить их приходится более или менее условно. Состав флор меняется в пространстве то быстрее, то медленнее, но чаще всего постепенно, нерезко.

Флористические царства представляют собой территории, очень сильно различающиеся одна от другой по флоре. Эти различия нельзя объяснить какими-то современными факторами, например климатическими условиями. Решающую роль в формировании флоры того или иного царства играли исторические факторы.

Голарктическое царство - самое обширное по площади. Оно занимает больше половины всей суши земного шара и охватывает всю внетропическую часть Северного полушария. Однако голарктическая флора довольно бедна - всего около 30 тыс. видов. В Голарктическом царстве насчитывается более 30 эндемичных семейств растений.

Палеотропическое царство занимает огромную территорию в тропической области Старого Света и уступает по площади только Голарктическому. Оно включает Африку (кроме северной части и крайнего юга), остров Мадагаскар, Индию, Индокитай, многочисленные крупные и мелкие острова между Азией и Австралией, многие островные территории в Тихом океане. Таким образом, территория царства сильно расчленена, а

отдельные его части далеко разбросаны в пределах тропического пояса - от Африки до Полинезии. Тем не менее, флора разных районов царства имеет много общего.

Флора царства достаточно своеобразна, насчитывает около 40 эндемичных семейств (непентесовые, банановые, панданусовые и др.). Число эндемичных родов и особенно видов настолько велико, что не поддается точному учету. Палеотропическое царство подразделяют на пять подцарств.

Неотропическое царство включает преобладающую часть Южной Америки (к северу от 30° ю.ш.), Центральную Америку вплоть до юга Мексики, острова Карибского моря и южную оконечность полуострова Флорида. Неотропическое царство довольно обширно по площади, но все же уступает в этом отношении Палеотропису и тем более Голарктису.

Флора царства необычайно богата и по числу видов сопоставима только с флорой Палеотрописа. Здесь насчитывается много десятков тысяч видов, принадлежащих к нескольким сотням семейств. Точное число видов неизвестно. О видовом богатстве царства можно судить хотя бы по тому, что флора только одной Бразилии содержит более 40 000 видов.

Флора Неотрописа отличается большим своеобразием. Здесь насчитывается около 25 эндемичных семейств, огромное количество эндемичных родов и особенно видов.

Капское царство - самое маленькое по площади. Оно занимает небольшую территорию на крайнем юге Африки. Однако флора его исключительно богата (около 7000 видов) и своеобразна. Она резко отличается от флоры соседних территорий, расположенных к северу.

В Капском флористическом царстве насчитывается семь эндемичных семейств, эндемичных родов более 210. Своеобразие, самобытность флоры Капского царства объясняется тем, что растительный мир данной территории длительное время развивался в условиях изоляции.

Австралийское царство включает Австралию и соседний остров Тасмания, а также некоторые мелкие острова. Австралийское царство занимает совершенно изолированное положение. Оно отделено от остальной суши более или менее обширными морскими просторами. Территория царства довольно велика, по размерам она лишь немногим меньше Европы.

Флора Австралийского царства очень богата (около 15 000 видов), чрезвычайно самобытна, оригинальна и содержит множество древних растений. Австралийская флора отличается очень высоким эндемизмом на всех уровнях. Здесь имеется более десятка эндемичных семейств, эндемичных родов насчитывается около 570. Доля эндемичных видов в целом достигает 75-80%, в некоторых районах эта цифра еще выше.

Самыми характерными для австралийской флоры следует считать эвкалипты и акации. Эвкалиптов насчитывается здесь более 600 видов (род *Eucalyptus* относится к семейству миртовых). Одна из примечательных особенностей флоры Австралийского царства - отсутствие некоторых широко распространенных на других континентах семейств растений и даже более крупных таксонов. Здесь нет, например, хвощей, бамбуков, представителей

подсемейства яблоневых семейства розоцветных. Отсутствуют семейства вересковых, бегониевых, валериановых, чайных. Это явление иногда обозначают термином “дефектность флоры”.

Голантарктическое царство расположено в Южном полушарии, причем в относительно высоких широтах. Оно включает южную часть Южной Америки (примерно от 30° ю. ш.), Новую Зеландию, незначительные, не покрытые льдами, участки Антарктиды и многочисленные мелкие острова, находящиеся в южной части Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Территория царства сравнительно невелика и чрезвычайно сильно раздроблена. Отдельные части царства расположены очень далеко друг от друга, разделены огромными морскими просторами. Тем не менее, флора всех этих участков суши имеет явные черты сходства. Есть много общих родов и даже видов. Голантарктическое царство значительно уступает по числу видов всем остальным царствам, однако своеобразие флоры достаточно велико. Имеется десять эндемичных семейств. Эндемизм на видовом уровне очень высокий - около 75%.

Флорой называют совокупность видов растений, обитающих на определенной территории. Можно говорить о флоре отдельного района, области, страны или какого-либо физико-географического региона (например, флора Сибири, флора Европы, флора Омской области и т.п.). Нередко под флорой подразумевают также список растений, отмеченных на данной территории.

Флоры разных территорий значительно различаются по числу слагающих их видов. Это связано, прежде всего, с размером территории. Чем она больше, тем, как правило, больше и число видов. Сравнивая приблизительно одинаковые по величине части суши по количеству видов произрастающих на них растений, выявляют флоры *бедные* и флоры *богатые*.

Наиболее богаты видами флоры тропических стран, по мере удаления от экваториальной области число видов быстро уменьшается. Самой богатой является флора Юго-Восточной Азии с архипелагом Зондских островов - более 45 тыс. видов растений. На втором месте по богатству стоит флора тропической Америки (бассейн Амазонки с Бразилией) - около 40 тыс. видов. Флора Арктики - одна из самых бедных, в ней насчитывается немногим более 600 видов, флора пустыни Сахара еще беднее - около 500 видов.

Среди растений, образующих флору, можно выделить группы видов со сходными ареалами. Такие группы видов получили название *географических элементов* флоры.

В состав флоры того или иного района могут входить растения, различные по своему происхождению. При генетическом анализе флоры все ее элементы делят на *автохтонные* (виды, возникшие на данной территории) и *аллохтонные* - виды, первоначально появившиеся за пределами территории флоры и проникшие туда в результате последующего расселения (миграции).

Одна из важных особенностей любой флоры - присутствие эндемичных и реликтовых растений. Присутствие во флоре в значительном количестве эндемичных видов указывает на ее древность. Под *реликтами* подразумеваются

виды, входящие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших геологических эпох. Присутствие реликтов в какой-либо флоре также указывает на ее древность.

В современную эпоху очень велико воздействие на флору человека и его хозяйственной деятельности. Вместе с тем, деятельность человека вызывает появление в составе флоры новых растений, совершенно несвойственных прежде той или иной местности. Это *заносные*, или *адвентивные*, виды. Местная флора пополняется также благодаря тому, что человек специально культивирует полезные (пищевые, декоративные) растения из других, нередко очень отдаленных районов земного шара. Большинство этих растений может существовать только в культуре, но некоторые из них дичают и внедряются в местную флору.

Ареал - это область географического распространения систематической единицы (вида, рода, семейства и т. д.). География растений имеет дело, прежде всего, с ареалами различных видов. Зная ареалы видов какого-либо рода, можно составить представление об ареале всего рода в целом. Так же обстоит дело и с ареалом семейства, который складывается из ареалов отдельных родов.

Местонахождение - это конкретный географический пункт, где найдено или наблюдалось отдельное растение. Ни один вид не занимает всю территорию своего ареала сплошь. Это связано с тем, что даже в небольшом, относительно однородном географическом районе не наблюдается полной выравненности экологических условий. Ареал считается *сплошным* при непрерывном географическом распространении вида, хотя и при наличии прерывистости топографической.

Рассматривая географическое распространение растений, мы можем иногда встретиться с таким фактом, когда промежуток между отдельными местонахождениями вида охватывает значительную часть суши, которая не может быть включена в единый ареал данного вида, так как здесь имеет место географическая прерывистость. В этом случае говорят о разрыве ареала, или его *дизъюнкции*. *Разорванные (дизъюнктивные)* ареалы обычно являются наследием геологического прошлого, т. е. представляют остатки некогда сплошных ареалов.

В зависимости от тех причин, которые обуславливают границы ареалов, в географии растений различают следующие типы границ: климатические, непереходимые, почвенно-грунтовые, биотические, исторические.

1. *Климатические* границы возникают как следствие приспособленности растений к режиму тепла и влаги той природной зоны, где каждый данный вид существует в оптимальных условиях. У большинства растений Северного полушария, особенно древесных, полярная граница является климатической (ель, лиственница и др.).

Зависимость границ ареалов от климата проявляется в том, что во многих случаях эти границы идут по определенным параллелям или повторяют изолинии каких-либо климатических показателей. Наглядным примером являются северная и южная границы ареала семейства пальм, которые проходят по северному и южному тропикам.

2. *Непереходимые* границы возникают за счет физических преград, встающих на пути распространения растений. Сюда относятся обширные водные пространства - океаны, моря, высокие горные хребты, особенно в случае их широтного простираия. Эту же роль играют большие площади открытых ландшафтов пустынь, степей, тундр - для лесных растений и значительные лесные пространства - для растений степей и пустынь.

3. *Почвенно-грунтовые*, или *эдафические*, границы образуются при исчезновении необходимых местообитаний в связи с резким изменением химизма или физических свойств почв. Так, сильная засоленность северной половины Крымского полуострова является препятствием для расселения сюда многих степных видов, распространенных на юге Украины. Географически сплошная вечная мерзлота на северо-востоке Сибири является причиной образования здесь границ ареалов ряда древесных пород, обычных в остальной Сибири, таких как ель, сосна, сибирский кедр.

4. *Биотические* границы иногда называют еще *конкурентными*, так как связывают их с невозможностью внедрения вида в какую-либо местность потому, что необходимые для него местообитания уже раньше успели занять популяции другого вида со сходными экологическими требованиями. Именно это обстоятельство нередко ограничивает роль естественных факторов географического распространения растений. Виды, обосновавшиеся ранее в данной местности, “не пускают” пришельцев, не дают им размножиться и продвинуться за какую-то достигнутую ими границу. Биотическая граница может возникнуть также в том случае, если вид в процессе своего расселения достигает района, где по какой-либо причине отсутствует необходимое для него насекомое - опылитель. Не имея возможности обеспечить себя потомством, вид не перейдет через границу ареала этого насекомого.

5. *Исторические* границы, в отличие от предыдущих типов, обусловлены не современными причинами, а какими-нибудь событиями геологического прошлого, такими, как фазы горообразования, изменения конфигурации и связей материков, изменения климата. К историческим границам можно отнести также те случаи, когда вид в современную эпоху активно расселяется и не достиг еще потенциально возможных для него пределов.

В зависимости от формы ареалы делят на две основные группы: 1) *сплошные* и 2) *несплошные*. Наиболее распространенными формами среди сплошных ареалов являются:

1. *Опоясывающие* - вытянутые вдоль всей суши земного шара по широте, это ареалы целых семейств или родов (семейства березовых, сосновых, пальм и др.).

2. *Циркумполярные* - охватывающие полярную окраину северной суши полукольцом или почти кольцом.

3. *Овальные* - вытянутые в меридиональном направлении или чаще по широте на ограниченном отрезке того или иного климатического пояса, наиболее распространенная форма ареалов видов и родов, но встречается и у семейств.

4. *Лучистые* и *бахромчатые* - обычно неправильной формы с

неравномерными, часто многочисленными выступами в разных направлениях, это ареалы активно расселяющихся видов.

К несплошным ареалам относятся:

1. *Дизъюнктивные*, или *разорванные*, - регрессивные ареалы, распадающиеся на два или несколько изолированных фрагмента (семейство саговниковых, роды орех, каштан и др.); дизъюнктивный ареал может возникнуть и вследствие случайного заноса семян, например перелетными птицами, в пригодные для произрастания вида места, находящиеся на значительном расстоянии от границ его основного ареала.

2. *Продырявленные* - встречаются у вымирающих папоротников и некоторых видов цветковых растений.

3. *Точечные* ареалы - слагаются из многочисленных, сильно разьединенных участков, характерны для водных, сорных и рудеральных (мусорных) растений.

4. *Ленточные* ареалы - представляют собой фрагменты, оторванные от основного, сплошного, ареала и разьединенные большими пространствами, непригодными для обитания данного вида; чаще всего это ареалы древесных видов и сопутствующих им трав и кустарников, проникающих в тундры, пустыни, саванны вдоль рек, около которых они и протягиваются узкими лентами.

Виды, встречающиеся на всех континентах, называются *космополитами*. К ним относятся некоторые водные растения, например элодея канадская (*Elodea canadensis*), ряска малая (*Lemna minor*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*) и др. Если растение распространено в пределах примерно половины суши, то его относят к *полукосмополитам*. Последние наиболее часто встречаются среди споровых растений, например папоротник орляк (*Pteridium aquilinum*), некоторые мхи.

Широко распространенные виды называют *эврихорами*, а виды, ограниченные в распространении, - *стенохорами*. Все космополиты - эврихоры, но не все эврихоры являются космополитами, так как некоторые из них встречаются повсеместно лишь на одном из континентов. В природе количественно преобладают *мезохоры* и *стенохоры*. К этим двум группам относится около 70% всех видов растений.

Среди стенохоров имеются виды, ареал которых ограничен только каким-либо определенным регионом, и вне его они нигде больше не встречаются. Подобные растения называют *эндемичными*, или *эндемиками* (*эндемами*). Различают два типа эндемизма - *палеоэндемизм* (реликтовый эндемизм) и *неоэндемизм*. В первом случае речь идет о вымирающих таксонах, которые прежде были широко распространены, но сейчас встречаются лишь на очень ограниченных территориях. Например, гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba*) - единственный современный представитель целого класса голосеменных растений, который в мезозойскую эру был широко распространен по всей Евразии и Северной Америке, - растет в диком состоянии на очень небольшой территории в горах Восточного Китая.

В случае неоэндемизма речь идет, напротив, о молодых видах. Их ареал

ограничен, главным образом, по той причине, что они еще не успели достаточно широко распространиться по земной поверхности. Примером неэндемиков могут быть некоторые “молодые” виды первоцвета (*Primula*), колокольчика (*Campanula*), крупки (*Draba*), встречающиеся на Кавказе.

Часто встречается явление *викаризма*. *Викарирующими*, или *викарными* (замещающими), называют виды и другие таксоны, которые мало различаются по морфологическим признакам и близко родственны между собой, но территориально разобщены. Эти виды как бы замещают друг друга на разной территории. В качестве примера можно назвать два вида ели, произрастающих в России, - ель европейскую (*Picea abies*) и ель сибирскую (*P. obovata*). Ареал первого вида расположен в европейской части России, второго – включает северо-восток европейской части, Сибирь и Дальний Восток.

Геоботаника – раздел ботанической географии, изучающий сложение и распространение по поверхности Земли растительного покрова. Разделами геоботаники являются: 1) фитоценология – учение о растительных сообществах (фитоценозах); 2) география растительности – учение о закономерностях географического распределения растительных сообществ и сочетания их в пространстве.

Основными объектами исследований в геоботанике являются: 1) *растительное сообщество*, или *фитоценоз*, и 2) *растительный покров*, или *растительность*.

Под растительным сообществом (фитоценозом) понимают конкретную группировку растений в пределах одного местообитания, характеризующуюся определенным видовым составом, строением и определенной системой взаимоотношений растений друг с другом и со средой.

Границы биогеоценоза в горизонтальном направлении определяются границами фитоценоза, свойственного ему, в вертикальном – высотой надземных органов фотосинтезирующих растений и глубиной проникновения их подземных органов.

Фитоценозы представляют собой результат длительного подбора видов растений, которые в процессе взаимодействия между собой и другими компонентами биоценоза приспособились к определенным экологическим условиям. В результате совместного произрастания в фитоценозе устанавливаются определенные взаимоотношения между видами. Принято различать три основные формы влияния растений друг на друга: прямые (контактные), трансбиотические, трансбиотические.

Контактные отношения проявляются в паразитизме, симбиозе, в механическом воздействии растений друг на друга, в срастании корней и т.п.

Трансбиотические взаимоотношения – это влияние одних растений на другие посредством изменения окружающей среды. Сюда относятся конкуренция за свет, влагу, питательные вещества, а также выделение растениями продуктов жизнедеятельности в окружающую среду и др.

Трансбиотические взаимоотношения – это влияние одних растений на другие через посредство каких-то иных организмов.

Важнейшим признаком фитоценоза является его *видовой*

(флористический) состав. Число видов растений в сообществе называют его *видовым богатством*. Так, например, видовая насыщенность фитоценозов влажных тропических лесов, формирующихся в условиях исключительно богатой тропической флоры, оценивается сотнями видов высших растений, а видовая насыщенность сибирских таежных лесов, формирующихся на фоне бедной бореальной флоры, варьирует, как правило, в пределах 15-30 видов.

Флористическое разнообразие фитоценозов зависит также от условий местообитаний: чем они благоприятнее, тем сложнее видовой состав, и, наоборот, в неблагоприятных местообитаниях формируются флористически простые фитоценозы.

В большинстве фитоценозов есть виды, которые по численности особей преобладают над другими. Такие виды называют *доминантами*. По количеству доминантов различают фитоценозы моно- и полидоминантные (имеется лишь один господствующий вид или же их несколько). Примером монодоминантных сообществ могут быть многие леса таежной зоны, где в древесном ярусе господствует какой-либо один вид (ель, сосна и др.). Дубравы, напротив, обычно полидоминантны. В травяных сообществах (луга, степи) нередко происходит смена доминантов по годам в зависимости от изменения погодных условий. Очень трудно выделить доминирующие виды в дождевых тропических лесах, в некоторых типах лугов и ряде других сообществ.

Особи, входящие в состав ценопопуляции, как правило, находятся на разных стадиях онтогенеза, или в разных возрастных состояниях, начиная от еще не проросших и прорастающих семян и кончая старыми отмирающими экземплярами. Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называют *возрастным спектром* ценопопуляции.

В зависимости от соотношения возрастных групп различают три типа ценопопуляций: инвазионный, нормальный и регрессивный. *Инвазионные* популяции состоят исключительно или в основном из молодых особей, еще не достигших половозрелого состояния и не дающих генеративного потомства. *Нормальные* ценопопуляции характеризуются гармоничным сочетанием молодых, половозрелых и стареющих особей. В *регрессивных* ценопопуляциях преобладают стареющие особи при полном или почти полном отсутствии молодых возрастных групп. Принадлежность ценопопуляции к определенному возрастному типу характеризует ее позицию и жизнеспособность в фитоценозе.

Обычно в составе фитоценоза различают три группы видов, обладающих сходным средообразующим воздействием и сходной степенью влияния на другие ценопопуляции фитоценоза.

1. *Эдификаторы* – ценопопуляции, слагающие основу фитоценоза, играющие главную роль в формировании фитосреды, оказывающие большое влияние на другие ценопопуляции. Они являются доминантами и образуют основную фитомассу в фитоценозе.

2. *Ассектаторы* – ценопопуляции, характерные для фитоценоза, постоянно присутствующие в нем, но не обильные и потому не имеющие большого фитоценотического значения.

3. *Адвентивные растения* – ценопопуляции случайные, не свойственные

данному фитоценозу, быстро исчезающие из него, например полевые сорняки на естественных лугах, крапива в водораздельных лесах и т.д.

Фитоценозы расчленяются на отдельные морфологические части как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении, в соответствии с этим различают вертикальную и горизонтальную структуру фитоценозов.

Вертикальная структура фитоценозов обуславливается тем, что произрастающие в нем растения имеют неодинаковую высоту, а их корневые системы проникают в почву на разную глубину. В результате фитоценоз расчленяется в вертикальном направлении на отдельные более или менее отграниченные друг от друга слои – *ярусы*, что приводит к более полному использованию растениями ресурсов местообитания.

Наиболее четко ярусность выражена в лесном фитоценозе. Число ярусов в разных типах леса различно. Например, сосняк сфагновый может иметь всего два яруса: в первом – сосна, во втором – сфагнум. В дубраве можно выделить иногда до семи ярусов.

Горизонтальная структура фитоценозов определяется характером распределения растений по их площади. В естественных фитоценозах, как правило, ценопопуляции распределяются неравномерно, при этом в одних точках особи образуют скопления (группы), между которыми особи данной ценопопуляции не встречаются совсем или встречаются значительно реже. В зависимости от типа распределения доминантных ценопопуляций возникает два типа горизонтальной структуры – диффузный и мозаичный. *Диффузная структура* характеризуется более или менее однородным (гомогенным) горизонтальным строением. *Мозаичная структура* характеризуется явно неоднородным (пятнистым) распределением доминантных ценопопуляций, в результате чего в фитоценозе выделяются мелкие участки, отличающиеся друг от друга по составу и строению.

Каждый фитоценоз представляет собой не застывшее явление природы, а систему, находящуюся в состоянии постоянной динамики. Изменчивость фитоценоза во времени – это одна из наиболее характерных его особенностей. Фитоценозы претерпевают разнообразные изменения, которые можно разделить на модификации и смены.

К *модификациям* относят обратимые изменения фитоценозов. Это сравнительно непродолжительные и неглубокие, главным образом, количественные изменения признаков фитоценозов. В зависимости от продолжительности модификаций различают суточную, сезонную и многогодичную изменчивость.

К *разногодичным изменениям*, называемым также *флюктуациями*, относят более продолжительные, по сравнению с сезонными, модификации фитоценозов. Это такие изменения, которые осуществляются в течение нескольких соседних лет и для которых временным масштабом измерения является один год.

К *сменам* относят необратимые изменения фитоценозов, которые ведут к замещению одного фитоценоза другим. В отличие от модификаций, смены носят более глубокий характер, так как затрагивают не только изменение

количественных соотношений ценопопуляций, но всегда сопровождаются существенными изменениями флористического состава фитоценозов. В зависимости от причин, их вызвавших, различают автогенные и аллогенные сукцессии. *Автогенные* сукцессии вызываются внутренними факторами, заложенными в самих фитоценозах, в свойствах слагающих фитоценоз растений, в особенностях влияния их на среду. Примером автогенных сукцессий могут служить: зарастание водоемов, заболачивание леса или луга, восстановление исходного типа фитоценоза после пожара, вырубки и т.п.

Аллогенные сукцессии обусловлены внешними по отношению к фитоценозам факторами. В зависимости от действующего фактора различают: климатогенные (наступление или отступление ледника), эдафогенные (засоление водоемов), зоогенные (подпруживание рек бобрами, в результате чего затопляются участки поймы), антропогенные (распашка, сенокосение, рубка леса и т.д.) сукцессии.

Распределение растительности по поверхности земного шара подчинено определенным закономерностям. В основе распределения растительности лежат *горизонтальная (широтная) зональность* и *вертикальная зональность*, или *поясность*.

Зональная, или климатически обусловленная, растительность занимает *плакоры* - хорошо дренированные водораздельные пространства с почвами среднего механического состава. В досельскохозяйственный период в пределах каждой зоны зональная растительность, как правило, господствовала по площади. В настоящее время вследствие уничтожения естественного растительного покрова человеком на больших территориях зональная растительность в некоторых районах уже не является господствующей (например, в степной зоне европейской части России степей сохранилось сравнительно мало).

Интразональной растительностью называют такую растительность, которая развивается в особых, экстремальных условиях среды (например, в стоячих водоемах, на засоленных и избыточно увлажненных почвах, на скалах, песках и т.п.) и в то же время нигде не образует своей отдельной зоны (не является зональной). Она определяется в меньшей степени климатом и в гораздо большей – субстратом. Поэтому интразональная растительность распространена в почти неизменном виде на одинаковых почвах в различных зонах. Водные фитоценозы очень сходны от бореальной области до тропиков. Довольно сходна растительность засоленных почв и песчаных дюн в разных климатических областях. Тем не менее, интразональная растительность в разных климатических зонах, как правило, несет на себе отпечаток зонального климата.

Зональная растительность может встречаться и за пределами своей климатической зоны, если находит там подходящие местообитания, тогда она носит название *экстразональной*. Например, небольшие участки степи в лесной зоне, развивающиеся на склонах южной экспозиции, или лесная растительность в степной зоне, если грунтовые воды вблизи рек восполняют недостаточное количество осадков.

Таким образом, зональная растительность создает основной фон, а интра- и экстразональная обычно встречаются в виде вкраплений и связаны с какими-то особыми условиями среды.

Одним из путей привлечения внимания людей к экологическим проблемам и сохранению биологического разнообразия являются Красные книги. Международным союзом охраны природы и природных ресурсов (МСОП) составлена Красная книга всей планеты. В рамках отдельных государств создаются региональные Красные книги. Составляются также Красные книги отдельно для растений, животных и других систематических групп организмов. В настоящее время на Земле находятся под угрозой исчезновения около 25 тысяч видов растений, 600 видов птиц, 120 видов зверей, а также многочисленные виды рыб, рептилий, моллюсков, насекомых и др. Страна, в которой находятся исчезающий или редкий вид, несет моральную ответственность за его судьбу в дальнейшем.

Все виды, заносимые в Красные книги, подразделяются на категории (по степени угрозы потери): находящиеся под угрозой исчезновения, сокращающиеся, редкие, неопределенные.

1. Ех - по-видимому, исчез.

2. Е - под угрозой исчезновения. Спасение вида невозможно без проведения специальных мер по охране.

3. V - сокращающийся в численности. Этот уязвимый, сокращающийся в численности вид пока еще встречается в количествах, достаточных для выживания.

4. R - редкий. Прямая угроза выживанию отсутствует, но из-за незначительной численности при неблагоприятных условиях возможно сокращение численности и угроза исчезновения.

5. Восстановленные виды. Ранее относились к категориям E, V или R, теперь благодаря мерам по охране и эксплуатации восстановлены. Нуждаются в постоянном контроле.

Особое внимание при охране должно уделяться эндемам и реликтам.

Контрольные вопросы:

1 Дайте определение экологии, географии растений и фитоценологии.

2 Какие жизненные формы растений произрастают в Казахстане?

3 Какой признак положен в основу классификации жизненных форм по К. Раункиеру?

4 Назовите основные типы растительности для континента Евразия. Сколько основных типов растительности можно выделить для Казахстана?

5 Какие виды растений занесены в Красную Книгу Казахстана?

6 Какой фактор лежит в основе разделения видов на эндемики и космополиты?

7 Какие группы растений по отношению к теплу, влаге, почве вы можете назвать?

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника. - Санкт-Петербург, 2003. - 647 с.
2. Ишмуратова М.Ю. Ботаника. Учебно-методическое пособие. – Караганда: Болашак-Баспа, 2015. – 325 с.
3. Тусупбекова Г.Т. Основы естествознания. Ч. 1. Ботаника. – Астана: Фолиант, 2013. – 360 с.
4. Дербуш С.Н. Основные черты строения и жизнедеятельности растительных клеток. Учебное пособие. - Караганды, 2005. - 61 с.
5. Хржановский В.Г., Понамаренко С.Ф. Ботаника. Учебник. – М., 1988. – 383 с.
6. Ботаника. Учебное пособие для студентов фармацевтических факультетов. – Омск, 2007. – 546 с.
7. Флора Казахстана. ТТ. 1-9. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1954-1966.
8. Рахимов К.Д. Русско-казахско-латинский словарь растений, используемых в медицине и биологии. - Алматы, 2003. – 172 с.
9. Иллюстрированный определитель растений Казахстана, ТТ. 1-2, 1969-1970.
10. Вехов В.Н., Лотова В.Н., Филин В.Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 196 с.
11. Онтогенетический атлас растений. Т. 1-4. – Йошкар-Ола: Изд-во МарГУ, 2007. – 372 с.
12. Лотова Л.И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений. – М.: КомКнига, 2007. – 512 с.
13. Бавтуто Г.А., Ерей Л.М. Практикум по анатомии и морфологии растений. - Минск: ООО «Новое знание», 2002. - 464 с.
14. Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.И. Ботаника. Систематика высших, или наземных растений. - М.: Академа, 2001. - 429 с.
15. Вестник Совета ботанических садов Казахстана. Вып. 1. – Алматы, 2013. – 44 с.
16. Материалы международной научной конференции, посвященной юбилейным датам выдающихся ученых-ботаников Казахстана «Изучение ботанического разнообразия Казахстана на современном этапе». – Алматы, 2013. – 218 с.
17. Ишмуратова М.Ю. Учебно-производственная практика по ботанике. Учебно-методическое пособие. - Караганда: РИО Болашак-Баспа, 2013. - 119 с.
18. Ишмуратова М.Ю. Лекарственные растения народной медицины. - Караганда: РИО Болашак-Баспа, 2015. - 191 с.
19. Ишмуратова М.Ю. Систематика и интродукция растений (курс лекций). - Караганда: РИО Болашак-Баспа, 2015. - 100 с.
20. Флора Казахстана. ТТ. 1-9. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1954-1966.
21. Байтулин И.О. Основы ризологии. – Алматы: Гылым, 2001. – 330 с.
22. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966. – 611 с.

23. Баранов Е.И., Зайчикова С.Г. Атлас по ботанике. Анатомия, морфология и систематика высших растений. – М.: ООО «Издательство «Медицинское информационное агенство», 2013. – 168 с.
24. Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. – Тбилиси: Мецниерба, 1975. – 105 с.
25. Ишмуратова М.Ю. Микробиология, вирусология, иммунология (курс лекций). – Караганда: РИО «Болашак-Баспа», 2015. – 218 с.
26. Ишмуратова М.Ю., Сиволобова О.А. Биотехнология (курс лекций). – Караганды: РИО «Болашак-Баспа», 2017. – 379 с.
27. Ишмуратова М.Ю., Улжибаева Ж.Б., Коржумбаева А.Т. Экология и устойчивое развитие. - Караганда: РИО «Болашак-Баспа», 2014. – 226 с.