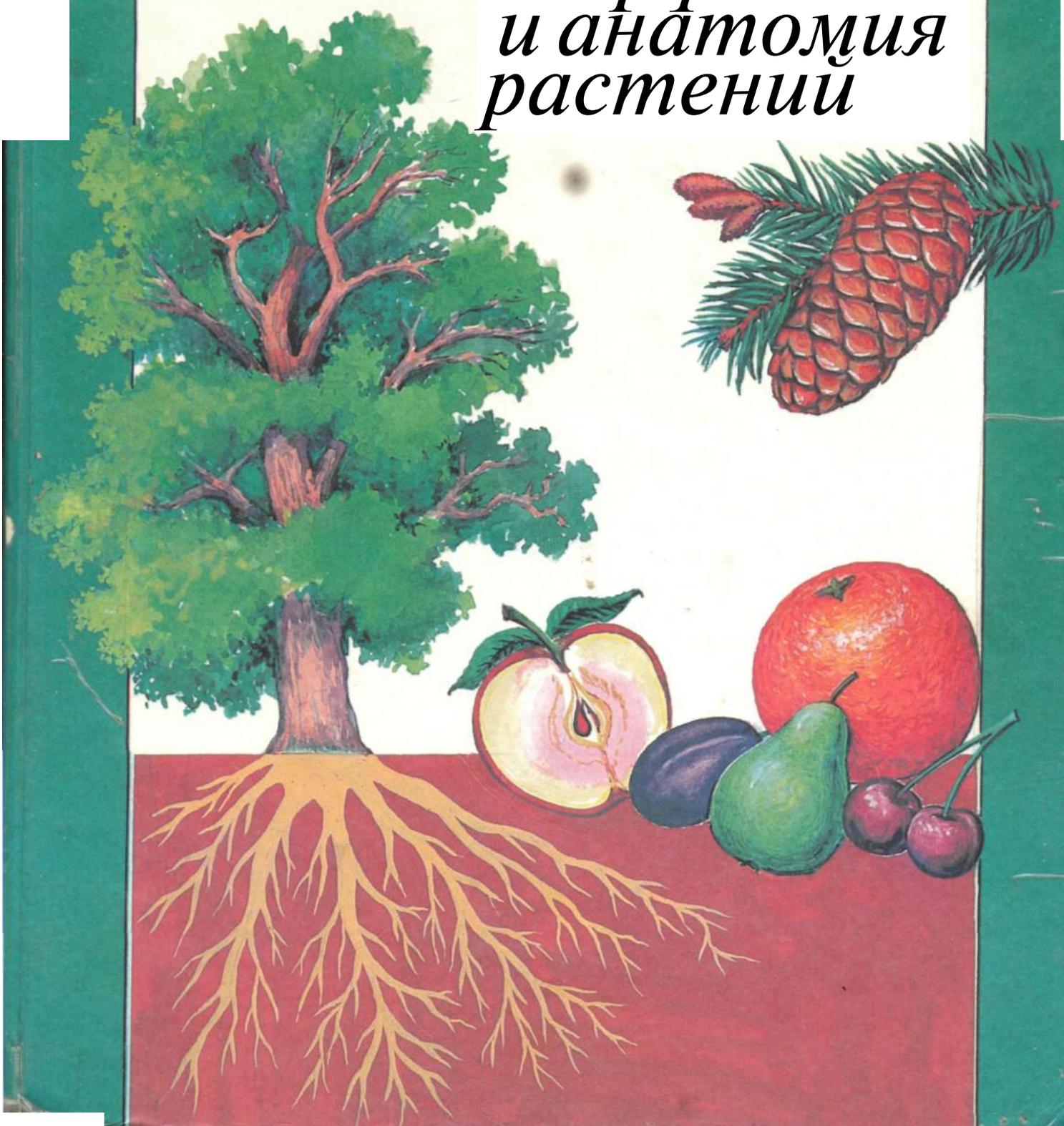


Г А Бавтуто В. М. Еремин



БОТАНИКА

*Морфология
и анатомия
растений*



Г.А.Бавтуто В.М.Еремин

БОТАНИКА



Морфология и анатомия растений

Допущено
Министерством образования и науки
Республики Беларусь
в качестве учебного пособия
для студентов биологических специальностей
педагогических высших учебных заведений

Минск
"Вышэйшая школа"
1997

Рецензенты: кафедра ботаники биологического факультета
Белорусского государственного университета (проф. А. С. Шуканов); *В. Е. Бор-*
мотов, проф., чл.-корр. АН Республики Беларусь

Бавтуто Г. А., Еремин В. М.
Б29 Ботаника: Морфология и анатомия растений: Учеб. посо-
бие. — Мн.: Выш. шк., 1997. — 375 с: ил.

ISBN 985-06-0139-6.

Пособие написано по новой программе и обобщает опыт авторов в преподавании морфологии и анатомии растений. Материал излагается на современном уровне знаний разных направлений ботаники в онтогенетическом и эволюционном освещении.

Вопросы строения клетки рассматриваются на микро- и субмикроскопическом уровнях; приведена современная классификация соцветий, плодов. Серьезное внимание уделено морфологической эволюции; детально, в отдельной главе, изложены возможные пути возникновения и эволюции листостебельных растений в контексте общих вопросов происхождения жизни. Кроме того, широко освещаются история развития ботаники, общеэкологические проблемы и проблемы, связанные с экологией Беларуси, вопросы охраны окружающей среды на современном этапе.

Для студентов биологических специальностей педагогических университетов и институтов, а также для аспирантов. Может быть использовано и учителями биологии.

ББК 28.56я73

© Г. А. Бавтуто, В. М. Еремин, 1997
© Издательство «Вышэйшая
школа», 1997

Введение в биологию

Современная биология — комплексная наука, сложившаяся в результате начавшихся еще в прошлом веке дифференциации и интеграции различных биологических дисциплин. Прежде чем начать изучение ботаники — древнейшей биологической науки, следует представить ее место в системе биологических наук, специфические задачи и взаимосвязь с другими отраслями биологии, т. е. «войти в биологию», познакомиться с принципами ее классификации, объектами и методами исследования.

КЛАССИФИКАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. «ДРЕВО» БИОЛОГИИ

Термин «*биология*» (греч. *bios* — жизнь и *logos* — учение, наука) предложен в 1802 г. французским натуралистом Ж. Б. Ламарком и означает комплекс наук, изучающих живую природу, многообразие строения и функций живых организмов, их развитие и взаимоотношения с окружающей средой.

Существует немало классификаций биологических наук. Наиболее признанным является деление биологических наук на общие, частные, комплексные, предложенное Б. Г. Иоганзенем (1959) и модифицированное соответственно современному уровню знаний.

Общие биологические науки изучают весь органический мир в строго определенном направлении, какую-то одну сторону его жизненных проявлений, т. е. «немного обо всем». К таким наукам относятся морфология, генетика, биогеография, эволюционное учение. Каждая из этих наук может в свою очередь подразделяться на части. Например, морфология земноводных, морфология цветковых растений, морфология грибов, экология растений, экология животных и т. д.

Частные науки изучают конкретные объекты органического мира во всех аспектах их жизнедеятельности, т. е. «всё об одном». Так, морфологию, систематику, физиологию, экологию, генетику, эволюцию и другие особенности растений

изучает *ботаника*; животных — *зоология*; микроорганизмов — *микробиология*; грибов — *микология*. При этом частные науки тоже могут быть расчленены: ботаника, например, подразделяется на бриологию (объект изучения — мхи), лишенологию (лишайники), альгологию (водоросли), дендрологию (деревья), фитоценологию (фитоценозы) и др.; зоология — на протозоологию (объект изучения — простейшие), гельминтологию (гельминты), орнитологию (птицы), энтомологию (насекомые) и др.

Интеграция биологических исследований привела к развитию *комплексных наук*, исследующих условия жизни организмов. К ним относятся почвоведение, изучающее состав, образование, эволюцию почвы и влияние на эти процессы живых организмов; гидробиология, в задачу исследования которой входит изучение систематики, морфологии, физиологии (общие науки) микроорганизмов, растений, животных (частные науки), обитающих только в водной среде; паразитология, экологическая анатомия, генетическая систематика и др.

В 20 в., особенно во второй его половине, бурно развиваются науки на стыке (ранее сформировавшихся границах) различных естественных дисциплин, так называемых точек интенсивного роста биологических знаний. Ведущее значение в этом комплексе, несомненно, принадлежит *молекулярной биологии*, которую часто называют физико-химической биологией, и ее наиболее бурно развивающейся отрасли — *генной инженерии*.

Среди прогрессирующих интегрированных наук современного периода следует назвать космическую биологию, сельскохозяйственную биологию, биофизику, бионику, медицинскую биологию, биотехнологию и др.

Это далеко не полный перечень основных направлений развития современной биологии, условно изображаемый в виде «древа» биологии (рис. 1). Достижения современной биологии настолько внушительны, что позволяют говорить о революции в науке о жизни. Подобно другим естественным наукам, биология определяет современный научно-технический прогресс.

БИОЛОГИЯ - НАУКА О ЖИВЫХ СИСТЕМАХ. ПРИЗНАКИ ЖИВЫХ СИСТЕМ

Под понятием «жизнь» большинство ученых подразумевают специфическое свойство определенных систем, называемых «живыми». Биология — наука о живых системах.

Живое отличается необычным разнообразием, оно представлено неисчислимым множеством живых существ. На Земле известно более 3000 видов прокариот (бактерий и сине-зеленых водорослей), более 450 000 видов растений и более 1,2 млн видов животных. Биология выявила и объяснила общие признаки, характерные для всего многообразия организмов. Современная биология представляет жизнь как процесс существования сложных систем, состоящих из больших органических молекул, способных самовоспроизводиться и поддерживать свое существование в результате обмена энергией и веществом с окружающей средой. Это определяет специфические признаки живого.

1. К признакам живых систем относится прежде всего их типичный *химический состав*, для которого характерно присутствие макромолекул (нуклеиновых кислот и белков), состоящих из аperiodически соединенных мелких субъединиц и поэтому намного превосходящих по разнообразию весь мир живых существ.

2. В организме макромолекулы постоянно синтезируются заново и распадаются. Такого рода обмен веществ (*метаболизм*) — важный признак живых систем, представленный в пределах организма совокупностью *ассимиляции* (лат. *assimilatio* — уподобление) и *диссимиляции* (лат. *dissimilatio* — несходный). «Живое состояние» — это в первую очередь не структура, а процесс.

3. Обмен веществ сопровождается использованием внешних источников энергии (богатых энергией веществ — пищи либо света). Поэтому живые системы — это *открытые системы*, через которые проходят потоки вещества и энергии.

4. Взаимодействуя с окружающей средой, открытые живые системы находятся в динамическом стационарном состоянии. В то же время они отграничены от окружения особыми структурами, которые затрудняют обмен веществ и обеспечивают сохранение живой системы как пространственной единицы. Эта обособленность, или *индивидуализация*, живого начинается на уровне клетки (клетка ограничена мембраной) и присуща всем живым организмам (от одноклеточных до многоклеточных): отдельные особи многоклеточных организмов отграничены от окружающей среды покровными тканями.

5. Многообразие различных метаболических реакций, характерных для процесса обмена веществ в живых системах, делает необходимым разграничение пространств, в которых они происходят (*компартиментализация*). Так, уже в клетке, признанной элементарным структурным элементом живых организмов, присутствие внутренних мембран ведет к обособле-

нию различных организмов. Структурированная в высокой степени клетка, ограниченная снаружи плазматической мембраной, оказалась расчлененной внутренними мембранами на несколько вложенных друг в друга пространств или отделений — *компартиментов*. У многоклеточных организмов из множества однотипных клеток образуются новые структурные единства — *ткани*, из различных тканей — *органы*, а из нескольких органов — *системы органов*, которые вместе составляют *живой организм*.

Таким образом, *структурная сложность* живого начинается с макромолекул, продолжается на уровне таких структур, как мембраны и органоиды, далее клетки, у многоклеточных организмов — ткани, органы, системы органов, особи. В конце концов на надорганизменном уровне она приводит к образованию сложных сообществ организмов — *биоценозов*.

6. Процессы обмена веществ регулируются с помощью особого *биологического катализа* (катализаторами служат белки). Для сохранения живой системы важно, чтобы в процессе ее метаболизма синтезировались не любые макромолекулы (и обычные молекулы), а все время одни и те же. Это стало возможным благодаря удивительному изобретению природы — *матрицам*, которые состоят из нуклеиновой кислоты и представляют собой «чертежи» для синтеза видоспецифических молекул, т. е. содержат информацию о структуре этих молекул. Таким образом, живые системы *воспроизводят себя по матрицам*. В отличие от всех других молекул сама матрица обладает способностью к *самоудвоению (репликации)* и тем самым обеспечивает способность к *самовоспроизведению всей живой системы*.

7. Индивидуальное развитие живого (онтогенез) связано с его *ростом* и *размножением*. Так как матрица реплицируется *идентично* (лат. *iden* — он же, тот же), размножение связано с *наследованием* специфических для системы признаков. Размножение необходимо для того, чтобы поддерживать существование систем данного типа: оно позволяет компенсировать или даже с избытком покрывать потери, вызванные разрушением (смертью) живых систем.

8. Неизменность живых систем даже в меняющихся условиях внешней среды поддерживает *регулирование* самых различных процессов, что приводит к взаимной подстройке этих процессов и их подчинению единому порядку. Постоянство внутренней среды — *гомеостаз* (греч. *homoios* — подобный, одинаковый и *stasis* — состояние) — важнейшее свойство живого. Например, в любой живой клетке регулирующие гомеостаз системы построены на химической основе, в целом животном организме — на нервной основе. Примером гомеостаза у растений служит сохранение постоянства оводненности листьев путем открывания и закрывания устьиц. В сообществах организмов регуляция происходит на основе многообразных внутривидовых и межвидовых взаимодействий.

9. Для жизни необходимо целесообразное, т. е. способствующее сохранению системы, реагирова-

ние на воздействия внешней среды. Поэтому к признакам живых систем относятся также *способность адекватно отвечать на раздражение (раздражимость) и способность к движению*. Приспособляемость к внешней среде основана на *наследственной изменчивости* организмов. В процессе матричного синтеза генетических программ неизбежно возникают ошибки копирования (мутации), что делает возможным отбор, которому подвергаются измененные системы. *Отбор* — это оптимизирующее влияние внешней среды. Он привел к образованию бесчисленных видов организмов из одного-единственного типа доисторической живой системы. Это фактор *позитивной эволюции* организмов, их эволюционного изменения, при котором они все лучше приспособляются к внешней среде, изменяющейся в ходе истории Земли.

10. Согласно первому закону термодинамики, каждый процесс в природе мог бы протекать так же легко в обратном направлении, как и в прямом. В действительности природные процессы протекают «самопроизвольно» только в одном направлении, они *необратимы*, т. е. их нельзя заставить идти в обратную сторону, не изменяя окружающую среду. В качестве меры необратимости Р. Клаузиус в 1865 г. ввел понятие *энтропия*. В высокой степени необратимый процесс характеризуется большим увеличением энтропии. Все процессы, самопроизвольно протекающие в природе, способствуют *состоянию равновесия*. Это наиболее вероятное состояние с наименьшей упорядоченностью частиц. Энтропию в связи с этим рассматривают как меру *неупорядоченности*.

Согласно второму закону термодинамики, в природе в целом и в каждой изолированной системе энтропия всегда увеличивается, а так как энтропия характеризует степень неупорядоченности, упорядоченность всегда уменьшается. Но живые системы, расходуя энергию, постоянно устанавливают из беспорядка упорядоченность. В них создается и поддерживается физическое и химическое неравновесие, на котором основана работоспособность живых систем. В процессе индивидуального развития (онтогенеза) каждого живого организма так же, как и в процессе эволюционного развития (филогенеза), все время образуются новые структуры, т. е. достигается состояние более высокой упорядоченности. Это *кажущееся противоречие* с законом возрастания энтропии объясняется тем, что организмы не изолированные, а открытые системы, непрерывно обменивающиеся веществом и энергией с окружающей средой. Поэтому *живыми* называются *системы, которые способны самостоятельно поддерживать и увеличивать свою очень высокую степень упорядоченности в среде с меньшей степенью упорядоченности*.

11. Происхождение всех земных существ от *общего корня* подтверждается сходством их самых фундаментальных особенностей. Это относится и к *структурным признакам* (например, к строению определенных молекул нуклеиновых кислот, строению клетки), и к *функциональным признакам*, таким, как общность путей метаболизма или единство генетического кода.

Живые системы (в сравнении с неживыми — объектами физики) отличаются *высокой структурной и функциональной сложностью*. Эта особенность включает все названные выше признаки и делает состояние жизни качественно новым свойством материи. Живые системы представляют собой особую *ступень развития (форму движения) материи*. Исходя из этого, можно сказать, что *для живых систем характерны наличие нуклеиновых кислот и белков и способность синтезировать эти вещества*.

Обобщая все изложенное, можно определить сущность жизни (живых организмов, систем).

Классическое определение Ф. Энгельса: «Жизнь есть способ существования белковых тел, существенным моментом которого является *постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой...*» (Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 616) — не потеряло, как мы убедились, рассматривая признаки живого, смысла до настоящего времени.

Современное определение жизни, учитывающее достижения биологии 20 в., трудно дать однозначно. В общем смысле *жизнь* можно определить как *форму движения материи более высокого уровня, способ существования белковых тел и небелковых высокомолекулярных соединений типа нуклеиновых кислот, активное, идущее с затратой полученной извне энергии поддержание и самовоспроизведение специфической структуры*.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ЖИВЫХ СИСТЕМ

История развития всех биологических наук убедительно доказывает, что продвижение биологического познания вперед определяется *методами исследований*. На протяжении всей истории биологии можно выделить четыре основных метода: описательный, сравнительный, исторический и экспериментальный.

Самый «старый» — *описательный метод*. Его начали использовать с первых шагов изучения живых организмов. Описать организмы — значит перечислить признаки, характерные для индивидуального организма, а также для групп живых организмов.

Со временем этот метод стали применять и для описания видов. В течение длительного времени описательный метод был единственным в познании живой природы, однако он не позволял заглянуть в глубь явлений. По этой причине биология в те времена имела характер описательной науки. Ф. Энгельс, характеризуя в «Диалектике природы» состояние знаний о живых организмах до 18 в., отмечал, что в тот период «...в области биологии занимались главным образом еще накоплением и первоначальной систематизацией огромного материала, как ботанического и зоологического, так и анатомического и собственно физиологического. О сравнении между собой форм жизни, об изучении их географического распространения, их климатологических и тому подобных условий существования почти еще не

могло быть и речи. Здесь только ботаника и зоология достигли приблизительного завершения благодаря Линнею» (Маркс К, Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 348].

Описательный метод широко используют и в наше время, причем возможности его значительно расширены. Сейчас часто проводят качественное описание структуры и функции тех или иных объектов. Например, при изучении клеток с помощью светового или электронного микроскопа выявленные микроскопические или субмикроскопические особенности в строении клеток описывают и измеряют.

В 18 в. в биологии утверждается *сравнительный метод*, в основе которого лежит познание предметов и явлений путем установления сходства и различий с другими предметами и явлениями. С помощью этого метода были получены сведения, позволившие в 18 в. заложить основы систематики растений и животных, а в 19 в. сформулировать клеточную теорию и учение об основных типах развития, оказавших решающее влияние на развитие эмбриологии. Однако использование этого метода наряду с описательным еще не сопровождалось выходом биологии за пределы описательной науки.

В наше время сравнительный метод успешно используется во всех биологических науках, особенно при определении вновь полученных данных, понятий. Например, на электронном микроскопе часто получают изображения, содержание которых заранее не известно. В таком случае пользуются сравнением полученных изображений со светомикроскопическими объектами.

Во второй половине 19 в. благодаря работам Ч. Дарвина (1809—1882) в биологию входит *исторический метод*, обусловивший ее коренные качественные изменения. Исторический метод превратил биологию из науки чисто описательной в науку, объясняющую, как произошли и как функционируют многообразные живые системы. Благодаря этому методу биология в 19 в., как и естествознание в целом, стала «...упорядочивающей наукой, наукой о процессах, о происхождении и развитии этих процессов и о связи, соединяющей эти процессы природы в одно великое целое» (Маркс К, Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 21. С. 303).

Исторический метод сразу же после возникновения вышел за рамки метода исследования. По существу он стал фундаментальным подходом, эволюционным принципом, на основе которого происходила перестройка биологии. В наше время исторический метод является всеобщей основой изучения явлений жизни на всех уровнях организации материи.

Вопрос об опытном изучении природы как новом принципе естественнонаучного познания, т. е. *экспериментальном методе*, впервые был поставлен еще в 16—17 вв. английским философом Ф. Бэконом (1561—1626). Бэкон считал эксперимент основой в познании природы, и поэтому заслуженно признается родоначальником «...всей современной экспериментальной науки...» (Маркс К, Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 2. С. 142).

Любой эксперимент (лат. *experimentum* — проверка, опыт) связан с наблюдениями. Он позволяет изучать не только то, что бросается в глаза и сразу видно исследователю, но и то, что скрыто в глубине предмета, явления. Эксперимент позволяет изучать явления целенаправленно, в условиях, которые можно точно учитывать качественно и количественно, а главное — создавать заново самим экспериментатором. Благодаря работам У. Гарвея (1578-1657) и А. Галлера (1708-1777) экспериментальный метод широко вошел в биологию. Великими экспериментаторами были И. М. Сеченов (1829-1905), И. П. Павлов (1849—1936), Г. Мендель (1822-1884), Л. Пастер (1822-1895). В связи с широким использованием экспериментального метода с начала 19 в. в биологии сделаны многие выдающиеся открытия, появились новые дисциплины. Однако ни в 19 в., ни в первой половине 20 в. экспериментальный метод не вызвал в биологии таких преобразований, которые можно было бы назвать революционными. Слишком слабой была в то время техническая оснащенность науки.

В 40-х годах 20 в. экспериментальный метод стал качественно меняться в связи с усовершенствованием и разработкой новой экспериментальной техники и разнообразных реактивов. Бесспорным доказательством совершенствования метода эксперимента служат история развития микроскопических исследований, обогащение биологических исследований методами физики, химии, математики. Так, электронная микроскопия с техникой ультратонких срезов (будучи физическим, структурным методом) позволила открыть новую область экспериментирования — *изучение строения клеток на субмикроскопическом уровне*. Структура и генетическая роль ДНК были выяснены в результате сочетания химических методов выделения ДНК, химических и физических методов определения ее первичной и вторичной структур и биологических методов определения ее роли как генетического материала.

В каждой из биологических дисциплин экспериментальный метод имеет свои особенности. Например, в *ботанике* — это изучение единства структуры и функции организма и его частей; в *генетике* — генетический (гибридологический) анализ, основывающийся на результатах скрещивания; в *гистологии* — приготовление срезов тканей и изучение их с помощью световой и электронной оптики; в *микробиологии* — выделение чистых культур и изучение их свойств и т. д.

Для современного экспериментального метода характерен высокий технический уровень и использование комплекса методов общих, частных и интегрированных биологических наук. Это микроскопия разных видов, включая электронную с техникой ультратонких срезов; различные биохимические методы, генетический анализ, иммунологические методы, разнообразные методы культивирования и прижизненного наблюдения в культурах клеток, тканей и органов, метод меченых атомов, рентгеноструктурный анализ, ультрацентрифугирование, спектрофотометрия, хроматография, электрофорез и т. д.

Совершенствование экспериментального метода сопровождалось совершенствованием подхода к изучению явлений жизни. Наряду с *моделированием* (изучение объекта в заданных условиях) на уровне организмов, сложившимся в 19 в., возникло и развивается *моделирование на молекулярном и клеточном уровне*.

Все это определило новые подходы к изучению явлений жизни. Оценивая методологию изучения природы в 15—19 вв., Ф. Энгельс отмечал, что «разложение природы на ее отдельные части, разделение различных процессов и предметов природы на определенные классы, исследование внутреннего строения органических тел по их многообразным анатомическим формам — все это было основным условием тех исполинских успехов, которые были достигнуты в области познания природы за последние четыреста лет* (Маркс К, Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 19. С. 203).

Методология «разделения», расчленения целого организма на части перешла в 20 в. и в значительной степени использовалась современными исследователями.

Однако по мере совершенствования экспериментального метода, а также повышения уровня теоретического мышления при анализе получаемых опытным путем данных в подходах к изучению жизни произошли серьезные изменения.

В биологии наших дней действует важнейший методологический принцип, получивший название *системно-структурного подхода* к познанию организации и функции живых организмов. Сущность этого подхода заключается в последовательном расчленении живых систем на уровни организации, изучении вычлеченных уровней, а затем в интеграции (лат. integer — цельный, целый) полученных данных в целях их синтеза.

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Совершенствование методов исследований и структурно-функциональный подход к изучению явления жизни позволили расчленить организацию живого на ряд уровней. Различают молекулярный, клеточный, тканевый, органный, организменный, популяционный, видовой, биоценотический и глобальный (биосферный) уровни организации живого.

Представления об этих уровнях организации основываются на сведениях как о структуре, так и о функциях, приуроченных к определенной структуре того или иного уровня. Каждому из этих уровней присущи и собственные, специфические особенности, и признаки, характерные для других уровней. На всех уровнях организации проявляются свойства, присущие живому.

Молекулярный уровень (глубинный). В организации живого представлен молекулами нуклеиновых кислот, белков, углеводов, липидов и стероидов, находящихся в клетке и получивших название *биологических молекул*. На этом уровне начинаются важнейшие процессы жизнедеятельности — кодирование и передача наследственной

информации, дыхание, обмен веществ и энергии, изменчивость и др.

Вычленение молекулярного уровня в организации живого произошло в 40-е годы 20 в., когда в биологические исследования начали внедрять высокоразрешающую электронную микроскопию с техникой ультратонких срезов, дифференциальное центрифугирование с химическим анализом выделяемых компонентов. Эти методы позволили разделить клетку на составные компоненты и изучить их важнейшие свойства. В то же время для решения узловых вопросов биологии все чаще стали использовать простые организмы (вирусы, бактерии), что способствовало резкому повышению возможностей генетического анализа — основного метода в исследованиях генетических структур. Благодаря комплексу биологических и физико-химических методов, использованию информации, полученной в результате физических, химических и других исследований, на молекулярном уровне стали изучать как частные вопросы, так и общебиологические закономерности.

Биологическая специфика молекулярного уровня определяется функциональной специфичностью биологических молекул. Например, специфичность нуклеиновых кислот состоит в том, что в них закодирована генетическая информация о синтезе белка, которая при делении передается от клетки к клетке, от организма к организму. При синтезе белков на рибосомах специфическая роль принадлежит иРНК, которая служит специфическим шаблоном для формирования полипептидных цепей на рибосомах, и тРНК, которая присоединяет к себе аминокислоты, а затем распределяет их вдоль молекулы иРНК в последовательности, соответствующей специфической последовательности триплетов азотистых оснований в иРНК.

Специфичность белков определяется специфической последовательностью аминокислот в их молекулах. Эта последовательность придает белкам их специфические свойства. Молекулы белков — основной плотный материал клеток, основные структурные элементы, катализаторы и регуляторы реакций.

Специфичность углеводов и липидов заключается в том, что они являются важнейшими источниками энергии, тогда как *стероиды* регулируют ряд процессов жизнедеятельности.

В процессы, протекающие в клетках организмов одного или разных видов, вовлечены *одинаковые макромолекулы*. Эти процессы, как правило, осуществляются на одних и тех же этапах метаболизма. Например, биосинтез нуклеиновых кислот, аминокислот и белков у всех живых организмов протекает однотипно. Универсальность присуща и таким важным биохимическим реакциям, как окисление жирных кислот, гликолиз. На молекулярном уровне осуществляется *превращение энергии*: энергии солнца (лучистой энергии) — в химическую, запасаемую в углеводах и других химических соединениях, а химической энергии углеводов и других молекул — в биологически доступную энергию, запасаемую в форме

макроэргических связей АТФ. Наконец здесь происходит превращение энергии макроэргических фосфатных связей в работу — механическую, электрическую, химическую, осмотическую.

Преимуществом между молекулярным и следующим за ним клеточным уровнем обеспечивается тем, что биологические молекулы — это материал, из которого образуются *надмолекулярные структуры*. Молекулярному уровню присуща генетическая приспособленность и устойчивость молекулярных структур в поколениях. На этом уровне осуществляются химические реакции, которые обеспечивают энергией клеточный уровень.

Клеточный уровень. Вычленение клеточного уровня было начато еще в 19 в. обоснованием клеточной теории. Этот уровень организации живого представлен клетками многоклеточных организмов, а также клетками, действующими в качестве самостоятельных организмов (бактерии, простейшие и др.). С этого уровня начинается жизнь, так как возникающий на молекулярном уровне матричный синтез осуществляется в клетках. Способные к росту и размножению клетки являются основной формой организации живой материи, элементарными единицами, из которых построены все живые существа — *прокариоты* и *эукариоты*. Между клетками растений и животных нет принципиальных различий по структуре и функциям. Некоторые различия касаются лишь строения их мембран и отдельных органоидов. Заметные различия в строении наблюдаются между клетками прокариот и эукариот. Но в функциональном плане эти различия сглаживаются, так как везде действует правило «клетка от клетки».

Специфичность клеточного уровня определяется специализацией клеток и существованием их в качестве специализированных единиц многоклеточного организма. В то же время на клеточном уровне происходит разграничение и упорядочение процессов жизнедеятельности в пространстве и во времени, что связано с приуроченностью функций к различным субклеточным структурам. Например, у клеток эукариот значительное развитие получили мембранные системы (плазматическая мембрана, цитоплазматическая сеть, комплекс Гольджи) и клеточные органоиды (ядро, хромосомы, митохондрии, пластиды, лизосомы, рибосомы). Мембранные структуры — это своеобразные площадки, где осуществляются важнейшие жизненные процессы. Площадь, занятая мембранами, значительная в связи с их многочисленностью в клетке и строением. Кроме того, мембранные структуры пространственно разделяют в клетках многие биологические молекулы, а их физическое состояние обеспечивает постоянное диффузное движение некоторых из содержащихся в них молекул белков и фосфолипидов. Таким образом, мембраны — это системы, компоненты которых находятся в движении. Для них характерны различные перестройки, что определяет раздражимость клеток — важнейшее свойство живого.

Тканевый уровень. Представлен различными тканями, объединяющими клетки определенного строения, размеров, расположения и сходных функций. Ткани возникли в ходе исторического развития вместе с многоклеточностью. У многоклеточных организмов они образуются в процессе онтогенеза как следствие дифференциации (лат. *differentia* — различие; превращение однородной массы клеток в клетки различных тканей) клеток. Хотя механизм объединения клеток в ткани еще не выяснен, наличие тканей позволяет считать, что на этом уровне происходит специализация клеток.

Органный уровень. Представлен органами растений и животных, которые формируются за счет специализированных тканей.

У простейших пищеварение, дыхание, выделение, движение и размножение осуществляются благодаря различным органоидам. У более совершенных организмов имеются системы органов.

Организменный уровень. Представлен одноклеточными и многоклеточными организмами. Фактически его выделение осуществил Ч. Дарвин, поскольку при обосновании теории эволюции он использовал сведения об организмах и видах. Биологи прежних лет считали организм элементарной единицей организации, они изучали растения и животных в целом. Специфика организменного уровня в том, что на этом уровне происходят *декодирование и реализация генетической информации, создание структурных и функциональных особенностей, присущих организмам данного вида*.

Популяционный уровень. Открыт в 20-е годы нашего столетия, когда С. С. Четвериков (1880—1959) показал, что процессы эволюции начинаются в популяциях (лат. *рbculus* — народ, население; сформировавшаяся в процессе отбора совокупность особей данного вида, населяющих определенное местообитание) организмов. Следовательно, этот уровень представлен популяциями с определенным генофондом. В пределах одного и того же вида может насчитываться от одной до многих тысяч популяций. *Популяция* — это элементарная единица эволюции. В ней происходят элементарные эволюционные преобразования, выработка новой адаптивной формы.

Видовой уровень. Определяется видами растений и животных. В настоящее время насчитывается около 500 000 видов растений и 1,5 млн видов животных, представители которых обитают в самых различных местах и занимают различные экологические ниши. Вычленение данного уровня основывается на научных разработках В. И. Вернадского (1863-1945) и В. Н. Сукачева (1880—1967). Представлен *биоценозами* (греч. *bios* — жизнь и *koinos* — общий, новый) — сообщества растений и животных определенного ареала, сохраняющими численное равновесие пока внешние условия остаются неизменными. В ходе исторического развития сложились биоценозы (греч. *bio*, *ge* — земля и *ценоз*) — экосистемы, в которые входят взаимозависимые сообщества организмов и абиотические факторы окружающей среды. Одни из них выполняют роль

производителей органического вещества, другие — потребителей, третьи — разрушителей. Экосистемам присуще подвижное равновесие между организмами и абиотическими факторами. На этом уровне осуществляются вещественно-энергетические круговороты, связанные с жизнедеятельностью организмов.

Глобальный (биосферный) уровень. Представлен биосферой. На этом уровне объединяются все вещественно-энергетические круговороты в единый гигантский биосферный круговорот веществ и энергии.

Между разными уровнями организации живого существует диалектическое единство. Переход от одного уровня к другому связан с *сохранением функциональных механизмов, действующих на предшествующих уровнях, и сопровождается появлением новых типов структур и функций, новых взаимодействий (нового качества).*

По существу уровни организации живого отражают ход эволюции живых организмов, их историческое развитие от простого к сложному, с постепенным усложнением структурно-функциональных особенностей живого и их взаимоотношений с окружающей средой.

Уровни организации представляют всеобщую иерархию систем (строение мира), структурно-функциональные особенности каждого уровня исследуют специфические биологические науки (рис. 2).

Таким образом, современная биология характеризуется сложными методами исследований и новым подходом к изучению живого путем расчленения живого на уровни организации. Возможности экспериментального метода в биологии настолько велики, что порой даже трудно представить их границы. Позволив биологическому познанию проникнуть на молекулярный уровень организации живого и тем самым «заглянуть» в сущность явлений жизни, экспериментальный метод при современном оснащении коренным образом преобразил биологию, углубил решение ее главных познавательных задач, приблизил, а затем и вовлек ее в материальное производство — производство пищи, лекарственных препаратов, витаминов, нестандартных видов топлива и т. д.

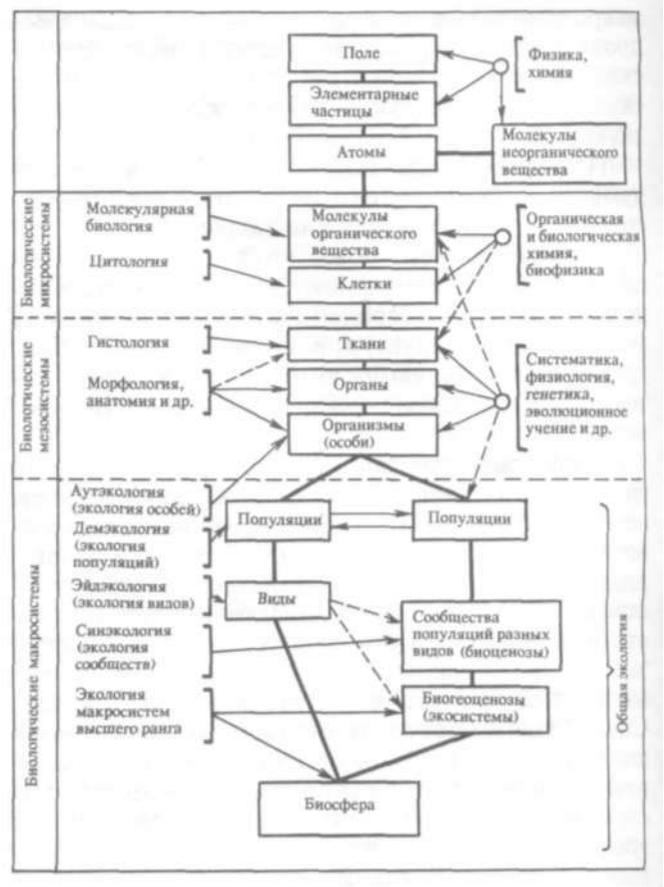
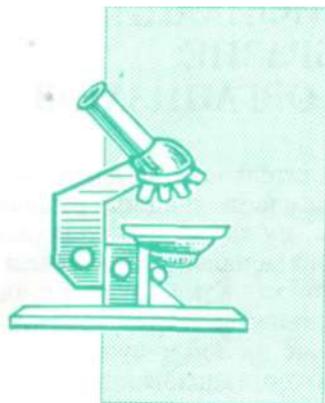


Рис. 2. Всеобщая иерархия систем (строение мира) и положение биологических наук, изучающих различные уровни организации живого

В то же время ряд авторов (В. И. Кремьянский, 1969 и др.) отмечают, что разделение живой материи и проблем биологии по уровням организации хотя и отражает объективную реальность, но является во многом условным, так как почти все конкретные задачи биологии касаются одновременно нескольких уровней, а нередко и всех сразу. Например, проблемы эволюции или онтогенеза не могут рассматриваться только на уровне организма, т. е. без молекулярного, клеточного, органотканевого и других уровней.



Ботаника как биологическая наука

ЦАРСТВО РАСТЕНИЙ. ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Ботаника (греч. botane — росток, трава, пастбище) — наука о растениях, их структуре, жизнедеятельности, распространении. Растительный мир богат и разнообразен. В настоящее время на поверхности нашей планеты произрастает свыше 500 000 видов растений, из них около 200 000 видов цветковых. В Беларуси растет свыше 15 000 видов растений, среди которых много пищевых, кормовых, лекарственных, декоративных и пр.

Живая природа подразделяется на растительный и животный мир. Грибы недавно относили к растениям, сейчас это особая группа, имеющая признаки и растений и животных. Установить различия между животными и растениями не всегда легко, как это кажется на первый взгляд: как живые системы они имеют много общих признаков.

Общность между животными и растениями обусловлена их происхождением в процессе исторического развития от общих предков — примитивных форм жизни. Появление на Земле растительных и животных организмов (раздвоение единого ствола эволюции) относится ко времени, отстоящему от нашего времени на миллионы лет. Чем ближе исторически организмы к истокам возникновения жизни на Земле, тем труднее отличить растения от животных. Так, микроскопически малые одноклеточные организмы — *эвглены* — относятся ботаниками к растениям, зоологами — к животным. В процессе эволюции различия между представителями растительного и животного мира становились все более наглядными и на высшем этапе эволюции, представленном семенными растениями и хордовыми животными, отличить растения от животных не представляет труда. Имея общих предков и будучи живыми системами, растения и животные обладают многими сходными чертами: единообразием строения их клеток, сходством химического

состава и обмена веществ, основными этапами жизнедеятельности. Сходство проявляется не только на уровне примитивных микроорганизмов растительной (некоторые водоросли, бактерии) и животной (простейшие) природы, но и на уровне специализированных, высокоорганизованных многоклеточных растений и животных.

В то же время высшие растения характеризуются рядом специфических черт структурно-функциональной организации, что позволяет отнести их к особому царству — *Царству растений*. Какими же отличительными от всех живых существ признаками обладают растения?

Прежде всего у растений (имеются в виду типичные высокоорганизованные растения) преобладает *автотрофный способ питания*, способность из простых неорганических соединений при использовании энергии солнца синтезировать пищу — органические вещества. Растения ведут «оседлый», малоподвижный образ жизни, так как органическую пищу они могут добывать в любом уголке Земли.

Следует отметить специфическое строение клетки — наличие в составе растительной клетки твердой, не пропускающей твердых частиц *клеточной оболочки*. Приобретенная на очень ранних ступенях эволюции оболочка вошла в программу развития клетки современного высшего растения вначале, вероятно, как защитное образование. В дальнейшем это сыграло решающую роль в питании клеток, покрытых твердой оболочкой: необходимое для жизни они воспринимают из окружающей среды только в растворенном состоянии.

Наличие прочной клеточной оболочки обусловило специфичность всей дальнейшей эволюции растений. Способ их питания требовал увеличения поверхности тела, соприкасающегося с

окружающей атмосферой. Вследствие этого *структурная организация растений стала усложняться за счет внешнего расчленения — ветвления побегов, дробления листьев*. Этим же обусловливается *длительное нарастание* тела растений в процессе онтогенеза — *тенденция к незавершаемости роста*.

Вероятно, еще одна из причин малой подвижности растений — получение минерального питания «всасыванием» (о полной неподвижности растений можно говорить с большой оговоркой). Например, многие корневищные растения, нарастая под землей, со временем развивают надземные побеги и отходящие от них придаточные корни все в новых и новых точках, в то время как первичный побег, возникающий из семени, отмирает. В таком случае растения меняют свое место в пространстве. Эти ростовые движения, конечно, несравнимы с движениями животных, да и наблюдаются они далеко не у всех растений. Ограниченные движения характерны и для других растений. Лианы, обвивающие опоры, нередко перекидывают свои кроны с одного места на другое. Стебель в процессе роста производит так называемые нутационные движения. Листья многих растений из-за неравномерного роста черешков располагаются в условиях оптимального освещения. Нередки растения, цветки которых открываются и закрываются в определенное время суток и т. д. Тем не менее не будет ошибкой сказать, что растения в отличие от животных «неподвижны». Некоторые многолетние древесные растения не покидают своего места сотни и даже тысячи лет (секвойя, дуб, липа).

Таким образом, «неподвижность» — *относительно общее свойство растений*, тесно связанное со *способом питания и его восприятием*. Следует отметить также, что наземные растения (за исключением немногих экологически специализированных групп, например галофитов) получают минеральное питание из *растворов малой концентрации*.

Вещества, извлекаемые из них растениями, обычно восполняются в субстрате за счет выветривания темпами, достаточными, чтобы обеспечить непрерывность питания в данном месте. Кроме того, нарастающая и ветвящаяся корневая система специализированными всасывающими корешками проникает во все новые и новые участки почвы.

Быстрая перемена места, связанная с затратой энергии, не повысила бы обеспеченности наземного растения ни питательными веществами, ни водой. Что же касается водных растений, живущих в окружении воды и всасывающих из нее питательные компоненты всей поверхностью тела, то они тем более не нуждаются в активном движении.

Относительную неподвижность растений, вероятно, можно считать главной причиной *особого способа их расселения*. Животные обычно расселяются во взрослом, во всяком случае активном, состоянии. В противоположность этому для подавляющей массы растений характерно расселение зачатками — спорами, семенами.

ПОНЯТИЕ О КЛАССИФИКАЦИИ. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

В процессе длительного развития органического мира на Земле появились разнообразные живые организмы, их видовой и количественный состав непрерывно менялся. Одни исчезали, другие возникали, но основные группы организмов, возникнув в далекие времена, сохранились до наших дней. Сейчас на Земле существуют и примитивные, и высокоорганизованные живые организмы, которые находятся в сложных взаимоотношениях друг с другом и с веществами неживой природы, образуют сложный кругооборот.

Все множество живых организмов распределяется, или классифицируется (лат. *classis* — разряд, класс и *facio* — делаю), по определенной системе иерархически соподчиненных групп — таксонов. Под *таксоном* понимают группу организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленную, чтобы ей можно было присвоить определенную *таксономическую категорию* того или иного ранга — вид, род, семейство и т. д. (см. дальше).

В истории биологической классификации было несколько периодов. От Аристотеля до Карла Линнея классификации были *искусственными*, основанными на одном или немногих произвольно выбранных признаках. Позже появились *естественные*, или *филогенетические*, классификации, которые учитывали совокупность признаков, присущих классифицируемым живым объектам, что позволяет сблизить и противопоставлять их друг другу и отражает исторически сложившиеся закономерные связи между ними.

Естественная классификация позволяет успешно ориентироваться в многообразии органического мира, служит важным источником информации, обладает высокой практической и прогностической ценностью. На основе изучения, описания и упорядочения (классификации) биологических объектов строятся их *системы*.

Со времени Аристотеля все живые организмы делили на два Царства — Растения и Животные. Животные росли лишь до тех пор, пока не становились взрослыми, передвигались, заглатывали пищу и дышали. Растения не передвигались. Считалось, что они не дышат, не питаются и не могут расти неограниченно долго.

Если открывали новые группы организмов, их относили либо к растениям, либо к животным. Так, грибы и бактерии стали считаться растениями, а простейшие — животными. Наконец были открыты организмы, сходные с хламидомонадой, плавающей зеленой водорослью, которая передвигается, но пищу себе производит сама. Такие существа уже трудно отнести к животным и растениям. К 30-м годам 20 в. традиционное деление живого на два царства практически стало историческим курьезом.

Большинство современных ученых признают

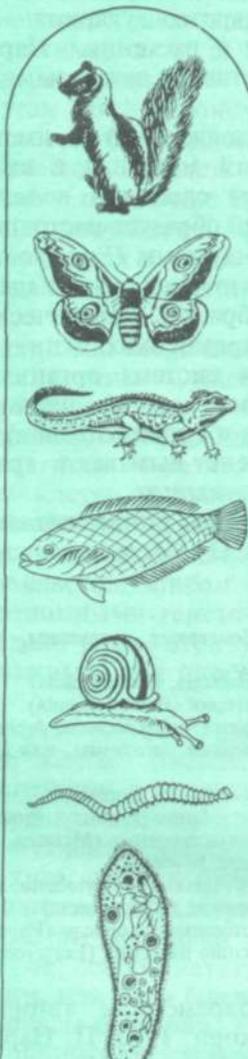
Ц. Растения
(Vegetabilia,
или Planta)



Ц. Грибы
(Mycota,
или Fungi)

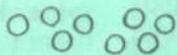


Ц. Животные
(Animalia)

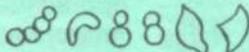


Н /ц. Ядерные организмы
(Eucaryota)

П /ц. Сине-зеленые водоросли



П /ц. Бактерии



Ц. Дробянки

Н /ц. Доядерные организмы
(Procaryota)

Рис. 3. Классификация органического мира (мир живых существ Земли)

необходимым выделением таксономической категории более высокого ранга, чем Царство, а именно — Надцарство. Таких Надцарств два — прокариоты и эукариоты. Надцарство прокариот включает два Царства — архебактерии и бактерии (в том числе цианобактерии, или сине-зеленые водоросли); Надцарство эукариот — три царства: животные, грибы и растения. Царства разделяются на полцарства и далее на типы (отделы) (рис. 3).

Прокариоты (доядерные) не имеют истинного ядра, генетический материал в виде кольцевой цепи ДНК лежит свободно в так называемой нуклеоплазме и не образует настоящих хромосом. Все остальные организмы (Eucaryota, ядерные, — одно- и многоклеточные) имеют настоящее ядро, окруженное мембраной, генетический материал ядра заключен в хромосомах.

Общепринятая система организмов пока не создана. У разных авторов число выделяемых царств, полцарств и типов (отделов) неодинаково. Особое разногласие вызывают границы между тремя царствами эукариот.

Авторы учебника придерживаются системы А. Л. Тахтаджяна (1973), которая представлена в следующем виде.

А. Надцарство Доядерные организмы, или Прокариоты (Procarcyota)

I. Царство Бактерии (Bacteria, Bacteriobiota)

1. Подцарство Бактерии (Bacteriobionta)

II. Царство Архебактерии (Archaeobacteria, Archaeobacteriobiota)

Б. Надцарство Ядерные организмы, или Эукариоты (Eucaryota)

I. Царство Животные (Animalia, Zoobiota)

1. Подцарство Простейшие (Protozoa, Protozoobionta)

2. Подцарство Многоклеточные (Metazoa, Metazoobionta)

II. Царство Грибы (Fungi, Mycota)

III. Царство Растения (Vegetabilia, Phytobiota, или Plantae)

1. Подцарство Багрянки (Rhodobionta)

2. Подцарство Настоящие водоросли (Phycobionta)

3. Подцарство Высшие растения (Embryobionta).

Некоторые современные авторы (П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн, 1990; П. Паркер, 1982) относят бактерии к Царству Монера (Monera), наряду с многоклеточными животными и растениями выделяют Царство Протисты (Protista) и относят к этому Царству простейших, некоторые грибы (гетеротрофные протисты) и водоросли (фотосинтезирующие протисты).

Термин «протисты» ввел в 1866 г. Э. Геккель, который включал в это Царство бактерии, простейшие одноклеточные водоросли и низшие грибы.

В системах живых организмов крупные таксономические единицы делятся на более мелкие; каждая систематическая группа имеет строго определенное название — *номенклатуру*.

В учебнике используются таксономические единицы и их номенклатура, предложенные Международным кодексом ботанической номенклатуры, который был утвержден на XI Международном ботаническом конгрессе*.

* Международный ботанический конгресс состоялся в 1969 г. в г. Сиэтле (США). В отечественной литературе «Международный кодекс ботанической номенклатуры» был опубликован в 1974 г.

Надцарство — Superregnum

Царство растений — Regnum vegetalia

подцарство — subregnum

отдел — divisio

подотдел — subdivisio

класс — classis

подкласс — subclassis

порядок — ordo

подпорядок — subordo

семейство — familia

подсемейство — subfamilia

колос — tribus

род — genus

подрод — subgenus

секция — sectio

подсекция — subsectio

вид — species

подвид — subspecies

разновидность — varietas

форма — forma

В курсе анатомии и морфологии растений чаще пользуются основными систематическими единицами: вид, род, семейство, порядок, класс. Однако начиная изучение растительного царства, необходимо знать принципы классификации и пользоваться единой ботанической номенклатурой.

Каждое растение относится к определенному виду, а вид — к какому-либо роду. В настоящее время во всех странах мира общепризнанной является *бинарная номенклатура*, введенная К. Линнеем, т. е. двойное название видов растений — родовое и видовое. Например, лютик едкий — *Ranunculus acer* L., яблоня домашняя — *Malus domestica* Borkh. и др. Первое слово (лютик, яблоня) обозначает название рода, второе (едкий, домашняя) — видовой эпитет. Только оба слова, вместе взятые, будут обозначать название вида. После названия вида обязательно указывают фамилию автора, впервые его описавшего, в принятом Международным кодексом ботанической номенклатуры сокращении, например L. — Линней, Dc. — Декандоль и т. д. По-русски любой вид тоже надо называть двумя словами (род, затем вид) — клевер розовый, рожь посевная, манжетка обыкновенная и т. д.

Постепенное вхождение в систематическую классификацию, номенклатуру с начальных этапов освоения ботаники чрезвычайно важно, так как позволяет определить место того или иного вида в эволюционном древе, понять и объяснить многие особенности морфоанатомической структуры. Кратко познакомимся с основными группами (отделами) живых организмов, обитающих в современных условиях Земли, от доклеточных организмов до многоклеточных растений. Следует подчеркнуть, что любая из ныне существующих классификаций организмов является формальной. Приемлемой для всех альтернативы пока не предложено. Ученые не пришли к единому мнению, сколько царств признавать и какие организмы включать в каждое царство. Многие из более примитивных групп организмов на протяжении 200—300 лет исследователи относили то к Царству растений, то к Царству животных, то выделяли в отдельные царства, полцарства и т. д. Более того, старое деление на растения и животных еще находит широкое отражение в организа-

ции кафедр учебных заведений, в структуре учебников. В данном учебнике рассматриваются все группы, традиционно относимые к растениям или изучаемые в курсах ботаники — от примитивных к высокоорганизованным, что в какой-то степени дает возможность проследить эволюционное развитие представителей растительного царства.

НЕКЛЕТОЧНЫЕ ФОРМЫ ЖИЗНИ

Неклеточные формы жизни обладают одним общим свойством: находясь вне клетки, они не могут размножаться и у них не происходит обмена веществ. Являются внутриклеточными паразитами на генетическом уровне.

Вирусы — *Vira* (лат. *virus* — ад). Так еще в Древнем Риме называли любое болезнетворное начало. Вирусы — субмикроскопические объекты доклеточного уровня организации, способные проникать в определенные живые клетки и размножаться только внутри этих клеток. Открыты русским биологом Д. И. Ивановским (1864—1920), который установил, что возбудитель мозаичной болезни табака проходит через бактериальные фильтры. Позднее этот возбудитель был назван фильтрующимся вирусом (в современной научной литературе термин уже не используется).

Вирусы распространены в природе повсеместно, поражают все группы живых организмов. Зрелая вирусная частица, или *вирион*, состоит из одной или нескольких молекул нуклеиновых кислот и белковой оболочки, в состав которой у некоторых вирусов входят углеводы и липиды.

В вирусе присутствует всегда один тип нуклеиновой кислоты (либо ДНК, либо РНК), поэтому все вирусы делят на ДНК-содержащие и РНК-содержащие. Размер вирионов 15—350 нм, большинство видимы только в электронный микроскоп.

Молекулы нуклеиновой кислоты в вирионе могут быть линейными или иметь форму кольца. Число нуклеотидов в геноме колеблется от нескольких тысяч до сотен тысяч, а число генов в вирусном геноме — от 3 до 200.

Вирионы бывают разнообразной формы: *икосаэдрические* (аденовирусы, риновирусы, вызывающие респираторные заболевания человека, вирус гриппа, герпеса, мелкие бактериофаги, вирусы опухолевых заболеваний), *нитевидные* (мелкие бактериофаги), *палочковидные* (вирус табачной мозаики), похожие на кирпичики (вирус оспы) и более сложной структуры.

Те или иные вирусы заражают только определенные организмы и подразделяются на вирусы животных, растений и бактерий. К вирусным болезням растений относятся, например, мозаичная болезнь картофеля, кустистая карликовость томатов.

Все активные процессы вирусов протекают в клетке-хозяине. Взаимодействие вируса с клеткой — одна из труднейших проблем современной биологии, причем одни вирусы размножаются в

ядре клетки, другие — в цитоплазме, третьи — и в ядре, и в цитоплазме. Вирус попадает в клетку, либо впрыскивая в нее свою нуклеиновую кислоту, как это делают бактериофаги, либо при фагоцитозе, как вирусы животных. Попав в клетку, вирус начинает использовать системы биосинтеза белков и нуклеиновых кислот клетки для синтеза собственных полимеров, т. е. вирус становится внутриклеточным паразитом на генетическом уровне. При этом может происходить перестройка компонентов клетки, осуществляющих *транскрипцию* и *трансляцию*. В клетке вирус размножается, а затем новое поколение выходит из клетки, разрушая или не разрушая ее. Вирусная ДНК может также встраиваться в геном клетки-хозяина и размножаться дальше как составная часть хромосомы.

Пути и механизмы эволюции вирусов окончательно не установлены. Существует множество гипотез их происхождения, например такие: вирусы представляют собой крайний результат регрессивной эволюции паразитов или являются частью генома клетки, ставшего информационным в ходе эволюции; некоторые предполагают развитие вирусов из органоидов клетки — митохондрий, хлоропластов, эписом.

Будучи автономными генетическими структурами они обладают рядом атрибутов жизни, в том числе таким важным, как способность к эволюции.

Многие исследователи выделяют вирусы в особое царство живой природы — *Vira*. Вирусы являются важнейшим объектом молекулярной биологии, используются при изучении генетических функций нуклеиновых кислот, расшифровке генетического кода, широко применяются в работах по генетической инженерии. Организация этих «полусуществ» настолько своеобразна, что составляет предмет особой науки — *вирусологии*.

Бактериофаги, или фаги (греч. *phagos* — пожиратель). Это вирусы бактерий, группа фильтрующихся живых организмов сложной морфологической и генетической структуры, способных проявлять жизнедеятельность и размножаться *только* в клетках бактерий. Попав путем адсорбции на поверхность бактериальной клетки, бактериофаги проникают внутрь и активно разрушают содержимое, питаясь им. Иногда фаг превращается в неактивную форму и может сосуществовать с бактерией. По форме эти «разрушители» бактерий представляют удлиненные палочки около 0,01 мкм и состоят из шаровидной головки и хвостика. Фаг, как и вирус, представляет собой макромолекулу нуклеопротеида с содержанием нуклеиновых кислот до 40—50 %, в основном с преобладанием ДНК.

Фаги поражают бактерии, в том числе и болезнетворные для человека. Они наши союзники в борьбе со многими болезнями, вызываемыми бактериями: чумой, брюшным тифом, холерой; их применяют для предупреждения и лечения многих инфекционных заболеваний. Бактериофаги — классический объект молекулярной биологии: их изучение привело к пониманию тонкой структуры гена, расшифровке генетического кода.

ПРОКАРИОТЫ

Прокариоты (лат. pro — вперед, вместо и греч. кагуоп — ядро) — организмы, клетки которых не имеют ограниченного мембраной ядра и типичного хромосомного аппарата. Аналог ядра — структура, состоящая из ДНК, белков и РНК. Генетическая система прокариот (генофор) закреплена на клеточной мембране и соответствует примитивной хромосоме. Митоз у прокариот отсутствует. Они лишены хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, центриолей. Основной структурный компонент клеточной стенки многих прокариот — гликопептид *муреин*. Способны осуществлять ряд специфических физиологических процессов, например некоторые прокариоты фиксируют молекулярный азот.

К прокариотам относятся две основные группы микроорганизмов — настоящие бактерии и архебактерии. Иногда к прокариотам относят и вирусы.

Согласно современным взглядам, прокариоты эволюционно относятся к наиболее древним организмам.

Бактерии — Bacteriobionta (греч. bacterion — палочка) часто называют растениями-микроорганизмами. Ряд зарубежных авторов (П. Кемп, К. Арме, 1988; П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн, 1990) относят бактерии к Царству Монера: одноклеточные организмы, клетки которых имеют простое строение. Положение бактерий в системе живых организмов, их классификация до сих пор спорны. В отечественной литературе принята система бактерий, разработанная Н. А. Красильниковым (1896-1973).

Бактерии могут иметь *палочковидную* (бациллы), *шаровидную* (кокки) и *спиралевидную* (спириллы, вибрионы, спирохеты) форму. Реже встречаются формы звездно- или кольцеобразные, бактерии почкующиеся, имеющие выросты и др. Бактерии бывают неподвижные, но могут и двигаться с помощью жгутиков. В основе одной из классификаций бактерий лежит строение их клеточной стенки. Бактерии делятся на *грамположительные*, *грамотрицательные* (по-разному воспринимающие окраску и имеющие разные состав и толщину клеточной стенки), *микоплазмы* (без клеточной стенки) и *архебактерии* (с клеточной стенкой иного строения).

Размеры бактерий колеблются от 0,2 до 100 мкм. Ряд бактерий содержит пигмент бактериохлорофилл, близкий по составу к хлорофиллу.

Бактериальная клетка имеет специфическое строение: снаружи она окружена плотной оболочкой, состоящей из углеводов, а иногда еще и слизистой капсулой. В цитоплазме бактерий нет ни митохондрии, ни эндоплазматического ретикулаума, рибосомы расположены прямо в цитоплазме и не связаны с мембранами, оформленное ядро отсутствует (не у всех бактерий), а ядерный хроматиновый материал (так называемые плазмиды бактерий) диффузно рассеян в цитоплазме.

Характерным признаком бактерий, роднящим их с растениями, является образование *спор* (греч.

spora — посев, семя). Спора бактерии образуется из содержимого клетки вследствие сжатия и потери воды. Образовавшийся плотный комочек одет плотной оболочкой, предохраняющей его от высыхания. Споры распространяются ветром, долгое время могут находиться в покое, а при благоприятных условиях образовывать новую клетку бактерии.

Живут бактерии либо одиночными клетками, либо колониями клеток, окруженными ослизняющимися оболочками (капсулами). Размножаются делением клетки на две части. При благоприятных условиях деление бактериальных клеток происходит с большой скоростью, некоторые бактерии делятся через каждые 15–25 мин.

По физиологическому разнообразию бактерии превосходят все известные биологические формы. Они получают энергию за счет *биологической окисления* неорганических соединений (хемотрофы). В зависимости от природы окисляемого соединения, используемого в обмене веществ, группы бактерий делят на *органотрофы* (энергетический источник — органическое вещество) и *литотрофы* (получают энергию за счет окисления неорганического вещества).

Бактерии — космополиты, одни и те же виды широко распространены на разных материках. Они встречаются повсюду — в почве, воде, воздухе. Многие из них существуют в экстремальных условиях, в которых другие организмы не выживают: в глубоком вакууме, при температуре до + 90 °С, в растворах кислот. Развиваясь в различных экологических условиях, бактерии приспосабливаются к этим условиям.

Бактерии играли важную роль в процессах, происходящих в природе, на протяжении всей геологической истории Земли. Примерно 2 млрд лет назад бактерии сформировали биосферу, сходную с современной: с появлением цианобактерий в атмосфере начал накапливаться молекулярный кислород, создавая условия, необходимые для эволюции организмов, которые получают энергию путем аэробного дыхания. От жизнедеятельности бактерий зависит постоянство газового состава атмосферы.

Бактерии активно участвуют в минерализации органических соединений, образуя необходимые для растений питательные вещества; гнилостные бактерии разлагают белок с образованием аммиака, окисляемого нитрифицирующими бактериями до нитритов, а уже другими формами — до нитратов и свободного азота. Велика роль бактерии в азотфиксации, они участвуют также в круговороте железа, фосфора, кальция, кремния. Многие из них, обладая *вирулентностью* (лат. virulentus — ядовитый), являются возбудителями тяжелых инфекционных заболеваний — дизентерии, брюшного тифа, туберкулеза; у растений — различных форм гнили.

Бактерии широко используются в народном хозяйстве: для выщелачивания металлов из руд, получения различных органических веществ (кетонов, спиртов и др.). Они способны синтезировать многие биологически активные вещества: витамины, антибиотики, ферменты, аминокисло-

ты — и с этой целью применяются в современной биотехнологии.

Молочнокислые бактерии используют для приготовления кисломолочных продуктов. Все более возрастает значение бактерий как источников пищевого и кормового белка, а также энергетических продуктов — водорода, метана.

Бактерии — незаменимый модельный объект при изучении общих вопросов генетики, биофизики и биохимии.

Бактерии изучает наука *бактериология*.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

Низшие растения (слоевцовые, или талломные, растения — *Thallophyta*) — таксон высшего ранга, ныне имеющий преимущественно историческое значение. Примерно до середины 20 в. к низшим растениям относили все живые организмы, кроме высших растений и животных. Так, на нижней ступени низших растений всегда помещали бактерии и сине-зеленые водоросли (ныне цианобактерии), входящие теперь, как говорилось выше, в Надцарство прокариот. Остальные организ-

мы, традиционно относившиеся к низшим растениям, входят в Надцарство эукариот. Из них грибы и примыкающие к ним грибоподобные организмы в настоящее время выделяются в отдельное Царство; настоящие водоросли и багрянки в качестве отдельных подцарств входят в Царство растений.

Представители групп, объединявшихся под названием «низшие растения», чрезвычайно разнообразны. Признаки, которые их объединяют — отсутствие дифференциации тела на корень, стебель, лист, отсутствие тканей. В то же время для них характерны фундаментальные различия в строении клеток, обмене веществ, что исключает возможность считать группу низших растений сколько-нибудь естественной. По традиции, понятие «низшие растения» еще сохраняется в учебной литературе.

Водоросли (*Algae*). Как отдел растений представлен на Земле более 20 000 видами. Сборная группа низших, обычно водных растений; могут встречаться также в почве. Это одноклеточные (от долей микрометров), колониальные и многоклеточные растения, иногда тканевого строения (рис. 4). Тело водорослей — *таллом* (греч. thal-

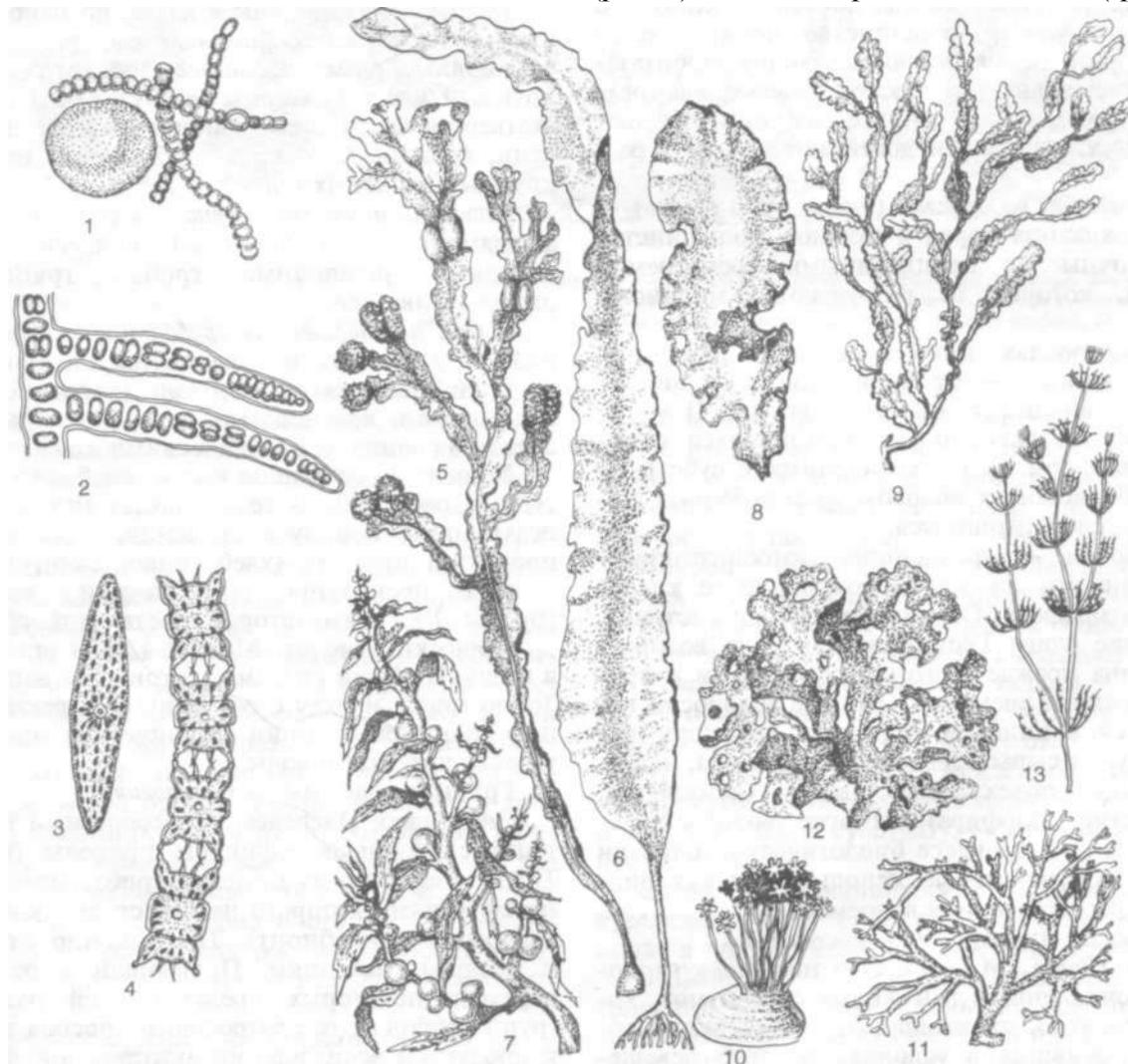


Рис. 4. Водоросли:

Сине-зеленые: 1—восток; 2—стягнетма. Диатомовые: 3—плеуростигма; 4—биддальфия. Бурые: 5—фукус пузырчатый; 6—ламинария сахаристая; 7—саргассум смешанный. Красные: 8—порфира лопастная; 9—филлофора жилковатая. Зеленые: 10—апетобулария метельчатая; 11—кодиум хрупкий; 12—ульва салатная; 13—хара обыкновенная

16s — молодая ветка, росток, побег), или *слоевнице*, не имеет настоящих листьев, стеблей и корней, хотя у них есть внешне похожие части.

Большинство водорослей размножается с помощью спор, часто подвижных (зооспор), или вегетативно.

Сине-зеленые водоросли (цианобактерии) — прокариоты, древнейшие из растений Земли, нитчатые или одноклеточные. Как и бактерии, не имеют оформленного ядра, ДНК их располагается в цитоплазме. У сине-зеленых водорослей нет также хлоропластов и хлорофилл находится прямо в цитоплазме.

Размножаются часто простым делением клетки на две части. Многие водоросли фиксируют азот и поэтому так легко заселяют бесплодные земли (отвалы, заброшенные карьеры, терриконы, загрязненные водоемы), широко распространены также в пресных водоемах, морях и океанах, в почве.

Самый большой отдел водорослей — *зеленые* (более 13 000 видов). Селятся в пресных водоемах, хотя есть и солоноводные. Бывают одноклеточные, колониальные, многоклеточные. Самые крупные по размерам водоросли — *бурые*: встречаются до 10–50 м, иногда до 100 м. Живут по морям и океанам, большинство прикрепляется ко дну, есть и свободноплавающие. Обитателями морей являются также *красные водоросли* (около 4000 видов), многие из них обитают на больших глубинах и достигают больших размеров.

Диатомовые водоросли (около 6000 видов) — основа планктона морей и океанов, большинство одноклеточные, с пропитанными кремнеземом клетками, которые не разрушаются миллионы лет.

На водорослях легко проследить различные пути эволюции: I — от одноклеточных форм через колониальные к многоклеточным; II — от пассивно или активно передвигающихся одноклеточных форм до прикрепленных к субстрату; III — от бесполого к половому размножению, постепенно усложняющемуся.

Водоросли — древнейшие фотосинтезирующие организмы на Земле, создавшие ее кислородную атмосферу. От них произошли растения, заселившие сушу. Геохимическая роль водорослей связана прежде всего с круговоротом в природе кальция и кремния. Крупные водоросли используются в пищу, в медицине, как корм для скота, служат сырьем для получения агара, альгинатов, йода; объект аквакультуры (ламинарии, макроцистис, порфира). Многие водоросли — важное звено в процессе биологической очистки сточных вод, некоторые используются как биоиндикаторы загрязнения водоемов.

Водоросли изучает наука *альгология*.

Грибы (Fungi, Mycota). Это низшие эукариоты, многочисленный тип живых организмов, которые, вероятно, произошли от примитивных водорослей, живших в условиях плохого освещения, потерявших хлорофилл и перешедших на паразитический или сапрофитный (греч. *sapros* — гнилой и *phyton* — растение; растение, питаю-

щиеся за счет мертвого органического материала) образ жизни.

До сих пор идет спор, к какому царству живой природы отнести грибы. До недавнего времени большинство биологов считали их растениями: прикрепленный образ жизни, неограниченный рост, всасывание пищи (а не заглатывание). Однако грибы имеют много признаков, напоминающих животных: хитин в клеточной оболочке, гликоген, а не крахмал в качестве запасного вещества, продукт обмена — мочевины, использование готовых органических веществ. В настоящее время грибы, как уже говорилось, выделены в самостоятельное царство.

Известны одноклеточные и многоклеточные грибы, подвижные и неподвижные (рис. 5). Тело гриба — *мицелий* (греч. *mykes* — гриб), или *грибница*, имеет вид разветвляющихся нитей, чаще разветвленных и многоклеточных, многие грибы несут плодовое тело (шляпку). Половой процесс у высших грибов — сложный, специфический: бесполое размножение осуществляется спорами, образующимися в огромном количестве и разносимыми ветром, вегетативное — частями мицелия.

Грибы требовательны к влаге, но наиболее зависимы от воды класс *фикомицетов*, среди которых есть водные, размножающиеся зооспорами. Очень крупный класс *сумчатых грибов* — 25 000 видов (четвертая часть всего грибного мира). Это плесени, дрожжи. Сумчатые грибы почти не имеют крупных плодовых тел.

Класс *базидиальных грибов* (греч. *basidion* — фундамент) — 15 000 видов, включает хорошо знакомые шляпочные грибы, грибы-микоризообразователи.

Класс *несовершенных грибов* представлен теми видами, у которых не обнаружены плодовые тела.

Грибы богаты пигментами (каротиноиды — оранжевые и красноватые, способные улавливать энергию солнца) и органическими кислотами.

Многие виды грибов вызывают болезни культурных растений. В то же время многие грибы незаменимы в получении ценных для человека продуктов питания (хлеб, пиво, сыр), лекарственных препаратов (антибиотики, витамины группы В), стимуляторов роста (гиббереллин), органических кислот. Многие грибы используют в пищу. В общей системе круговорота веществ на Земле грибы наряду с бактериями играют огромную роль в разложении органических веществ до углекислого газа и воды.

Грибы изучает наука *микология*.

Лишайники (Lichenes). Своеобразный тип растений-симбионтов, сфинксы природы (рис. 6). Тело их состоит из мицелия гриба (микобионт), между нитями которого находятся одноклеточные водоросли (фикобионт). Традиционно относятся к низшим растениям. Произошли в результате перехода некоторых представителей различных групп грибов от гетеротрофного способа питания к продуктам ассимиляции автотрофной водоросли.

Долгое время взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике рассматривали как взаимовы-



Рис. 5. Грибы:

Сумчатые: 1 — мучнистая роса яблони (возбудитель — *Podosphaera leucotricha*); 2 — спорынья пурпурная; 3 — монилиния фруктовая. Зигомицеты: 4 — мукор пстринсулярис. Базидиальные: 5 — трutowик настоящий; 6 — рам ария Инвала; 7 — перешный гриб; 8 — ложная лисичка; 9 — шампиньон обыкновенный; 10 — дождевик ежевидноколючий. Несовершенные: 11 — стеблевая ржавчина злаков (возбудитель — *Puccinia graminis*); 12 — колония пеницилла распростертого

годный симбиоз, в результате которого гриб «снабжает» водоросль водой, неорганическими солями, а водоросль «снабжает» гриб органическими веществами. В действительности отношения между грибом и водорослью основаны на паразитизме, особенно сильном со стороны гриба, который использует также отмершие клетки водоросли, являясь в данном случае сапрофитом. Гриб, входящий в состав тела лишайника, как правило, не проявляет избирательной способности к водорослям, но не каждая водоросль может существовать в тесном контакте с грибом и при этом нормально жить и развиваться. Фикобионтами некоторых лишайников являются строго определенные водоросли, иногда у одного и того же вида лишайников обнаруживают разные виды водорослей. Форма тела весьма своеобразная, отличается от свободноживущих грибов и водорослей. Специфичны и физиолого-биохимические процессы, например водоросли в слоевище лишайников способны переносить длительное высушивание.

Вегетативное тело лишайников — *таллом* — образовано переплетением грибных гиф с клетками водоросли. Разнообразны окраска (белая, серая, серо- или желто-зеленая, оранжевая, коричневая, черная и др.) и форма.

Отдел лишайников насчитывает примерно 20 000 видов. Это самые неприхотливые и выносливые растения, живущие на скалах, стекле, асфальте, коре деревьев. Размножаются обломками слоевища, содержащими споры гриба и клетки водоросли, а также спорами, подобно грибам.

Наиболее примитивными из лишайников являются *накипные*, таллом которых напоминает корочку, сросшуюся с субстратом. Они обитают там, где другие лишайники не выживают.

У листоватых лишайников таллом — пластинка — приподнят над землей, что способствует лучшей вентиляции и более быстрому росту (растут лишайники очень медленно, иногда доли миллиметра в год). Есть лишайники, совсем не прикрепленные к субстрату, — *кочующие*, живут в пустынях, степях.

Самые высокоорганизованные лишайники — *кустистые*. Они сплошным ковром застилают почву в тундре, лесах, свешиваются с деревьев.

Лишайники участвуют в химическом выветривании пород; их используют для получения антибиотиков, ароматических веществ и фиксаторов запахов. Болезненно относятся к загрязнению атмосферы, при этом степень чувствительности варьирует у разных видов, поэтому их применяют в качестве биоиндикаторов степени

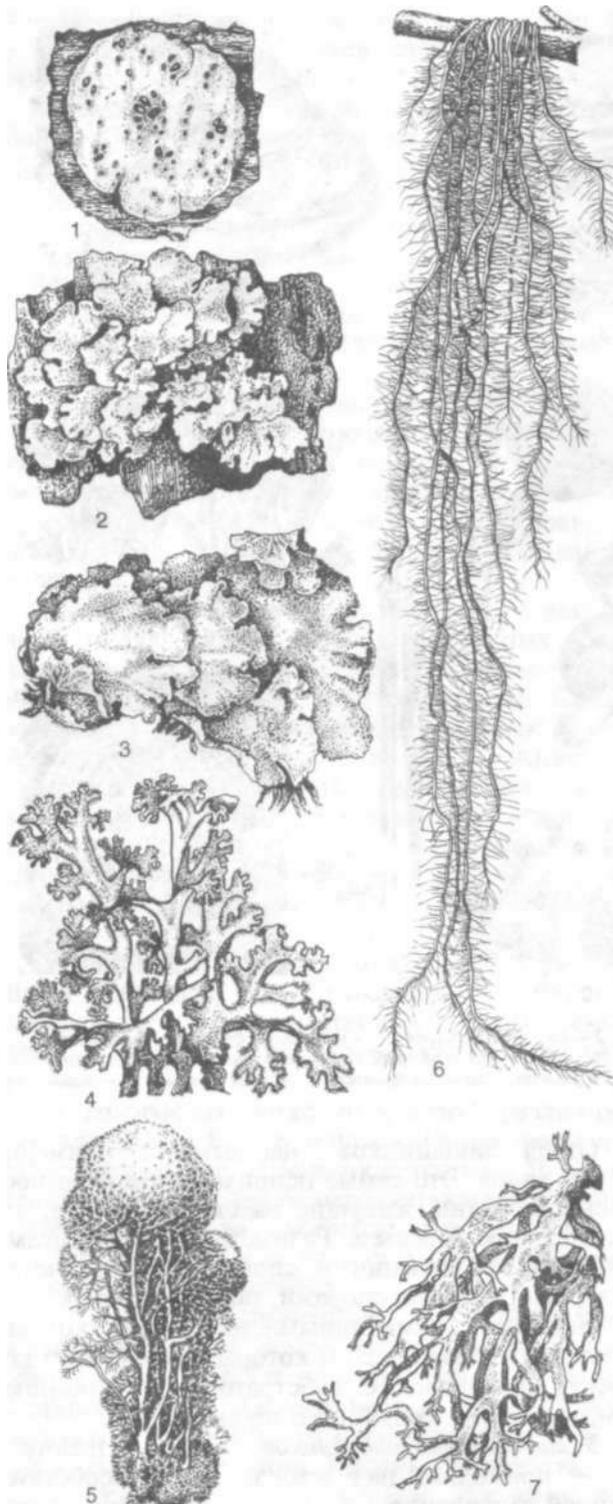


Рис. 6. Лишайники:
Накипные. 1 — леканора разнообразная. *Листоватые.* 2 — пармелия иная; 3 — псильпигера собачья; 4 — петрария исландская. *Кустистые.* 5 — дония альпийская; 6 — уснея длиннейшая; 7 — эверния сливовая

загрязненности окружающей среды. Используют также в геологии для определения возраста ледниковых морен, горных обвалов, так как возраст их талломов нередко насчитывает несколько сотен и тысяч лет. Тесно связаны с животными, особенно беспозвоночными (клещи, клопы, пауки, жуки), которые кормятся на них и распространяют кусочки таллома. Являются пионерами освоения щебнистых осыпей и других непригодных для жизни участков суши. В северных

регионах — основной корм оленей. В Красную книгу занесено 29 видов.

Изучением лишайников занимается наука *лихенология*.

Таким образом, *низшие растения* представляют собой сборную группу самостоятельных отделов растений.

Характерный признак низших растений — отсутствие расчленения их тела (таллома, или слоевища) на корни, стебли и листья. Талломные растения бывают одноклеточные и многоклеточные, имеют различные размеры. Клетки у них мало дифференцированы, сосудистые системы отсутствуют. Женский половой орган (оогоний), как правило, одноклеточный.

По способу питания низшие растения делятся на две резко различающиеся группы: гетеротрофные и автотрофные. Грибы не содержат хлорофилла и питаются за счет готовых органических веществ. Водоросли и лишайники, содержащие хлорофилл, способны к фотосинтезу и являются автотрофными организмами. Большинство низших растений свойственно широкое географическое распространение в самых разнообразных условиях.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Высшие растения (зародышевые — Embryobionta; побеговые — Embryophyta; листостебельные — Cormobionta, Cormophyta; теломные — Telomobionta, Telomophyta) — одно из двух царств растений. В отличие от низших высшие растения — сложные дифференцированные многоклеточные организмы, приспособленные к жизни в наземной среде. Тело растения, как правило, расчленено на стебли, листья и корни, имеются эпидермис и устьица, комплекс проводящих тканей, многоклеточный зародыш. Высшие растения объединяют не менее 300 000 видов из отделов моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные (цветковые).

Эволюция высших растений шла по пути возрастающего приспособления к наземному образу жизни.

Моховидные, мохообразные, мхи (Bryophyta). Наиболее примитивные из высших растений. Всего насчитывается около 25 000 видов; в СНГ — около 1500 видов. Поселяются повсюду, кроме морей, засоленных почв и местообитаний, подверженных сильной эрозии. На моховых болотах образуют основную массу торфяных залежей.

Моховидные (рис. 7) — обособленная ветвь в эволюции высших растений, происходящая, по видимому, от древних зеленых водорослей.

Тело мхов расчленено на стебель и листья, вместо корней вырастают клетки — *ризоиды* (греч. rhiza — корень и eidos — вид), нет сосудов. Жи-

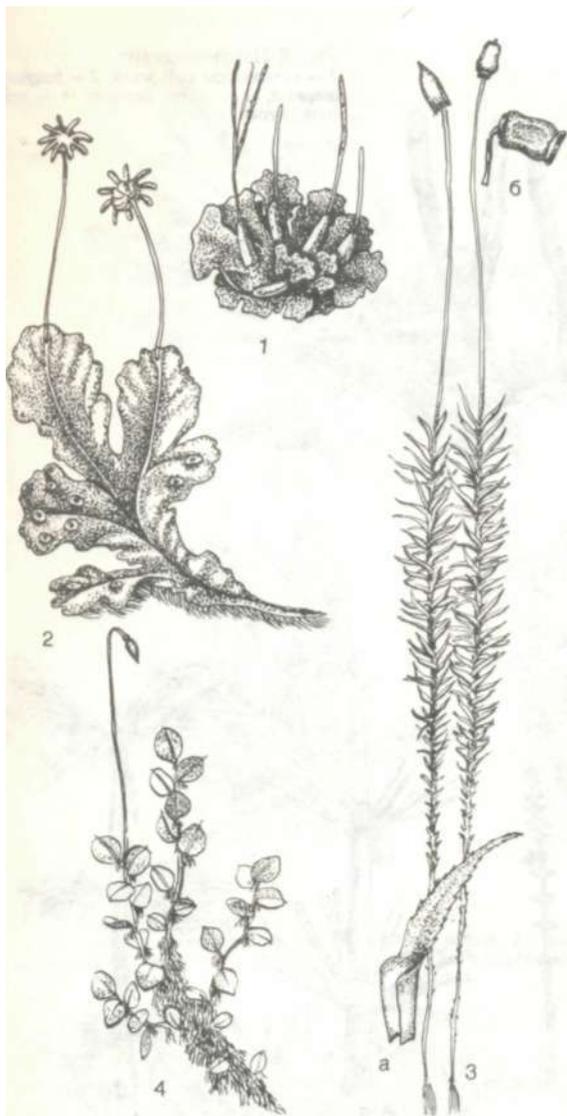


Рис. 7. Моховидные:
Антоцертовые мхи. 1 — антоцерос гладкий. Печеночные мхи. 2 — маршанция многообразная. Листостебельные мхи. 3 — политрихум обыкновенный (а — лист, б — коробочка); 4 — мний точечный

вуг на самой бедной почве, но при избытке воды, которая нужна для роста, размножения и расселения.

Размножаются мхи бесполом, половым и вегетативным путем. По строению и образу жизни моховидные являются как бы связующим звеном между низшими и высшими растениями. При прорастании спор у них развивается ветвистая зеленая нить — проросток, или *протонема* (греч. *protos* — первый и *пета* — нить), которая напоминает нитчатые водоросли.

Самый крупный порядок — *зеленые мхи* (более 10 000 видов), растут от Арктики до Антарктики: преимущественно в Северном полушарии; в Южном — в умеренных широтах, на Огненной Земле, в Новой Зеландии; в тропиках — в основном в горах.

Самый видный порядок — *сфагновые мхи*, имеет один род, 350 видов, занимает огромные площади, особенно в Западной Сибири. Влагу сфагны поглощают в огромных количествах, в 30 раз больше своей массы. Вызывают заболачивание и создают главную массу торфа.

Класс печеночники — слоевищные растения. Слоевище часто имеет вид разветвленной пластинки, но не расчлененной на стебель и листья.

Моховидные — живые регуляторы водной системы планеты; иссушение почв (вырубка лесов, гари и т. д.) для них губительно. В Красную книгу занесено 32 вида.

Мхи являются объектом изучения науки *бриологии*.

Плауновидные (Lycopodiophyta). Очень древняя группа растений, представители когда-то богатого класса древовидных вымерших растений, (рис. 8). В каменноугольный период родственные виды современных плауновидных — деревья лепидодендроны — достигали в высоту 40 м и в диаметре 2 м. Среди современных плаунов деревьев нет, только травянистые вечнозеленые растения. Представлены двумя современными классами — плауновыми и полушниковыми.

Плауны распространены по всему земному шару, много их в тайге, горах, тропиках, лесотундре. Отличаются мелколистностью, листочки узкие, шиловидные, на стебле расположены густо. Стебли ветвистые, ползучие. У некоторых тропических плаунов — *эпифитов* (греч. *epi* — на, над и *phyton* — растение; растения, поселяющиеся на других растениях) листья достигают 3—3,5 см, стебли свешиваются на 1—1,5 м.

Концы стеблей заканчиваются обычно колосками со спорами. У одних представителей споры одинаковые (равноспоровые виды), у других отличаются по величине (разноспоровые).

Хвощевидные (Equisetophyta). Представляют собой сохранившиеся остатки когда-то большого класса растений (рис. 9). Предки их были древовидными гигантами каменноугольного периода. Наши хвощи-современники — невысокие членистые растения. В тропиках встречаются 7—10-метровые гиганты, представленные ползущими лианами.

Стебли хвощей с узлами, на которых располагаются мутновато сросшиеся рудиментарные листья. Стебель заканчивается спороносным колоском. У некоторых видов колосок вырастает на специальном весеннем побеге.

Большинство хвощей распространено в Северном полушарии, есть в тропиках и даже в Арктике.

В отделе хвощевидные один порядок — *хвощевые*, в нем одно семейство и один род, содержащий 20 видов.

Папоротниковидные (Polypodiophyta). Высокоорганизованный тип растений, продолжающий основную линию эволюции (рис. 10). Расцвет папоротников пришелся на каменноугольный период, в настоящее время большинство из них — жители дождливых, туманных областей планеты, чаще лесов. Среди папоротников встречаются травянистые (большинство), но в Южном полушарии сохранились еще древовидные. В тропиках многие папоротники — *эпифиты* (см. рис. 10, 7).

Основа папоротника — *лист*, крупный, у многих расчлененный. В основании растения имеют толстое корневище с мочковатой корневой сис-

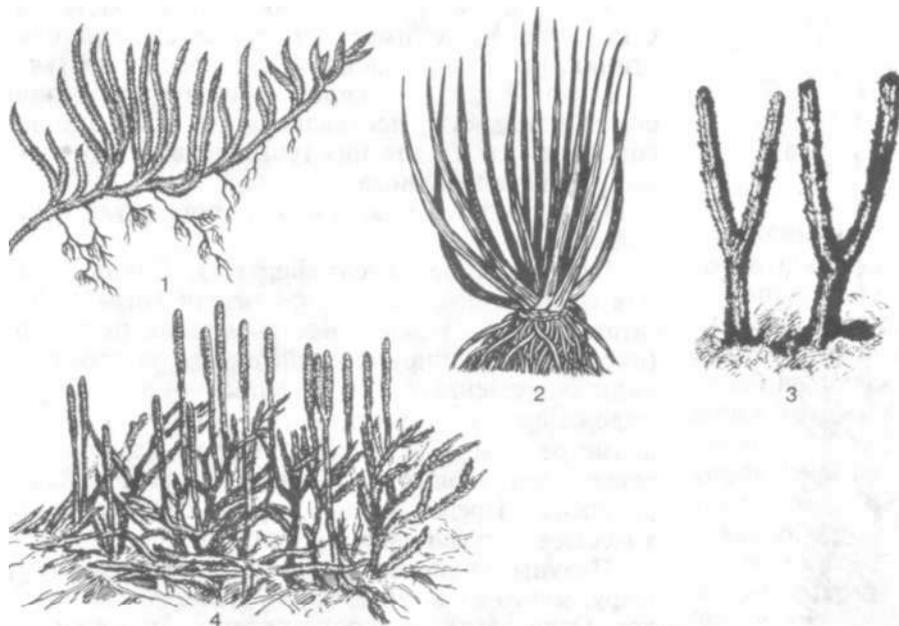


Рис. 8. Плауновидные:
1 — селягинелла сибирская; 2 — полужник озерный; 3 — плаун баранец; 4 — плаун сплошутый

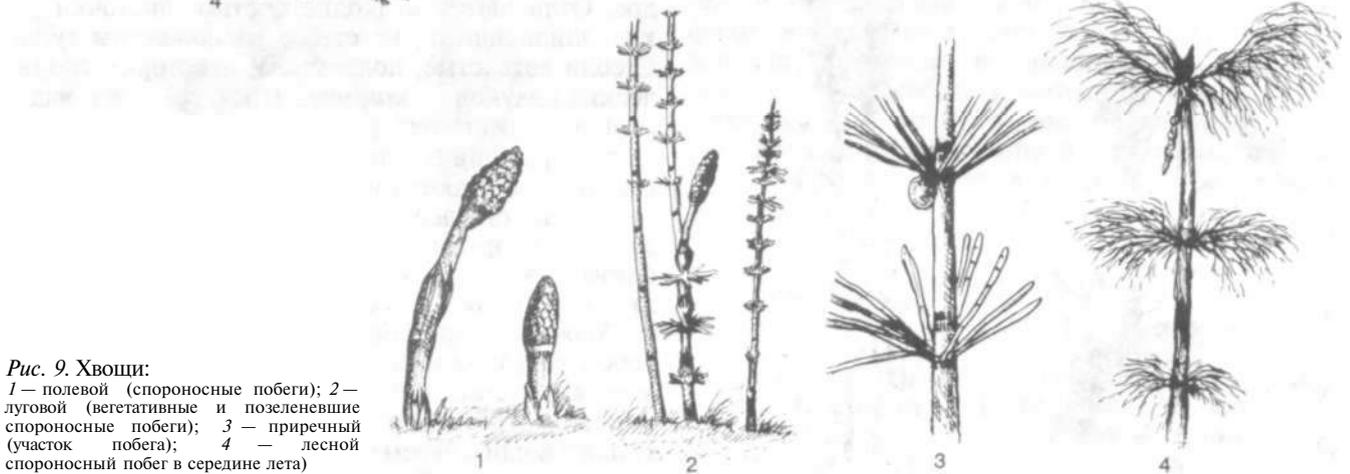


Рис. 9. Хвощи:
1 — полевой (спороносные побеги); 2 — луговой (вегетативные и позеленевшие спороносные побеги); 3 — приречный (участок побега); 4 — лесной спороносный побег в середине лета

темой. Споры зреют на нижней стороне листьев в спорангиях, собранных в сорусы. Споры разносит ветер, из них вырастает крохотный заросток, на котором происходит оплодотворение и развивается новое растение папоротника.

Систематика папоротниковидных еще не разработана. Иногда под единым названием «папоротниковидные» объединяют хвощи, плауны и собственно папоротники (П. М. Жуковский, 1982). Другие авторы выделяют эти группы в независимые отделы.

В отделе папоротниковидных около 300 родов и 10 000 видов. Когда-то существовали семенные папоротники. Они полностью вымерли, но успели сыграть важную роль в эволюции — дали начало голосеменным, а возможно, и цветковым растениям. Папоротники также бывают равно- и разноспоровые.

Многие папоротники выращивают как декоративные. Молодые листья некоторых видов и сердцевину древовидных папоротников употребляют в пищу. Некоторые папоротники лекарственные. Водные растения рода азолла в тропической Азии служат азотным удобрением для рисовых полей.

Голосеменные (Pinophyta, или Gymnospermae). Небольшая, самая древняя группа семенных рас-

тений, всего 800 видов (рис. 11). Почти все вечнозеленые, древесные, трав среди них нет. Семяпочки голосеменных лежат открыто на особых видоизмененных листьях, нередко образующих шишки. После оплодотворения из них развиваются семена с зародышем. Впервые у голосеменных появляется стержневой корень. Споры физиологически мужского назначения у хвойных называют *пыльцевыми зёрнами* или *микроспорами*, а споры физиологически женского назначения — *мегаспорами*.

Самый крупный порядок — *хвойные* (600 видов). Листья игольчатые — хвоя или чешуйчатые, как у кипариса. Самое большое семейство — *сосновые*: сосны, ели, пихты, лиственницы. Всего 10 родов. Образуют тайгу Старого и Нового Света. Семейства араукариевых и подокарповых представляют хвойные в Южном полушарии. Самое маленькое семейство — *тиссовые* (20 видов), очень древнее и почти истребленное. В субтропиках Тихоокеанского побережья кое-где сохранились секвойи, криптомерия и другие «живые ископаемые» — представители семейства таксодиевых, процветавшие до ледникового периода. На всех материках, кроме Антарктиды, обитают кипарисовые (140 видов).

Некоторые крупные классы древних голосе-

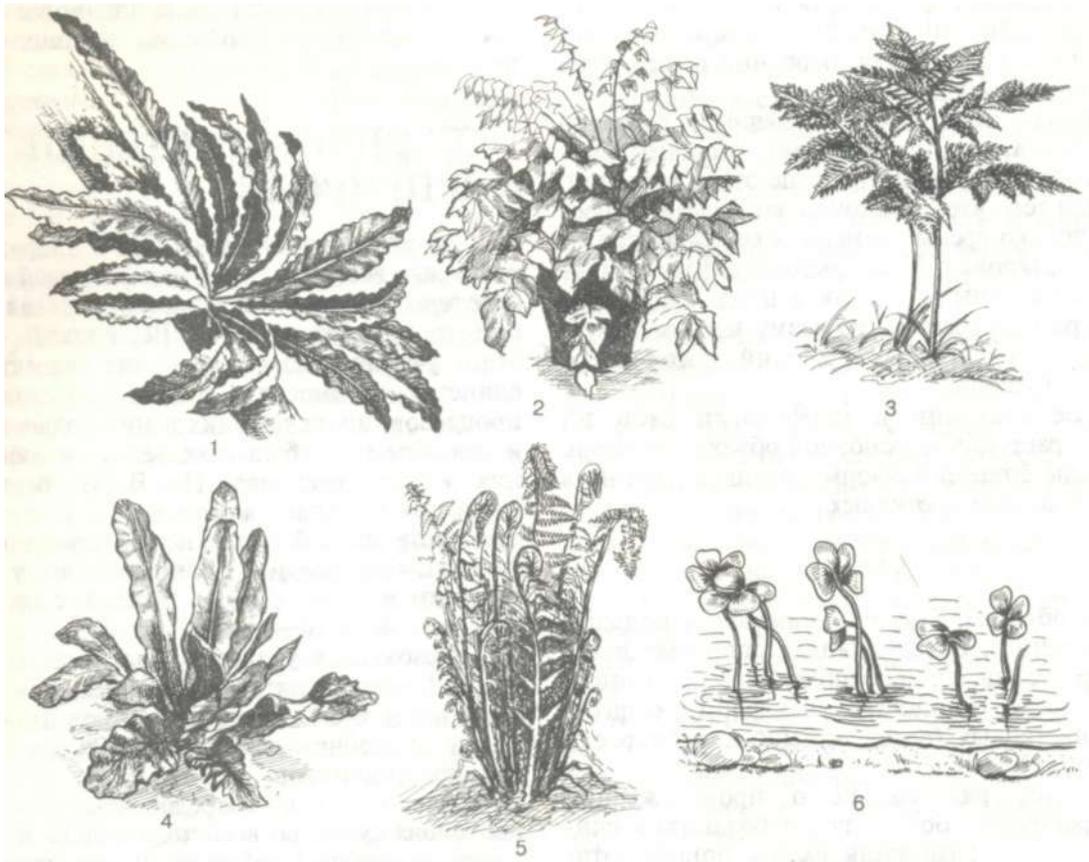


Рис. 10. Папоротники:

1 — эпифит асплециум гнездовой, или птичье гнездо; 2 — адриантум трапециевидный; 3 — орляк обыкновенный; 4 — листовник обыкновенный; 5 — щитовник мужской; 6 — водный папоротник марсилея четырехлистная

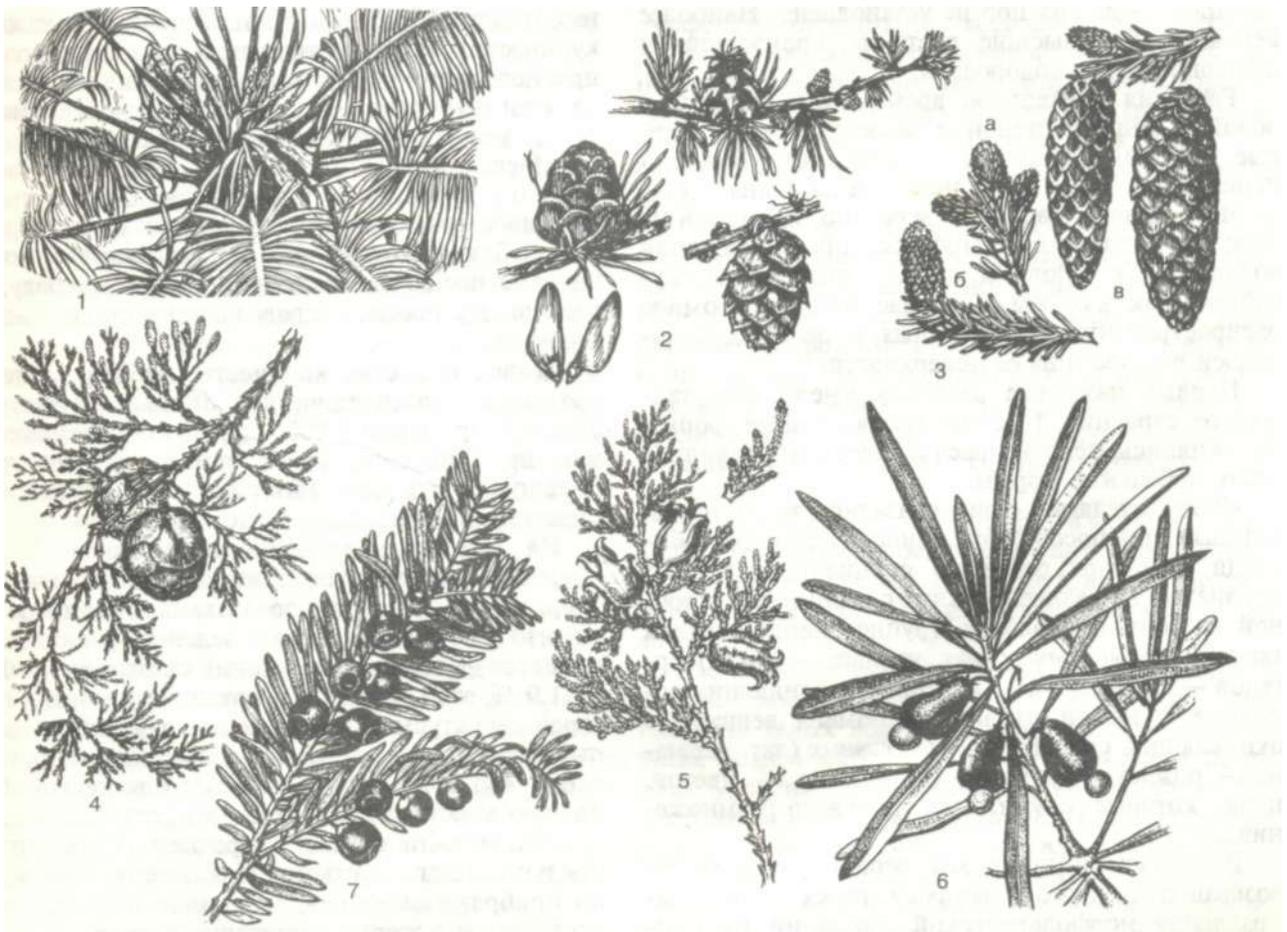


Рис. 11. Голосеменные:

Саговниковые: 1 — саговник завитой. Сосновые: 2 — лиственница сибирская; 3 — ель обыкновенная (а — вегетативные почки, б — молодая и в — зрелая шишки). Кипарисовые: 4 — кипарис вечнозеленый; 5 — туя восточная. Подокарповые: 6 — подокарп крупнолистный. Тиссовые: 7 — тисе ягодный

менных полностью вымерли: беннеттитовые, кордаиты и др. Значение хвойных, широко сохранившихся и в наше время, особенно в Северном полушарии, общеизвестно.

Цветковые, или покрытосеменные, растения (Magnoliophyta, или Angiospermae). Это самый молодой и господствующий на суше отдел растений. Отличается тем, что семяпочки заключены в защитных покровах. У покрытосеменных появились новые органы — цветок и плод. Цветковые растения распространены по всему земному шару; большинство культурных растений также относится к этой группе.

В курсе анатомии и морфологии растений цветковые растения — основной объект изучения. Эти разделы ботаники сформировались именно в связи с изучением цветковых.

Таким образом, *высшие растения* — большая группа растений, объединяющая споровые и семенные растения, приспособленные к жизни в наземной среде. Наличие водных форм у существующих цветковых (рдест, кубышка, водокрас и др.) — вторичное явление.

Существует ряд теорий о происхождении высших растений. Большинство ботаников считают, что высшие растения имеют монофилотическое происхождение, т. е. произошли от одного общего предка. Таким предком высших растений называют водоросли, но какие (зеленые, бурые, красные) — до сих пор не установлено. Наиболее вероятно, что высшие растения произошли от вымерших форм водорослей.

Растения длительное время были связаны с водой и лишь постепенно завоевали сушу. Первые растения появились на суше в силурийский период, т. е. более 300 млн лет назад. Однако еще до этого низшие растения, вероятно, выходили на сушу неоднократно. Процесс приспособления водорослей к условиям суши — явление не случайное, так как мы и сейчас видим огромное распространение сине-зеленых и зеленых водорослей в почве и на ее поверхности.

Первые наземные растения имели еще талломное строение. Постепенно талломные формы усложнялись, тело их расчленилось и появились листостебельные формы.

«Завоевателями» суши оказались те растения, которые приспособились к новым условиям обитания благодаря развитию специализированных признаков на разных уровнях организации: прочной клеточной оболочке, группе специфических тканей, *вегетативных* (лат. vegetare — расти) органов — стебель, лист, корень, выполняющих основные функции питания и обмена веществ с окружающей средой, и *генеративных* (лат. generare — рождать, производить) органов — цветок, плод, которые служат для полового размножения.

В изучаемом курсе мы неоднократно будем возвращаться к этому вопросу, рассматривая направления морфологической эволюции на при-

мере различных групп растений. Более подробно происхождение и эволюция высших растений изложены в гл. 7.

ЗНАЧЕНИЕ РАСТЕНИЙ В ПРИРОДЕ

Говоря о значении растений в природе, следует прежде всего отметить *роль растений в создании биосферы*. Учение о биосфере основал русский естествоиспытатель В. И. Вернадский. В основе этого учения лежит понимание диалектического единства, взаимосвязи и взаимообусловленности процессов, происходящих в минеральной, водной и газообразной оболочках Земли, всеобщности в них живого вещества. По В. И. Вернадскому, биосфера включает *литосферу* — верхнюю твердую часть земной поверхности, простирающуюся до 3 км, *гидросферу* — водную оболочку глубиной до 12 км и *тропосферу* — нижний слой атмосферы высотой до 10–15 км.

Разрабатывая учения о биосфере, В. И. Вернадский ввел понятие «*живое вещество*» как совокупность всех живых организмов планеты: растений (фитобиомасса), животных (зообиомасса) и микроорганизмов.

Живое вещество сосредоточено в поверхностных слоях суши, во всей толще воды и в нижних слоях атмосферы, образуя почти непрерывную «пленку жизни»: корни растений образуют в почве густую сеть, а поверхность Земли одета почти сплошным зеленым покровом лесов, степей, лугов, тундр. В каждом грамме почвы, в каждом кубическом сантиметре поверхностных слоев пресноводных и соленых водоемов содержатся десятки миллионов микроорганизмов, все приемлемые местообитания населены животными.

Масса живого вещества составляет лишь 0,01–0,1 % массы всей биосферы. Однако именно живое вещество определяет все закономерности, наблюдаемые в биосфере, и оказывает хорошо заметное воздействие на неживую природу, на многие процессы, определяющие лицо нашей планеты.

Живое вещество количественно определяется *биомассой*. Подсчитано, что биомасса суши составляет примерно 3 000 млрд т; биомасса океана меньше биомассы суши почти в 1000 раз. Большую часть всей материковой биомассы составляет биомасса лесной растительности.

На каждый сантиметр поверхности Земли ежегодно приходится гигантское количество энергии, в среднем около 55 ккал. Усваивать эту энергию способны только зеленые растения. В процессе фотосинтеза растения связывают от 0,05 до 1,0 % этой энергии в органическое вещество своей структуры. В среднем все наземные и водные растения земного шара ежегодно образуют около 450 млрд т органического вещества. Основную массу органического вещества дают леса, продуктивность океана в среднем соответствует продуктивности пустыни. Исключения составляют прибрежные зоны — береговые шельфы, продуктивность которых достаточно велика.

Таким образом, растения — *единственные на Земле организмы, способные создавать (ассимилировать) сложные органические вещества из простых неорганических соединений*. Они являются *продуцентами* биосферы, которые поставляют пищу гетеротрофным организмам — *консументам* (животным, грибам и др.) и накапливают запасы связанной (консервированной) энергии.

В процессе фотосинтеза растения выделяют свободный кислород, который используется для дыхания самими растениями и животными. В то же время углекислый газ, выделяемый в процессе дыхания, — необходимое условие для фотосинтеза. Постоянство содержания в атмосфере кислорода и углекислого газа объясняется непрерывностью и взаимосвязанностью процессов создания органического вещества и его разрушения.

Дело в том, что одновременно с ассимиляцией растения осуществляют в природе и противоположный процесс — *диссимиляцию* (разрушение) органических веществ, их минерализацию, т. е. разложение на простые неорганические соединения, которые становятся доступными зеленым растениям. Распад органических веществ (мертвых растений, трупов животных и др.) в процессе гниения, брожения осуществляется также растениями, но не высшими, а низшими бесхлорофилльными (бактерии, грибы, так называемые *редуценты*). Образовавшиеся минеральные вещества поступают в почву, откуда, растворившись в воде, вновь поглощаются корнями высших растений. Таким образом на Земле происходит непрерывный круговорот веществ, своего рода химический перпетуум-мобиле. При этом только зерна хлорофилла поглощают поток энергии, усваиваемой растительным сообществом и далее протекающей через биогеоценоз по пищевым цепям, корни растений всасывают питательные вещества, которые циркулируют из почвы в сообщество и возвращаются обратно.

Циклы питательных элементов внутри отдельных биогеоценозов, так же как и циклы энергии, в конечном счете сплетаются в единый биогеохимический цикл биосферы в целом. Сбалансированность этих процессов возникла как результат длительной сопряженной эволюции всех живых существ биосферы в их взаимодействии с неживой природой.

Атмосфера Земли образовалась в глубокой геологической древности в результате вулканической деятельности, и ее газовый состав ограничивался метаном, аммиаком, углекислым газом и азотом. Свободного кислорода почти не было. Благодаря фотосинтетической деятельности земной растительности первичная атмосфера постепенно обогащалась кислородом и превратилась во вторичную мощную азотно-кислородную атмосферу. Накопление свободного кислорода привело к появлению кислородного дыхания, свойственного преобладающему большинству ныне существующих растений и животных. У растений, потребляющих кислород при дыхании, возросли энергия обменных процессов и темпы ассимиляции органического вещества, увеличилось его общее количество на планете. Свободный кисло-

род усилил процессы химического выветривания горных пород и накопления в верхних слоях земной коры минеральных элементов, необходимых для питания растений.

Таким образом, развитие современной биосферы, среды обитания всех ныне существующих живых существ, включая и человека, протекало на основе приспособления и сопряженной эволюции растительных и животных организмов, где растениям принадлежит поистине космическая роль.

Мириады живых существ возникали и исчезали на Земле за долгие годы существования планеты, а вот пионеры живого — сине-зеленые водоросли (цианобактерии), сумевшие первыми уловить и поглотить луч солнца, живут и до сих пор. Их заслуга в эволюции жизни на планете неопределима: они создали ту биосферу, в которой развилось множество разнообразных живых существ, в том числе и человек — высшая ступень эволюции. Мы живем на планете растений, растения царствуют на Земле!

Представление о планетарной и космической роли земных растений впервые разработал К. А. Тимирязев (1843—1920), изучая экспериментальные и теоретические проблемы фотосинтеза. Без преувеличения можно сказать, что фотосинтетическая деятельность зеленых растений определяет эволюцию Земли.

Значение растений выражается в таком глобально-космическом аспекте, как создание функционирующей в настоящий геологический период биосферы с мощной азотно-кислородной атмосферой, огромными запасами органического вещества, являющегося основой большинства цепей питания, хорошо отлаженным круговоротом веществ. Растительность постоянно влияет на окружающую среду: на стабилизацию климата, охрану водного режима, повышение плодородия почв.

Особенно велика роль лесов — этих «стабилизаторов природы». Леса создают особый климат в приземном слое атмосферы, служат убежищем для разнообразной фауны, влияют на микроклимат и урожайность культур на прилегающих к ним полях. Растительный покров изменяет суточный и годовой ход температуры, понижая, как правило, максимальную температуру воздуха и повышая минимальную, защищает почву от промерзания.

Растительность удерживает влагу в почве, влияет на поверхностный и внутрипочвенный стоки, на испарение влаги, осадки, а следовательно, действует на водный баланс суши в целом.

Растительность и особенно леса регулируют интенсивность снеготаяния, способствуют впитыванию талых вод, улучшают водный режим, а также режим минерального питания. Леса понижают уровень грунтовых вод и способствуют более равномерному распределению стока, в результате чего значительная часть влаги поступает в подземные водоносные горизонты, откуда частично усваивается корнями растений, частично поступает в реки. Растительные сообщества от-

дают влагу в воздух путем физического испарения с поверхности почвы и самих растений и путем транспирации. Больше других испаряют сообщества трав. И наконец, уменьшение интенсивности поверхностного стока на занятых растениями площадях резко снижает эрозию почв.

Растительный покров играет огромную роль в почвообразовании. Особенности различных типов почв вырабатываются в результате взаимодействия почвообразующих факторов, в том числе и растительного покрова. Существует общее соответствие между почвенными типами и типами растительности.

Растительность — основной источник органических веществ, поступающих в почву и преобразующихся при участии микроорганизмов и животных в почвенный гумус (перегной). На состав образующегося гумуса влияют как характер опада (накапливается на поверхности почвы в результате отмирания надземных органов растений), так и условия разложения органических остатков. В улучшении плодородия почвы большую роль играют растения-фитомелиораторы, которые в естественных условиях или в посевах изменяют особенности почв (например, люцерны, клевера и др.).

С помощью высших растений, особенно злаков, формируется структура почв, а корневые выделения, содержащие различные кислоты, сахара и минеральные соединения, изменяют состав почвенных растворов.

Обобщая сказанное, можно определить роль зеленых растений в природе следующим образом:

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

2) в процессе фотосинтеза зеленые растения, используя солнечную энергию, создают из неорганических веществ и воды огромные массы органических веществ, которые служат пищей самим растениям, животным и человеку;

3) в органическом веществе зеленых растений накапливается солнечная энергия, за счет которой развивается жизнь на Земле;

4) растения поддерживают природное равновесие кругооборота веществ и энергии в биосфере Земли.

ЗНАЧЕНИЕ РАСТЕНИЙ В ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

По мнению ряда исследователей, человек как биологический вид сформировался скорее всего в лесистой местности, лес является «колыбелью человечества». В лесу человек находил пищу (плоды, семена, сочные корни), от зажженного молнией дерева познал и «приручил» огонь, используя сучья, упавшие деревья для его поддержания, лес давал материал для первых примитивных орудий труда. Используя естественные убежища (дупла, кроны высоких деревьев), а затем построенные жилища (шалаша, примитивные хижинки), первобытный человек, довольно

«тихоходный» по природе, выжил как вид в борьбе с быстроходными ловкими хищниками.

Жизнь первобытных людей проходила в постоянных поисках пищи, в борьбе с природными катаклизмами и многочисленными врагами. Никогда золотого века позади нас не было, и первобытному человеку надо было постоянно бороться за выживание. Спасли человека только коллективная жизнь и труд. Первобытные люди довольствовались тем, что собирали плоды, семена, клубни, луковицы и употребляли их в пищу в таком виде, в каком находили. Запасы продовольствия были скудными. В поисках пищи люди постоянно кочевали с места на место. Собирачество и охота не давали им возможности вести оседлый образ жизни. Возделывать растения человек начал в глубокой древности, постепенно изучая их свойства и выделяя пищевые, кормовые, лекарственные и ядовитые.

Постоянно занимаясь собирательством, заготовкой пищи на зиму, человек не раз мог наблюдать, как случайно рассыпанные около жилища зерна прорастали, их можно было собирать, а не искать в далеких местах. Это, вероятно, и натолкнуло его на мысль сеять и выращивать нужные растения возле жилья. Земледелие (возделывание растений на обработанной почве) возникло независимо в Старом и Новом Свете за 8—7 тыс. лет до н. э. в нескольких центрах, которые в научной литературе называют *центрами происхождения культурных растений*.

Н. И. Вавилов (1887—1943) выделил следующие центры происхождения основных культурных растений.

Китай — родина проса, гречихи, многих видов капусты, яблони, груши, абрикоса, персика, вишни, сливы, чая, различных форм апельсина и мандарина.

Индостан — центр введения в культуру риса, баклажана, огурца, лимона, кенафа, черного перца, сахарного тростника.

Малайзия, занимающая территорию Индокитай, Малаккский полуостров и Зондские острова, — родина банана, кокосовой пальмы, хлебного дерева, манильской пеньки.

Средняя Азия — родина гороха, бобов, горчицы, дыни, моркови, репчатого лука, чеснока, грецкого ореха, тау-сагыза.

Кавказ — центр происхождения пшеницы, ржи, алычи, айвы, винограда.

Передняя Азия — родина некоторых групп твердой пшеницы, люцерны синей, вики посевной, капусты, лука-порея.

Средиземноморье — центр происхождения льна, оливкового дерева, свеклы.

Эфиопия — отличается исключительным разнообразием пшениц, ячменя, кофе, клещевины.

Африка — родина арбуза, сорго, финиковой пальмы, розовой герани.

Южная Мексика и Центральная Америка являются родиной кукурузы, фасоли, тыквы, батата, хлопчатника, махорки, авокадо, дынного дерева, томата.

Южная Америка — родина картофеля, томата,

тыквы, хинного и каучукового деревьев, какао, арахиса.

Австралия — родина эвкалипта и большинства видов акации.

Евразия — родина многочисленных видов кормовых растений (злаков, осок и бобовых), льна-долгунца, хмеля, клюквы, брусники.

В настоящее время культивируется около 2000 видов растений. По характеру использования культурные растения делят на следующие группы: хлебные, сахароносные, жиромасличные пищевого и технического значения, масличные, богатые белком или инулином, плодовые и ягодные, орехоплодные, овощные, растения, из которых получают пряности, эфиромасличные, наркотические, прядильные и лубяные, каучуконосы, растения-биостимуляторы, кормовые, лекарственного использования.

Исключительна роль растений в питании человека. Среди растений пищевого назначения в первую очередь следует назвать зерновые культуры, особенно пшеницу, рис, кукурузу. Непрерывно возрастает использование человеком всех видов сырья, получаемого из леса. И поныне лес служит богатейшей кладовой для человека. Деревья дают строительный материал и сырье для получения целлюлозы и бумаги, канифоли и скипидара, каучука и спирта, искусственного шелка и кожи, а также белка и сахара, медикаментов и витаминов. В настоящее время из древесины изготавливают свыше 20 000 различных видов продуктов и изделий.

Более трети лесов земного шара находится на территории СНГ, в лесах Беларуси произрастает около 1500 видов деревьев и кустарников.

Широко используются в пищу овощи, плоды, клубне- и корнеплоды, ягоды, продукты, которые получают из сахароносных, жиромасличных, орехоплодных культур, а также такие растения, как чай, кофе, какао, пряновкусовые и др. Особое место занимают низшие растения, в том числе бактерии. Ряд производств продуктов питания основывается на различных брожениях, вызываемых соответствующими бактериями: производство сыра и молочных продуктов с помощью молочнокислых бактерий, заквашивание разных овощей.

В сельском хозяйстве используют клубеньковые бактерии, усваивающие азот воздуха и обогащающие им истощенные почвы. Не меньшее значение имеют одноклеточные дрожжевые грибы, применяемые в хлебопечении, при изготовлении вин, выгонке спирта. Некоторые расы дрожжей с высоким содержанием жира служат кормом для животных.

Особую группу составляют растения для промышленной переработки — прядильные, лубяные, каучуконосные. Для сельского хозяйства большое значение имеют кормовые растения. Следует отметить важную роль естественных сенокосов и пастбищ. В настоящее время идет процесс окультуривания естественных угодий, улучшения травостоя за счет высева культурных кормовых растений.

Флора Земли насчитывает более 17 000 видов

лекарственных растений, и современная медицина постоянно пополняется полученными из растений новыми лекарственными препаратами. В лечении сердечно-сосудистых, желудочно-кишечных, нервных заболеваний, болезней почек и печени препараты растительного происхождения занимают 80—90 %.

В современную эпоху научно-технической революции деятельность человека оказывает все более заметное влияние на природу, внедряясь в ее естественные механизмы саморегуляции. Это породило так называемую экологическую проблему, связанную с ухудшением окружающей человека среды. В борьбе с загрязнением воздуха, воды и почвы большая роль отводится растительному покрову Земли и особенно лесам. Следует подчеркнуть роль леса в борьбе с радиоактивным заражением.

Велика оздоровительная роль зеленых насаждений, недаром возникла и бурно развивается особая наука — *медицинская география*. Природа — великий целитель недугов, источник укрепления физических сил и восстановления нарушенного душевного равновесия человека.

Важна роль и эстетического воздействия растений на человека. Красота и богатство, гармония и целесообразность природы положительно влияют на организм человека. Все лучшие умы человечества, выразители высоких чувств в музыке и живописи, скульптуре и графике, стихах и прозе, черпали вдохновение в природе. Природа всегда была кладовой гения человека, вдохновляя его на создание неповторимых шедевров искусства.

Велико значение природы в воспитании человека. Тесное соприкосновение человека с прекрасными естественными и архитектурными ландшафтами оказывает огромное влияние на формирование молодой души.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

Охрана растительного мира рассматривается как составная часть охраны окружающей природной среды. Это комплексная система мероприятий, включающая сохранение, рациональное использование и воспроизводство ресурсов природы. Охрана природы направлена также на сбережение видового многообразия (генофонда) флоры и фауны Земли, ее недр, водных ресурсов, атмосферного воздуха и, следовательно, на сохранение природных условий развития человеческого общества.

Вот только несколько тревожных фактов. Из земных недр ежегодно изымается 100 млрд т минералов, из них более 90 % идет в отбросы. Количество кислорода, потребляемого отдельными странами, уже превышает выработку его растениями этих стран. Дождевой тропический лес (главные «легкие» планеты) уничтожен более чем на 40 %. Вырубка его продолжается со скоростью более 20 га в минуту! Под угрозой исчезновения сейчас почти 1000 видов животных и 25 000 ви-

дов растений. Растительный мир Земли постепенно теряет разнообразие и целостность, не менее 1/6—1/4 суши лишено естественного растительного покрова. Вымирают или резко сократили ареал и численность сотни видов растений из числа древних, реликтовых, в том числе виды, ценные в экономическом отношении, пригодные для введения в культуру и для использования в селекции. Под сильным хозяйственным воздействием находится около 50 % поверхности суши. Большие площади коренных биогеоценозов заменяются вторичными, более упрощенными и однообразными по составу и структуре. Урбанизация поглощает более 300 000 га сельскохозяйственных земель в год.

Человечество, накопив неслыханную техническую мощь, не задумываясь о перспективе, извлекает из природы выгоду сегодняшнего дня. Это влечет за собой оскудение земных богатств и подрывает основу жизни.

Конфликт человека с природой возник не вдруг. Он нарастал постепенно. Бездумная охота, выжигание лесов, истребление рыбы в водоемах, чрезмерное увеличение поголовья домашнего скота, неправильное использование почв, осушение болот без особой на то нужды, подавление местных видов растений и животных видами, переселенными человеком из других географических районов, отравление среды химическими веществами — этапы «борьбы» человека с природой по принципу: не надо ждать милостей от природы, взять их у нее — основная задача.

С 30-х годов 20 в. опасность истощения природных ресурсов, как невозобновляемых (нефть, руда, уголь и пр.), так и возобновляемых (растительный и животный мир), стала очевидной. С середины 20 в. воздействие человека на природу (антропогенный пресс) приняло глобальный характер: на повестку дня встал вопрос охраны природы.

В Республике Беларусь за последние 20—25 лет произошли серьезные сдвиги в структуре производительных сил. Республика перешла от аграрной ориентации к развитию на индустриальной основе. При решении задач народнохозяйственного развития территорий в основном преобладал отраслевой подход. Это привело к серьезной диспропорции, а порой к деградации природных комплексов республики, нерациональному использованию ее ресурсов.

В республике ежегодно образуется свыше 40 млн т отходов, в том числе 30 млн т отходов производства минеральных удобрений, 1,5 млн т отходов черных металлов, 2,5 млн т отходов пищевой промышленности, 2,4 млн м³ древесных отходов, до 35 000 т вторичных текстильных материалов, 190 000 т макулатуры, 30 000 т стеклобоя, 10 000 т шин изношенных, до 50 000 т вторичного полимерного сырья*.

Под отвалами, терриконами, шлаконакопителями и свалками занято более 3000 га земельных угодий. Все это способствовало возникновению

* Государственный доклад о состоянии природной среды в Республике Беларусь. Мн., 1995. С. 4.

конфликтных экологических ситуаций в районах добычи полезных ископаемых (г. Солигорск), в городах с развитыми химической и нефтехимической промышленностью, машиностроением, стройиндустрией (Могилев, Новополоцк, Гомель, Мозырь, Витебск, Минск и др.).

Экологическая обстановка резко и надолго ухудшилась в связи с катастрофой на Чернобыльской АЭС в 1986 г. Пятая часть территории республики вообще оказалась непригодной для хозяйственной деятельности и опасной для жизни людей с непредсказуемыми ныне генетическими последствиями.

Демографические процессы (сокращение темпов прироста населения, неблагоприятная миграционная ситуация), катастрофическое ухудшение состояния природной среды, радиоэкологическое и медико-биологические последствия катастрофы на Чернобыльской АЭС потребовали принятия срочных и неотложных мер по охране природы в Беларуси.

Нельзя думать, что до нашего века люди не заботились о сохранности окружающей среды, о разумном использовании природных богатств, их приумножении. Однако все эти действия носили фрагментарный характер: появлялись запреты на лов зверей, потраву пастбищ, вырубку леса; выделялись заповедные земли; охранялись и размножались ценные звери и птицы.

Регламентирование охоты, например, появилось еще при Ярославе Мудром, и оно было зафиксировано в первом письменном документе — Русской Правде.

Своеобразные формы охраны природных богатств сложились во Владимиро-Волынском княжестве (13 в.). На определенной территории здесь целиком запрещалась охота на всех животных. Это был первый заповедник — Беловежская пушча.

В период расцвета Великого княжества Литовского были созданы специальные своды законов — Литовские статуты, бравшие под охрану бобров, лис, лебедей. Сохранению лесов содействовали засеки, которые создавались по южной границе лесной части Русского государства для защиты от кочевников. В засечных лесах запрещалось рубить деревья под страхом смерти. Главные засеки, Тульские, устроенные еще при Иване Грозном, сохранились и поныне.

В 16 в., во время царствования Алексея Михайловича, было издано много указов об охоте, ее сроках, запретных зонах. Например, указ «О сбережении заповедного леса в Рязанском уезде» (1649) касался и охоты, и охраны лесной территории.

При Петре I лес стал сохраняться для кораблестроения. В 1701 г. Петр I объявил указ «О нечистке под пашню лесов по рекам, по коим леса гонят в Москву, а чистить их в 30 верстах выше». Однако он интересовался не только лесами, но и полезными растениями. Так, в 1702 г. был создан в Москве Аптекарский сад (ныне Ботанический сад МГУ), а в 1714 г. — Аптекарский огород в Петербурге, ставший предшественником сначала Ботанического сада, а затем Ботанического ин-

статута Академии наук СССР. Эти аптекарские учреждения снабжали армию и население лекарственным сырьем, которое до этого завозили из-за границы.

В середине 18 и начале 19 в. требования к охране природных богатств стали менее строгими. К началу 20 в. было очевидно, что необходимо принимать специальные и действенные меры.

Первый Международный съезд по охране природы состоялся в 1913 г. Уже в конце 19 в. появились первые заповедники, заказники и национальные парки, которые заложили основу охраны природы. Первым охраняемым участком и природным зоопарком в России стала всем известная Аскания-Нова (1898).

Но проблема оскудения Земли продолжала обостряться. Во второй половине нашего века она стала в один ряд с другими, тесно взаимосвязанными глобальными проблемами: спасение мира от адерной катастрофы, охрана окружающей среды, демографический взрыв, борьба с голодом, преодоление энергетического кризиса. Вопросы охраны природы сейчас касаются каждого человека на Земле, зависят от его разума, активности и доброй воли.

Только глубокое знание законов природы, правильное применение их на практике, всеобщее естественнонаучное просвещение и воспитание дадут человечеству возможность преодолеть то бедствие, которое называют сейчас *экологическим кризисом*, т. е. последовательное оскудение природы, грозящее гибелью многим видам растений и животных и в конечном счете подрывающее основу существования человечества. Опыт ряда стран, международное сотрудничество доказали, что при научно обоснованной организации охраны природных богатств и рациональном их использовании можно преодолеть многие экологические трудности.

В 1948 г. по инициативе прогрессивных ученых-биологов разных стран был создан Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Союз учредил Международную Красную книгу редких и исчезающих видов животных и растений. Этот тревожный список призывает все государства принять срочные меры для спасения исчезающих видов, в Книге даются рекомендации, как это сделать. В 1978 г. вышла Красная книга СССР.

В 1981 г. вышло первое издание Красной книги Белоруссии. В нее было занесено 80 видов животных и 85 видов растений, а в 1993 г. — второе издание Красной книги. В нее занесено 214 видов флоры и 178 видов фауны.

В 1972 г. Стокгольмская конференция ООН наметила общие направления международного сотрудничества в области охраны природы. Были сформулированы принципы сохранения среды жизни, имеющие основополагающее значение: *принцип необходимости разнообразия природы* — только многообразная и разнообразная живая природа оказывается устойчивой и высокопродуктивной; *принцип потенциальной полезности каждого ее компонента* (невозможно предвидеть, какое значение для человечества может иметь тот

или иной вид в будущем); *принцип всеобщей связи в живой природе* (выпадение какого-либо одного звена в сложной цепи трофических и иных связей в природе часто приводит к непредвиденным результатам).

На 28-й сессии Генеральной Ассамблеи ООН принята «Программа ООН по окружающей среде» (ЮНЕП). С 1971 г. ЮНЕСКО осуществляет программу «Человек и биосфера». В 1979 г. МСОП совместно с ЮНЕП и Всемирным фондом дикой природы выработал «Всемирную стратегию охраны природы». Этот важный документ призывает каждое государство, каждого жителя Земли принять активное участие в претворении в жизнь разработанной ведущими учеными мира стройной системы мер, которые направлены на бережение и приумножение природных ресурсов — создание видового разнообразия растений и животных, охрану недр, вод, лесов, широкую пропаганду экологических знаний. По решению ООН ежегодно 5 июня отмечается Международный день охраны окружающей среды. Вопросами охраны природы и рационального использования природных ресурсов занимаются свыше 200 постоянных международных организаций. В 1981 г. Генеральная Ассамблея ООН приняла резолюцию «Об исторической ответственности государств за сохранение природы Земли для нынешних и будущих поколений».

Сейчас на территории СНГ более 140 государственных заповедников в различных географических зонах общей площадью свыше 12 млн га. Заповедники сохраняют *эталон* природы, уникальные ландшафты, ценные виды растений и животных, в них ведутся серьезная научно-исследовательская работа и активная пропаганда идей рационального использования природных богатств.

Создана система глобального экологического *мониторинга* (лат. *monitdr* — тот, кто напоминает, предупреждает), т. е. система регулярных наблюдений, оценки и прогноза изменений состояния биосферы и ее отдельных элементов под влиянием антропогенного воздействия. Она позволяет своевременно принять срочные меры и приостановить нежелательные процессы — загрязнение воздуха, воды, почв, оскудение растительного и животного мира.

В Республике Беларусь три государственных заповедника — Березинский биосферный (основан в 1925 г.), Припятский ландшафтно-гидрологический (1969), Полесский радиационно-экологический (1988) и одно заповедно-охотничье хозяйство «Беловежская пуца» (1939). Общая площадь их территорий 363,4 тыс. га. Флора заповедников насчитывает 1032 вида (67 % флоры Беларуси), в том числе 51 вид, включенный в Красную книгу.

В Республике Беларусь охраняются также 152 памятника природы и 70 государственных заказников, из них 12 — ботанических (дикорастущие лекарственные растения), 20 — клюквенных. Площадь особоохраняемых территорий составляет 5,1 % территории республики.

Развитие любого государства немислимо без

использования природных ресурсов. Сейчас уже хорошо известно, что все природные ресурсы исчерпаемы. Среди них есть такие, которые можно восстановить (почва, воздух, вода, леса, луга, ресурсы рыбы, промысловых животных), а есть ресурсы невозобновимые (уголь, нефть, минералы и т. д.). Поэтому, говоря об охране природных богатств, в первую очередь имеют в виду их *рациональное использование*.

Все природопользование условно можно разделить на три направления: сельскохозяйственное, промышленное (включая добывающую промышленность) и лесохозяйственное (с выделением охранных территорий).

Основа *сельского хозяйства* — плодородная земля. Охрана почв от разрушения (эрозии), повышение их плодородия — главная задача земледельца. Ученые доказали, что плодородие почв можно не только сохранять, но и повышать, что положительно влияет на урожайность сельскохозяйственных культур. Продуктивность земледелия зависит и от плодородия почвы, и от хорошего сорта (отсюда важность селекционной работы по созданию новых сортов, исследований по искусственному формообразованию, интродукции), а также от своевременной уборки, правильного бережного хранения продуктов земледелия, его переработки и полного использования.

Из общей земельной площади Республики Беларусь (20759,5 тыс. га) сельскохозяйственные угодья занимают 9414,8 тыс. га, леса — 7383,4 тыс. га, болота — 948,8 тыс. га (данные 1990 г.). Тревогу вызывает увеличение площади эрозионно опасных земель (в 1990 г. — 3789,1 тыс. га). Особое внимание уделяется борьбе с минерализацией и эрозией торфяных почв. Разработана схема комплексного использования и охраны торфяных ресурсов до 2010 г., в которой 712 тыс. га месторождений торфа отнесено к природоохранному фонду. В Припятском заповеднике сохраняются эталонные торфяные болота, их общая охраняемая площадь по республике составляет 312 тыс. га (данные 1991 г.). Интенсивно ведется работа по рекультивации нарушенных промышленностью земель.

Важным фактором, стабилизирующим экологическую обстановку, являются леса. Площадь лесного фонда Республики Беларусь составила 8055 тыс. га (данные 1988 г.). Значительное загрязнение лесов произошло в результате аварии на ЧАЭС. Выявлены радиоактивно загрязненные леса на площади 1,286 млн га (20 % лесного фонда).

Почва республики серьезно загрязнена свинцом, цинком, медью, инсектицидом ДДТ, пестицидами. Все это требует действенных мер, направленных на рациональное сельскохозяйственное природопользование.

Как известно, сельское хозяйство было и остается главным источником получения пищи. Сельскохозяйственное производство наших дней использует многие открытия и достижения научной мысли, что в конечном итоге приводит к более эффективному природопользованию. Немалый вклад в сельскохозяйственные достижения

вносит биология. В комплексе биологических наук, решающих задачи повышения продуктивности сельскохозяйственного производства, наиболее прочные позиции принадлежат исследованиям на стыке генетики, селекции и ботаники. Ученые создали многие ценные сорта сельскохозяйственных культур, породы животных, высокопродуктивные штаммы микроорганизмов. Разрабатываются теоретические основы селекции на базе практического использования таких новых методов создания высокопродуктивных сортов, как химический и радиационный мутагенез, отдаленная гибридизация и полиплоидия, сохранение генофонда растительного мира.

Перспективным направлением в создании новых высокопродуктивных организмов для сельского хозяйства является использование достижений *биотехнологии*, в частности генной и клеточной инженерии. На повестке сегодняшнего дня *клональное микроразмножение* новых сортов, позволяющее в 3—4 раза ускорить сроки размножения многолетних растений; гибридизация соматических клеток, мутагенез и клеточная селекция, избирательный перенос генов в клетку растений; познание процесса азотфиксации, повышение эффективности фотосинтетического аппарата сельскохозяйственных растений; создание новых устойчивых к болезням форм; получение гибридов с заданными свойствами, внедрение в селекционно-генетическую практику методов современной биохимии.

Биологическая наука может внести основной вклад и в решение другой главной задачи сельского хозяйства — получение ценных кормов. Главное внимание этого важнейшего направления рационального природопользования уделяется разработке теоретических основ формирования высокопродуктивных *агроценозов*, позволяющих за короткий период вегетации получать максимально возможный выход биомассы. Здесь многое должны дать физиология растений, учение о фотосинтезе, экология. Биотехнология позволяет более эффективно использовать и нетрадиционные источники кормов (из растительных соков травяных смесей, использование ферментов для обработки древесины, соломы и т. д.).

Успешно разрабатываются научные основы ведения лугового и пастбищного хозяйства (режим использования разных культур, мелиорация), за счет дикорастущих трав подбираются наиболее эффективные травосмеси, создаются высокопродуктивные искусственные пастбища длительного пользования.

Разработаны основные направления использования земельных ресурсов на долгосрочную перспективу. Внимательно относятся к этой проблеме в Беларуси, где для облагораживания почв и повышения урожайности растений используется торф. Огромные резервы повышения продуктивности связаны с использованием эффективных методов борьбы с болезнями и вредителями сельскохозяйственных растений и особенно внедрением биологического метода, а также с использованием культуры клеток и тканей для выращивания здорового материала, синтетических антигенов.

Рациональность *промышленного природопользования* состоит в том, чтобы бережно использовать невозвратимые ресурсы. Но это не все. Надо искать им замену, налаживать безотходное производство и бороться за чистоту окружающей среды, не допускать ее загрязнения. В связи с неизбежным истощением мировых запасов природных энергоносителей исключительное значение приобретает поиск новых источников энергии. Создается индустрия, связанная с использованием растительного сырья для получения моторного топлива. В обозримом будущем, вероятно, будут найдены заменители продуктов нефти. В настоящее время в некоторых странах ищут методы ферментативного синтеза (а не химической) целого ряда продуктов, необходимых для промышленного производства пластических масс, выделены микроорганизмы, играющие существенную роль в производстве металлов, например меди и урана.

В Республике Беларусь разработана комплексная программа охраны окружающей среды. Целью программы является осуществление комплекса мер, направленных на оздоровление экологической обстановки, сохранение и укрепление природно-ресурсного потенциала республики в интересах эффективного и устойчивого социально-экологического развития.

На многосторонней основе в рамках международных соглашений проводится деятельность Республики Беларусь как члена ООН.

В рамках Конвенции об охране Всемирного культурного и природного наследия Республика Беларусь внесла предложение о включении в перечень объектов природного наследия территории Беловежской пуши.

Республика поддерживает постоянные международные контакты и участвует в работе межправительственных организаций по охране окружающей среды.

Разработана республиканская программа по образованию в области окружающей среды. Природоохранная воспитательная работа ведется в дошкольных учреждениях и школах. В школах республики создано 22 музея природы, 56 школьных заказников. В республике действуют 38 станций юных натуралистов. В г. Минске на базе Республиканской станции юных натуралистов создан центр экологического воспитания школьников и действует малая лесная заочная академия.

В высших и средних специальных учебных заведениях Беларуси введены специальные курсы по основам охраны окружающей среды или основам экологии с учетом будущей профессии. В ряде вузов начата подготовка специалистов-экологов. Экологическое воспитание и образование подрастающего поколения и взрослого населения республики — главная цель общественных природоохранных организаций, таких как Белорусское общество охраны природы, Белорусский экологический союз и Белорусское общество охотников и рыболовов. Многочисленные молодежные экологические клубы объединены под общим названием «Белая Русь»; действуют также

более двух десятков общественных формирований, занимающихся различными аспектами последствий аварии на Чернобыльской АЭС. Государственный контроль за выполнением законодательства, разработку природоохранной политики, экологическую экспертизу размещения народнохозяйственных объектов осуществляет недавно созданный Государственный комитет Республики Беларусь по экологии (с 1995 г. — Министерство экологических ресурсов и охраны окружающей среды).

РАЗДЕЛЫ БОТАНИКИ

Растения изучают в различных аспектах их жизнедеятельности. Исторически возникли отрасли ботанической науки, решающие свои задачи и использующие свои методы исследований.

Морфология (греч. *morphe* — форма и *logos* — слово, учение) изучает внешнее строение растений, отдельных органов, их видоизменение в зависимости от окружающей среды, закономерности строения и процессы формирования растений. В широком смысле морфология растений изучает формы на всех уровнях от целого растения до клеточных организмов и макромолекул. Этот раздел часто называют *структурной ботаникой*. Морфология составляет изначальную основу всех ботанических дисциплин, поэтому изучение курса ботаники начинается именно с нее. Объекты морфологии воспринимаются либо непосредственно глазом человека, либо с помощью приборов (лупа, микроскопы различного назначения).

В свою очередь морфология включает разделы, которые являются по сути морфологическими, но в то же время постепенно развиваются в самостоятельные науки.

Цитология (греч. *kytos* — клетка, сосуд) изучает строение и функции тканевых клеток у многоклеточных организмов, одноклеточные организмы и ядерно-цитоплазматические комплексы, не расчлененные на клетки (симпласты, плазмодии).

Гистология растений (греч. *histos* — ткань) рассматривает растительные ткани, их расположение в теле растений, функциональные особенности.

Анатомия растений (греч. *anatome* — расчленение, рассечение) изучает внутреннее строение растений, используя оптические приборы, а следовательно, включает цитологию и гистологию.

К разделам анатомии можно отнести *гистохимию*, которая с помощью микроскопа и химических реакций изучает распределение различных веществ в тканях и клетках.

Некоторые разделы морфологии получили название от объектов изучения: *палинология* — изучает пыльцу; *карпология* — плоды, *ризология* — корневые системы.

Эмбриология растений (греч. *embrion* — зародыш) изучает закономерности образования органов размножения (полового и бесполого), процессы оплодотворения, развития зародыша и всего семени. Ее также относят к одному из разделов

структурной ботаники. В широком смысле эмбриология — наука об индивидуальном развитии организмов (онтогенезе).

Задачей собственно морфологии и ее основных разделов являются изучение (наблюдение) и описание внешней и внутренней структуры растения на клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях организации, экспериментальное изучение влияния различных факторов окружающей среды на развитие и строение структур. Морфология изучает структуру объекта в единстве с ее функцией, выясняет путем сопоставления соответствующих структур у ряда ныне обитающих и исчезнувших видов растений их эволюционное развитие, филогенез отдельных видов.

Таким образом, структура растений всех уровней организации изучается морфологией в ее развитии, как онтогенетическом, так и филогенетическом.

Систематика растений (греч. *systematikos* — упорядоченный, относящийся к системе) — наука о разнообразии организмов и их взаимодействиях. В задачу современной систематики входит составление подробного каталога и описание всех видов, обитающих на земном шаре; создание современной филогенетической системы, отражающей родственные связи между таксонами различного ранга и эволюцию растительного царства. Такая инвентаризация видов совершенно необходима, в каком бы направлении ни изучались растения далее. Для решения этих задач систематика использует данные морфологии, экологии, генетики, биохимии, молекулярной биологии и многих других биологических наук, являясь фундаментальной и одновременно синтетической наукой. Ни одно серьезное научное исследование нельзя провести без точного определения вида, знания его особенностей в индивидуальном и историческом плане. По мнению А. Л. Тахтаджяна, «...систематика есть одновременно фундамент и венец биологии, ее начало и конец, ее альфа и омега».

Сравнительно новый раздел систематики — *геносистематика* — исследует процесс видообразования в природе. Систематику часто подразделяют на *таксономию* (греч. *taxis* — расположение, строй и *nomos* — закон), понимая под ней теорию классификации организмов и *собственно систематику* в указанном выше широком смысле.

Физиология растений (греч. *physis* — природа) изучает процессы жизнедеятельности и закономерности превращения веществ в них: фотосинтез и транспорт веществ, дыхание и обмен вторичных соединений, почвенное (корневое) питание, рост и развитие, устойчивость, физиологию иммунитета. Она тесно связана с анатомией, изучая процессы жизнедеятельности разных структурных уровней (раздел физиологическая анатомия); широко использует методы физики, химии в своих, преимущественно экспериментальных, исследованиях. От физиологии обособились *биохимия* и *биофизика растений*.

Фитоценология (геоботаника) — наука о фитоценозах (растительных сообществах) и взаимоотно-

шениях растений, образующих эти сообщества, между собой, с гетеротрофными компонентами биоценозов, с другими компонентами окружающей среды.

Фитоценоз — это автотрофный фотосинтезирующий блок биогеоценоза, совокупность популяций, связанных условиями среды и взаимоотношениями в пределах более или менее однородного участка территории. Фитоценозы в биогеоценозах более автономны, чем животное население или микроорганизмы, так как накапливают в процессе фотосинтеза первичную биологическую продукцию.

Луга, степи, болота, тундры — растительные сообщества; их разнообразие неисчерпаемо, в то же время фитоценозы обладают определенной структурой, устойчивостью и их типы закономерно повторяются в природе.

Многообразие признаков структуры фитоценоза нельзя объяснить только сложностью его видового состава, особенностями отдельных видов растений. Фитоценоз представляет, как мы знаем, качественно новый уровень организации живого (биоценотический), сложный аппарат фиксации солнечной энергии и вовлечения в кругооборот минеральных элементов, воды, углекислого газа и кислорода.

В задачу фитоценологии входит изучение не только природных, но и созданных человеком фитоценозов (например, агрофитоценозов). Фитоценология является одной из научных основ охраны, рационального использования и повышения продуктивности растительного покрова.

Экология (греч. *oikos* — жилище, местопребывание) исследует взаимоотношения растений друг с другом и с окружающей средой, влияние условий обитания на их структуру и жизнедеятельность. Каждый организм в процессе длительной эволюции приспосабливается к определенным условиям обитания. Изучая особенности его структуры и жизнедеятельности, необходимо учитывать особенности среды обитания. Взаимодействие организмов со средой рассматривает каждая биологическая наука, т. е. экологическая трактовка нужна при решении определенных задач в области систематики, морфологии, физиологии, биогеографии и т. д. В соответствии с этим выделяют экологическую морфологию, экологическую анатомию, экологическую физиологию, экологическую генетику и т. д.

Экология в широком смысле изучает организацию и функционирование надорганизменных систем различных уровней: популяций, биоценозов (сообществ), биогеоценозов (экосистем) и биосферы.

m

I

География растений (греч. *gē* — земля и *grapho* — пишу) — размещение и распространение растений по поверхности земного шара в прошлом и настоящем. Объектом исследования являются и отдельные виды, и обширные группы растений (флоры).

Палеоботаника (греч. *palaios* — древний) изучает виды растений, вымершие к настоящему времени, и тем самым помогает восстанавливать

этапы развития растительного царства. Входит составной частью в *палеонтологию* — науку об ископаемых растениях и животных и тесно связана с *геологией*.

Рассмотренные основные разделы ботаники в значительной степени условно выделяют в самостоятельные научные дисциплины, все они взаимопроницают друг в друга, так как объектом их исследования является целостный растительный организм. Любые направления ботанических исследований требуют знания внешней и внутренней структуры растительного объекта, особенностей его физиологических параметров, взаимоотношений со средой обитания на фоне индивидуального развития растения и эволюционного развития вида, часто в сравнении с другими особями и видами.

Специализация ботанических исследований, дробление науки на узкопрофессиональные разделы во многом объясняются огромным количеством накопленных сведений, усложняющимся методами исследований и в конечном счете невозможностью охватить направления исследований одним специалистом одного профиля. Наряду с дифференциацией ботаники, как и другим биологическим наукам, свойственно направление исследований на стыках различных наук, возникновение новых интегрированных, комплексных разделов (например, эволюционная морфология, экологическая анатомия, радиоботаника и др.).

В ботанике довольно прочно утвердилась идея изучения растения на качественно различных уровнях его организации. Это отражено в настоящем учебнике: вначале рассматривается клеточный уровень с отдельными элементами молекулярного уровня, затем тканевый, органнй и организменный. Изучение закономерностей целостного растительного организма увязывается с высшими уровнями организации живого — популяцией, видом, биоценозом и биосферой в целом.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БОТАНИКИ

Как и всякая наука, ботаника развивалась и развивается в процессе развития человека и расширения его запросов. Развитие ботаники нельзя отделить от общей истории человечества — развития и смены общественных формаций, культуры.

Человек рано осознал свою зависимость от растительного мира, поэтому первые практические знания о растениях относятся к древнейшему периоду развития человечества. Человек использовал растения для питания, изготовления одежды, в лечебных целях. С развитием общества, в процессе расширения его запросов накапливались знания: человек научился культивировать растения, выводить новые сорта, начал отбирать полезные для себя пищевые, лекарственные и технические растения. Первые датируемые сведения о растениях содержатся в письменных документах Древнего Востока.

Иероглифы гробниц Древнего Египта и раскопки в различных частях света указывают, что, например, лен выращивался на волокно в Египте, Аравии, Месопотамии за 5000—4000 лет до н. э., пшеница возделывалась в Древнем Египте за 4000 лет до н. э.

Изучению растений в древние времена способствовали работы лекарей, которые хорошо знали и использовали лекарственные травы. До наших дней дошло сочинение основоположника научной медицины древнегреческого врача Гиппократ (ок. 460—ок. 370 до н. э.), описавшего 236 видов лекарственных растений.

К числу первых известных нам естествоиспытателей, разработавших и установивших научный метод исследования в истории науки, относят Аристотеля (384—322 до н. э.) — величайшего мыслителя древности и его ученика Теофраста (372—287 до н. э.) — «отца ботаники», как называют его с давних пор. Теофраст описал свыше 500 растений, сделав попытку их классификации. В трудах «Исследования о растениях» (9 книг), «О причинах растений» (6 книг) ученый дает сведения о строении растений Древней Греции и тропиков (смоковница, бамбук, банан, пальмы, лимон, мимоза, хлопчатник, лотос, папирус и др.). Книги Теофраста в течение многих веков были непревзойденными ботаническими руководствами. Как и многие ученые того времени, Теофраст изучал растения прежде всего с практической точки зрения. Описания растений он дает в следующем порядке: роль растения в жизни человека, технические приемы обработки веществ растительного происхождения, действия лекарственных растений на человека и т. д. Описание растений Теофраст увязывает со средой их обитания, географическим распространением, климатическими условиями обитания и с другими экологическими данными.

Оценивая историческую роль древнегреческих философов в развитии человечества, К. Маркс подчеркивал: «Греки навсегда останутся нашими учителями».

Первый учебник ботаники написал в Древнем Риме Плиний Старший (23—79 н. э.). Его труд «Естественная история» (37 книг) — сохранился до наших дней и представляет собой энциклопедию всевозможных знаний о природе, накопленных античной наукой. В «Естественной истории» отражены представления древнегреческих и римских ученых о мироздании, приведены сведения по астрономии, метеорологии, географии, антропологии, зоологии, ботанике (детальное описание сельскохозяйственных, лекарственных, декоративных и других растений), сельскому и лесному хозяйству, медицине, минералогии и др. Погиб Плиний при извержении Везувия» оставив описание страшного и еще невиданного явления природы.

Большой вклад в развитие ботанической науки внесли Diosкорид, Гален и другие античные ученые. Имена их увековечены в названиях растений: аристолехия, теофраста, диоскория и др. Первые труды по ботанике были написаны на греческом и латинском языках, поэтому многие

термины, используемые в наши дни, имеют латинское и греческое происхождение.

Развитие ботаники шло параллельно с развитием других наук. Однако в течение примерно 1500 лет, со времен Теофраста и Плиния Старшего, накопление знаний о растениях шло преимущественно в странах Азии. Большую ценность в свое время представляло сочинение «Медицинский канон», написанное таджикским ученым Ибн Синой (ок. 980—1037). Этот труд является своеобразной энциклопедией медицины, в нем описано большое количество лекарственных растений.

В эпоху средневековья (кон. 5 — сер. 17 в.) науки находились под опекой церкви. Из учения Аристотеля, Платона было взято и всячески поддерживалось церковью все идеалистическое, теологическое (о сотворении Вселенной, о целесообразности мира и т. д.). Отцы церкви (апостол Павел, Аврелий Августин и др.) выступали против научного познания явлений природы. Для борьбы с «ересями» в 13-в. католической церковью была создана инквизиция, задержавшая развитие науки на многие сотни лет.

Однако и в эпоху средневековья накапливались научные сведения. По словам Ф. Энгельса, средневековье не было перерывом в историческом развитии, в этот период возникли силы, которые в дальнейшем становились источником возрождения науки и культуры.

В 15 в., в эпоху Возрождения, в развитии ботаники произошел решительный перелом. Капитализм, зародившийся в недрах феодализма, потребовал более полного изучения природы, развития торговли, новых рынков.

К концу средневековья исключительно роль в развитии ботаники сыграли географические открытия европейцами Америки, Австралии, Центральной Африки, Индии, различных океанских островов.

Во вновь открытых странах европейцы знакомились с новыми растениями. Многие из них — кукуруза, каргофель, подсолнечник, табак, арбуз, некоторые лекарственные растения — были ввезены в Европу и стали широко возделываться. В 16 в. для описания и зарисовок растений, привезенных из новых стран, появились (а вскоре стали печататься) «травники». Однако сведения, помещаемые в «травниках», не давали ясного представления о растениях. Для более детального знакомства с различными растениями, особенно иноземными, естествоиспытатели создавали «сухие сады», или гербарии растений. В дальнейшем многообразные «пришельцы» возделывались на специально отведенных участках — в первых организованных ботанических садах. Многие ботанические сады создавались на базе так называемых аптекарских огородов, монастырских садов, в которых выращивали главным образом лекарственные и ароматические растения. Первый такой сад был заложен в Италии в 1309 г., затем в Венеции в 1333 г. В России первый ботанический сад появился в Москве в 1707 г. с целью выращивать лекарственные растения. Как уже говорилось, в 1714 г. по указу Петра I организован

«аптекарский огород» при Академии наук в Петербурге. Позднее ботанические сады возникли и в других городах: в Ялте (Никитский ботанический сад, 1812), в Тифлисе (1845), в Бауми (1912). В настоящее время их насчитывается свыше 125. Современные ботанические сады становятся местом сохранения генофонда дикой флоры земного шара, их коллекции имеют природоохранное значение. В ботанических садах ведутся научные исследования по проблеме «Интродукция и акклиматизация растений».

Введение в культуру многочисленных «пришельцев», накопление огромных коллекций растений, выращиваемых для практических целей, требовали детального знакомства с растениями. В эти времена огромного расцвета достигает описательная морфология.

Возрождение и развитие естествознания в 15—17 вв. связано с возникновением экспериментального метода, опытного исследования природы. Гениальный мыслитель эпохи Возрождения Леонардо да Винчи (1452—1519) писал: «Отдавая неугасимой жажде знаний, я мечтаю постигнуть происхождение многочисленных созданий природы... Познание вырастает из простого и чистого опыта: опыт — учитель, природа — подлинный объект философии и науки; сама природа должна научить человека действовать». Он выступал за единство науки и практики: «Изучай сперва науку, а затем уже берись за практику, которая вытекает из этой науки».

Во всех областях науки начинаются исследования, которые приводят ко все более глубокому познанию природы. «Главная работа в начавшемся теперь первом периоде развития естествознания заключалась в том, чтобы справиться с имевшимся налицо материалом. В большинстве областей приходилось начинать с самых азов» (Маркс К, Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 347).

В биологии возникают и развиваются физиология, анатомия, систематика. Начало экспериментального изучения функциональной деятельности растений было положено опытами Яна ван Гельмонта (1579—1644) по питанию растений. Пытаясь установить, откуда растения берут вещества для построения своего тела, ученый взвесил массу земли и опытного растения (ивы) в начале и в конце эксперимента, а также массу воды, израсходованной для полива. Результаты его исследований легли в основу так называемой водной теории питания растений. Однако он не учел усвоения растением углерода из углекислого газа воздуха (обмен веществ, воздушное питание растений науке еще не были известны). Тем не менее, несмотря на ошибочность «водной теории», жизнь растений стала исследоваться как процесс, происходящий только под влиянием материальных сил, это наносило удар по религиозно-идеалистическому мировоззрению. Опыт Я. ван Гельмонта — первый в истории ботаники эксперимент с использованием весов.

В 17 в. началось изучение внутреннего мира растений. Первое исследование принадлежит выдающемуся английскому ученому — физику,

астроному, геологу и биологу Роберту Гуку (1635—1703). Гук переконструировал первый микроскоп Галилея, значительно его усовершенствовал (рис. 12) и применил к изучению различных мелких предметов, в том числе и частей рас-



рис. 12. Микроскоп Роберта Гука

тений. Изучая под микроскопом тонкий срез пробки, Р. Гук установил, что вся она пронизана отверстиями, или порами, которые были названы им «cellula» — клетка.

В классическом труде «Микрография, или физиологическое описание мельчайших тел, исследованных с помощью увеличительных стекол» (1665) Р. Гук описал клетки бузины, укропа, моркови и других растений, впервые установив широкое распространение клеточного строения растений.

Открытие Р. Гука определило направление дальнейших исследований в ботанике. Уже в 1671 г. в Лондонское Королевское общество поступили два доклада о микроскопическом строении растений. Это были исследования итальянца Марчелло Мальпиги (1628—1694) и англичанина Неемия Грю (1641—1712). Оба исследователя независимо друг от друга изучили большое количество объектов и дали изумительные по точности описания рисунки (рис. 13). Любопытно, что их сочинения носят одинаковое заглавие «Анатомия растений». Они положили начало этой науке. Мальпиги в то же время поставил несколько опытов с кольцеванием стеблей, пытаясь выяснить пути передвижения веществ, и установил, что вещества передвигаются в двух направлениях.

Более точное описание передвижения веществ в растениях на основании классических экспериментов дал англичанин С. Гейлс (1677—1761). Его по праву считают основателем экспериментальной физиологии растений. В конце 18 в. после уяснения механизма фотосинтеза физиология растений оформляется как наука.



Марчелло Мальпиги

Однако вплоть до 19 в. основным направлением исследований в ботанике была систематика. Вследствие мысленного расчленения природы на ее отдельные обособленные области у многих естествоиспытателей и философов того времени сложилось ложное представление, будто природа — это совокупность отдельных, не связанных между собой неизменных предметов и явлений. Поэтому и анализ — мысленное расчленение предметов и явлений — считался конечной целью изучения природы. Вещи и явления рассматривались как созданные богом в законченном виде, отрицалось какое-либо поступательное развитие. Этот этап развития естествознания Ф. Энгельс определяет как *метафизический период* (греч. *meta* — за, после; после физики). Это термин, которым ученики Аристотеля называли записи его рассуждений об умозрительно постигаемых началах

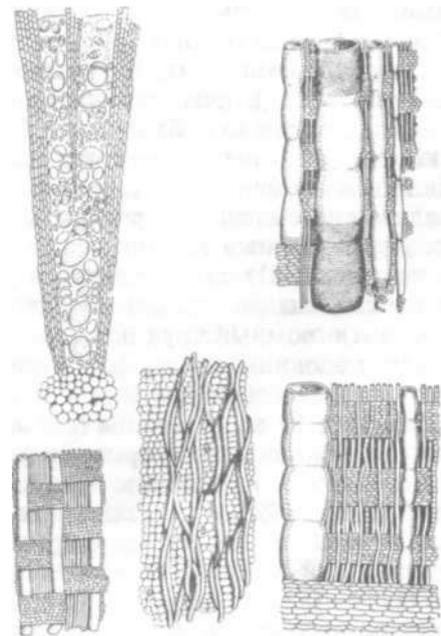


рис. 13. Рисунки М. Мальпиги срезов различных тканей из книги «Анатомия растений»

бытия. Впоследствии под метафизикой стали понимать недиалектический подход к действительности.

Вместе с тем, как указывает Ф. Энгельс, такой подход «имел в свое время великое историческое оправдание. Надо было исследовать предметы до того, как приступить к исследованию процессов. Надо сначала знать, что такое данный предмет, чтобы можно было заняться теми изменениями, которые с ним происходят» {Маркс К, Энгельс Ф. Избр. соч. М., 1987. Т. 6. С. 314}.

Таким образом, биология в рассматриваемый период носила в основном описательный характер.

В конце 18 — начале 19 в. благодаря успехам естествознания были пробиты, по образному выражению Ф. Энгельса, бреши в метафизике. Они возникли благодаря открытиям в астрономии, геологии, органической химии, в результате открытия клетки и применения сравнительного метода в анатомии, эмбриологии и биогеографии.

Систематика и описательная морфология 18 в. достигли наивысшего расцвета в трудах шведского ботаника Карла Линнея (1707—1778). Значение Линнея и его «реформы» в ботанике неопределимы. В 1735 г. вышел его главный труд «Система-Прагматика», где впервые были классифицированы три выделяемых ученым царства: растения, животные и минералы.

В основу классификации высших растений («половой» системы Линнея) были положены число, размер и расположение тычинок и пестиков, а также одно-, дву- или многодомность растений. Линней уточнил технику описания растений, впервые виды получили четкие характеристики и названия.

Одна из главных заслуг Линнея в том, что он ввел в употребление так называемую *бинарную номенклатуру*, по которой каждый вид растения (и животного) обозначался двумя латинскими названиями — родовым и видовым. Он установил четкое соподчинение между систематическими категориями: классом, семейством, родом, видом. Однако классификация Линнея была искусственной, так как основывалась на небольшом числе произвольно взятых признаков и, как правило, не отражала родства между близкими формами. Почти всю жизнь Линней считал, что число видов постоянно со времени их сотворения, и полагал, что задача систематики — раскрыть порядок в природе, установленный творцом.

И все же огромная заслуга ученого в том, что созданная им система растительного и животного мира завершила огромный труд ботаников и зоологов первой половины 18 в., накопивших огромный материал.

На рубеже 18 и 19 вв. отмечены попытки ученых осмыслить общие закономерности формирования растительных организмов. Так, в 1790 г. К. Ф. Вольф (1734—1794) описал процесс дифференциации верхушки побега и формирование органов. Немецкий поэт и естествоиспытатель И. В. Гёте (1749—1832) создал учение о метаморфозе растительных органов, положив начало новой дисциплине — теоретической морфологии растений.

Серьезными успехами ботаники был отмечен 19 в. В области морфологии растений появление новых направлений наряду со сравнительно-морфологическими исследованиями связано с именами А. Н. Бекетова (1825—1902) в России и В. Гофмейстера (1824—1877) в Германии, изложивших в своих трудах физиологические (экспериментальные) и эволюционные аспекты развития науки.

Задачей морфологии растений А. Н. Бекетов считал открытие причин того или иного строения растительных форм, выяснение закономерностей их возникновения. Причины, определяющие строение растений, он видел в изменяющихся условиях внешней среды, что было изложено им в «Курсе ботаники» (1862). В основу морфологии растений им положена материалистическая идея *единства формы и функции у растений*.

В труде В. Гофмейстера «Общая морфология растений», (1868) форма растения, расположение и развитие его частей рассматриваются также в зависимости от внешних условий — силы тяжести, условий освещения и физиологических функций.

Во второй половине 19 в. продолжались исследования онтогенеза листа (В. Гофмейстер), изучался процесс развития листовой пластинки (А. Эйхлер, Ю. Сакс), установлены типы ветвления побега — дихотомическое и боковое. Изучалась морфология соцветия (Л. Челаковский, 1834—1902), цветка (А. Эйхлер, 1839—1887).

В анатомии растений со второй половины 19 в. наряду со старыми, описательным и сравнительным, возникли новые направления — физиологическое и эволюционное. В развитии сравнительной анатомии растений важное значение имеют работы немецкого ботаника А. де Бари (1831—1888), который создал морфологическую классификацию тканей растений, основанную на истории развития: эпидерма, пробка, паренхима, склеренхима, трахеи, ситовидные трубки, межклеточные пространства.

Физиологическое направление в анатомии растений развивали Ю. Сакс (1832—1897), составивший первую физиологическую классификацию тканей; С. Швенденер (1829—1919), создавший учение о механических тканях и их распределении в органах растений; Г. Габерландт (1854—1945), изложивший в труде «Физиологическая анатомия растения» (1884) классификацию тканей растений, построенную на их функции.

В 20 в. в анатомии растений выделилось *экологическое направление*: изучались основные органы растения в зависимости от условий освещения, влажности, температуры, элементов питания (Б. Губер, р. 1899; В. Н. Любименко, 1873—1937; В. Р. Заленский, 1875—1923). Цитологические методы исследования впервые были использованы в анатомии растений Э. Страсбургером (1844—1912).

Эволюционное направление в анатомии растений связано с исследованиями французского ботаника Ф. ван Тигема (1839—1914), предложившего учение о принципах строения осевого цилиндра высших растений — стеллярную теорию. Учение о стеле связывает развитие анатомической

структуры органов у высших растений в онтогенезе и филогенезе с формообразованием различных типов центрального цилиндра. Стеллярная теория получила широкое развитие в трудах учеников Ф. ван Тигема и других ботаников, создав основу для нового понимания филогенетического развития структуры оси растения.

Исследования ученых 19 в. привели в конечном счете к оформлению или возникновению целого ряда новых разделов ботаники — анатомии и физиологии растений, эмбриологии, геоботаники, были серьезно изучены многие низшие растения — водоросли, лишайники, грибы и т. д. Именно в 19 в. сформировались основные направления ботаники, был накоплен огромный фактический материал во всех разделах.

Выдающимся достижением 19 в. явилось создание на основе накопленного фактического материала обобщающих теорий, главным образом теории клеточного строения организмов и теории эволюционного развития. Утверждение в науке этих теорий нанесло серьезный удар метафизическому мышлению и способствовало развитию диалектического понимания сущности процессов и явлений, происходящих в природе. По выражению Ф. Энгельса, в 19 в. естествознание «стало в сущности *упорядочивающей* наукой, наукой о процессах, о происхождении и развитии этих предметов и о связи, соединяющей эти процессы природы в одно великое целое» (*Маркс К, Энгельс Ф.* Избр. соч. М., 1987. Т. 6. С. 314).

Клеточная теория — логическое завершение изучения клетки. В 17 в. представления о клетке были примитивными и она не рассматривалась как структурная единица живых организмов. И хотя еще Р. Гук обратил внимание на содержимое клетки, назвав его «питательным соком», в науке утвердилось представление о клетке как пустой полости. И в 18 в. внутреннее содержимое ее продолжало отсутствовать для исследователей, хорошо известной оставалась лишь оболочка растительной клетки.

Только в начале 19 в. началось исследование содержимого клетки. В результате было установлено, что полость живой клетки заполнена «слизистым соком». Позднее Я. Пуркине (1787—1869) и Х. Моль (1805—1872) называют все содержимое клетки протоплазмой (греч. *photos* — первый и *plasma* — вылепленный, образованный). В 1831 г. Роберт Броун (1773—1858) при изучении клеток эпидермиса орхидных описывает ядро — важнейший и обязательный компонент клетки.

К 30-м годам 19 в. ученые имели уже конкретные представления о клетке, что позволило сделать ряд обобщающих положений. Предположение о том, что клетка является основой организации растений и животных, в различной форме было высказано многими учеными того времени (Ж. Б. Ламарк, 1809; П. Тюрпен, 1826; Х. Моль, 1831; П. Ф. Горяинов, 1834 и др.). Однако структурная организация тела растений и животных была еще не до конца объяснена, а представления о клетке так примитивны, что четко обосновать свои предположения исследователи не смогли.

Создателями клеточной теории считают немецких ученых — ботаника М. Шлейдена (1804—1881) и зоолога Т. Шванна (1810—1882), сформулировавших ее основные положения в 1838—1839 гг. В книге «Данные о развитии растений» (1838) М. Шлейден первым изложил наглядные доказательства клеточного строения растений и попытался объяснить роль ядра в возникновении самих клеток. Т. Шванн, используя собственные исследования, данные М. Шлейдена, Я. Пуркине и других ученых, в классическом труде «Микроскопические исследования о соответствии в структуре и росте животных и растений» (1839) обосновал общий принцип клеточного строения и роста тканевых структур живых организмов. Ему принадлежит заслуга оформления клеточной теории в соответствии с уровнем развития науки того времени.

Создание клеточной теории организмов оказало огромное влияние на развитие всего естествознания, хотя она не сразу была принята всеми биологами и вокруг нее вплоть до 20 в. велись острые дискуссии. Однако общие положения клеточной теории были величайшим достижением, так как раскрыли морфологическую основу единства всей живой природы, позволили обосновать общепризнанную концепцию жизненных явлений и укрепили идею эволюции. Ф. Энгельс считал клеточную теорию одним из трех великих открытий, обеспечивших прогресс естествознания в 19 в. Он писал: «...решающее значение имели здесь три великих открытия.

Первым из них было доказательство превращения энергии... Вторым — хотя по времени и более ранним — открытием является открытие Шванном и Шлейденом органической клетки как той единицы, из размножения и дифференциации которой возникают и вырастают все организмы... Третье великое открытие — теория развития, которая в систематическом виде впервые была разработана и обоснована Дарвином» (*Маркс К, Энгельс Ф.* Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 511-512).

В последние годы история создания клеточной теории критически переосмысливается. Так, Л. Н. Серавин* (С.-Петербургский университет) одним из основных создателей учения о клетке считает французского ученого А. Дютроше (1776—1847). Этот выдающийся и несправедливо забытый исследователь (зоолог, ботаник, физиолог) уже в первой книге (1824) сделал вывод о том, что все ткани животных и растений состоят из клеток. В работе 1837 г. он излагает следующее: «Природа имеет одинаковый план для внутренней структуры организованных растительных и животных существ».

В дальнейшем клеточная теория была распространена на все живые организмы, в том числе на одноклеточные, были сформированы представления о ядре и цитоплазме как о главных компонентах клетки, носителях жизни. В 1858 г. не-

Серавин Л. Н. Основные этапы развития клеточной теории и место клетки среди живых систем // Цитология. 1991. Т. 33. № 12. С. 3-27.

мецкий ученый Р. Вирхов (1821—1902) четко сформулировал принцип преемственности клеток путем их деления: «*omnis cellula e cellula*» (каждая клетка от клетки). К 70-м годам 20 в. благодаря совершенствованию микроскопа и техники приготовления микропрепаратов в работах исследователей появились наблюдения и описания митоза, показана преемственность в возникновении ядерных структур — хромосом (В. Гофмейстер, 1849; А. А. Ковалевский, 1871; И. Д. Чистяков, 1874; Э. Страсбургер, 1875). Оформилась важнейшая биологическая наука — цитология.

Все основные положения клеточной теории сохранили значение и сейчас. В современном виде клеточная теория содержит четыре основных постулата.

1. Клетка — наименьшая элементарная структурно-функциональная единица живого. Вне клетки жизни нет. Это характерно для эукариотических и прокариотических клеток, одноклеточных и многоклеточных организмов.

2. Клетки размножаются только путем деления исходной (родительской) клетки, чему предшествует процесс удвоения ее генетического материала. Любые другие пути возникновения клеток науке неизвестны.

3. Клетки растений и животных гомологичны друг другу по своим основным свойствам и строению. Это положение теории подразумевает, что такая гомология клеток определяется общностью их происхождения от общих предков.

Сходство разных клеток заключается в сходстве основных процессов жизнедеятельности, которые происходят в сходных у всех клеток органах. Различия же определяются *специализацией* в составе многоклеточного организма; у одноклеточных — их адаптацией к среде существования.

4. У многоклеточных эукариотических организмов возникновение специализированных клеток обусловлено тем, что в разных органах, в разных клетках функционируют разные гены. В то же время гены, обеспечивающие основные жизненные процессы клеток, их общий метаболизм, активны в любых клетках, что и определяет сходство их структурных и химических признаков.

В Россию первые «зрительные трубы» завезены еще во времена царя Алексея Михайловича, т. е. вскоре после их изобретения. Они использовались в армии. Первые микроскопы привез Петр I в 1698 г. При Академии наук в Петербурге была организована специальная мастерская для конструирования увеличительных приборов. Начиная с 1726 г. русские мастера (И. И. Беляев, И. П. Кулибин и др.) сконструировали собственные микроскопы в соответствии с лучшими образцами того времени. Судьба этих микроскопов печальна: для научной работы они не использовались и все погибли при пожаре академических мастерских.

Эволюционное учение, созданное английским натуралистом Ч. Дарвином и изложенное в книге «Происхождение видов путем естественного отбора» (1859), стремительно завоевало умы биологов 19 в., нанесло решающий удар по метафизике

и идеалистическому представлению о целесообразности в природе.

До Дарвина «целесообразность организации» живых существ объяснялась разумным планом творца, создавшего мир в законченном и совершенном виде. Ч. Дарвин впервые дал строго научную теорию развития живых организмов, показав, что виды животных и растений изменчивы. Существующие ныне виды произошли в процессе эволюции от других видов вследствие влияния трех неразрывно связанных между собой факторов — изменчивости, естественного отбора и наследственности. Наблюдаемая в живой природе целесообразность создавалась путем естественного отбора полезных для организма ненаправленных изменений.

Утверждение в биологии дарвинизма резко изменило характер и направление исследований, возникли научные школы, изучавшие объекты исследований с эволюционных позиций, — эволюционная сравнительная анатомия, эволюционная эмбриология, эволюционная палеонтология и др. В связи с этим ученым-ботаникам пришлось изменить характер исследований. Морфологи не только описывали организмы, но и пытались выяснить, какими путями и под влиянием каких факторов эти организмы исторически возникли и развились. Важнейшее значение приобрела палеоботаника, добывающая реальные факты непрерывного хода эволюции в виде ископаемых остатков вымерших звеньев эволюционного древа. Получили конкретное развитие две обобщающие биологические концепции, которые способствовали утверждению диалектических взглядов, всеобщей взаимосвязи в развитии живых существ.

К *первой биологической концепции* относится метод изучения истории индивидуального развития растения и его органов — *онтогенез*, который вообще является одним из основных и наиболее плодотворных методов морфологии. Значение этого метода особенно возросло в связи с созданием на основе теории Ч. Дарвина материалистического учения о закономерностях происхождения и эволюции живой природы. Э. Геккель (1834—1919) сформулировал биогенетический закон, устанавливающий связи между онто- и филогенезом.

Однако первые попытки изучения онтогенеза можно отметить значительно раньше. В конце 17 в. немецкий ботаник Р. Камерариус (1665—1721) впервые экспериментально доказал наличие пола у растений (1694), обосновал роль цветков как органов размножения. Затем в 18 в. адъюнкт ботаники Петербургской АН и заведующий Ботаническим садом академии Й. Кельрейтер (1733—1806) установил скрещиваемость разновидностей одного вида и получил первый межвидовой гибрид табака (1760). Изучая биологию цветка, впервые описал опыление с помощью насекомых, выяснил роль нектара. В 19 в. благодаря микроскопической технике были углублены исследования онтогенеза на примере значительно большего количества объектов. Здесь следует отметить работы В. Гофмейстера, подробно описавшего в 1849 г.

развитие семязачатка и зародышевого мешка, а также процессы оплодотворения и образования зародыша более чем у 40 видов покрытосеменных. В 1851 г. он изучил циклы развития у архегонийных растений (от моховидных до папоротниковидных и хвойных), выявил родственные связи между споровыми и семенными растениями. Итальянский ботаник Д. Ж. Амичи (1786—1863) первым обнаружил у высших растений пыльцевую трубку (1823), проследил ее образование и рост внутри столбика. Наблюдал вхождение пыльцевой трубки через микропиле в семязачаток. Основатель московской школы ботаников-морфологов И. Н. Горожанкин (1848—1904) впервые описал половой процесс у хвойных (1880), установил, что оплодотворение происходит путем слияния образующейся в пыльцевой трубке клетки-спермия с женским ядром яйцеклетки. Наблюдал в 1883 г. выход клетки-спермия через отверстие пыльцевой трубки. В конце 19 в. С. Г. Навашин (1857—1930), создатель отечественной школы цитологов и эмбриологов растений, открыл двойное оплодотворение у покрытосеменных растений (1898).

Второй общебиологической концепцией, получившей серьезное развитие в 19 в., была идея взаимосвязи растений с окружающей средой. География растений, фитоценология и экология — эти тесно связанные между собой науки, возникли и развились в 19 в.

Создателем фитоценологии (геоботаники) в мировой науке можно считать А. Гумбольдта (1769—1859). В 30-томном труде, обобщающем многочисленные путешествия ученого, даны описания природных ресурсов, географии, климата, животного и растительного мира, сравнительной анатомической структуры. Он впервые попытался установить ботанико-географические области. С развитием фитоценологии связаны работы многих исследователей: С. И. Коржинского (1861—1900), А. Н. Краснова (1862-1914), А. Я. Гордягина (1865-1932), Г. Ф. Морозова (1867-1920), В. В. Алехина (1882-1946). В. В. Докучаев (1846—1903) и его ученики разработали учение о горизонтальной (широтной) и вертикальной (естественноисторической) зональности, на основании чего выделили семь мировых природных зон. К концу 19 в. основные положения концепции «растение и среда» были определены.

Во второй половине 19 в. многие ученые пытались умозрительно решить загадку наследственности, раскрыть ее механизм. Но только Г. Менделю удалось установить закономерности наследования (1865). Так были заложены основы генетики, которая выделилась в 20 в. в самостоятельную науку.

В конце 19 в. были открыты митоз (в 1874 г. И. Д. Чистяков и Э. Страсбургер описали его независимо друг от друга) и мейоз (Э. Страсбургер). Важнейшее значение имело открытие в конце 1892 г. вирусов русским ученым Д. И. Ивановским. Двадцатый век ознаменовался серьезными успехами биологических знаний, относительным и абсолютным возрастанием роли биологии среди других отраслей естествознания.

Достижения биологии 20 в., определившие ее превращение из науки описательной в науку экспериментальную, связаны с успехом физики, химии, математики, техники, с созданием электронного микроскопа (1940). Ботаника 20 в., восприняв богатейшее наследие предыдущих столетий, достигла значительных успехов на основе дифференциации ботанических исследований, углубленного изучения специализированных разделов и в то же время на основе интеграции с другими естественными науками в решении общих задач, выявлении общих закономерностей. В результате возникли новые отрасли экспериментальной ботаники, которые не существовали или только зарождались в 19 в. Это генетика, молекулярная биология, вирусология, биология развития и другие, в рамках которых возникли отдельные дисциплины, области и направления исследований, претендующие на автономные научные дисциплины. Ботаника в 20 в. выделила из своей среды множество самостоятельных наук, во многих из которых она, как правило, является изначальной слагающей (все исследования начинаются обычно со знакомства с морфоанатомической структурой объекта).

Наиболее важные открытия 20 в. сделаны в области молекулярной биологии. За 30—35 лет ее существования выяснены структура и механизм биологических функций молекул ДНК (Дж. Уотсон и Ф. Крик, 1953), всех типов РНК и рибосом; расшифрован генетический код и доказана его универсальность, произведен химический, а затем и биологический (ферментативный) синтез гена; обнаружены два принципа воспроизведения молекулярных и надмолекулярных структур — редупликация (у ДНК) и «самосборка» (у ферментов, рибосом, хромосом и т. д.); расшифрована последовательность расположения аминокислот более чем в 200 белках, выяснены их вторичная структура и способ укладки полипептидных нитей в молекуле (третичная и четвертичная структура); доказана нуклеопротеидная структура хромосом, вирусов и фагов; расшифровано молекулярное строение хлорофилла; установлено биохимическое единство основных процессов жизнедеятельности почти во всем органическом мире.

Перечень этих открытий, который можно продолжить, свидетельствует о крутом подъеме биологии во второй половине 20 в. Важным общим итогом развития молекулярной биологии явилось то, что наше понимание совокупности жизненных явлений как двуединого процесса обмена веществ — экзо- и эндотермического — неизмеримо углубилось благодаря исследованиям потока информации, пронизывающего собой все уровни биологической организации.

Составляя фундамент жизни, обмен веществ и поток информации служат наиболее общей основой единства биологических наук.

Существенное развитие в 20 в. получили исследования фотосинтеза школой физиологов, созданной К. А. Тимирязевым. В эту школу входили В. Н. Любименко, Н. А. Максимов (1880—1952), М. С. Цвет (1872-1919), Т. Н. Годнее (1893-1982) и др.

Для ботанических исследований характерно дальнейшее углубление эволюционного подхода. В начале 20 в. английский ученый Ф. Бауэр разработал учение о спорофите как факторе приспособления к наземному существованию. Ф. Бауэр по-новому взглянул на морфологическую природу листа и стебля, предположив, что оба эти органа произошли параллельно и независимо друг от друга из первоначально недифференцированной системы ветвей.

В центре внимания морфологов начала 20 в. была проблема природы и происхождения цветка.

В области анатомии растений важную роль сыграла принятая почти повсеместно теория тунки и корпуса А. Шмидта (1924), объясняющая динамику развития тканей и органов высших растений из недифференцированной меристемы.

В различных странах начинают работать научные школы анатомов-морфологов. В США Э. Джеффри и его последователи развили учение Ф. ван Тигема о стели. Американская школа анатомов-морфологов в 20—30-е годы 20 в. заложила основы для применения в анатомии растений корреляционно-статистического метода и предложила морфологическую схему эволюции сосудов из трахеид, схему эволюции ситовидных трубок флоэмы (Л. Мак-Даниэль, К. Эсау).

Созданные в Германии еще Г. Габерландтом и С. Швенденером, ботанические школы продолжали серьезные исследования в области так называемой систематической анатомии, в изучении связей между анатомической структурой и функцией растительных организмов.

В России В. Р. Заленский установил зависимость анатомического строения листьев от места их расположения на стебле, обосновал применение количественного метода в анатомии растений. Наряду с исследованиями С. П. Костычева (1877—1931) его работы положили начало экологической физиологии растений. Фундаментальные исследования в области анатомии вегетативных органов, а позднее анатомии плодов и семян принадлежат В. Г. Александрову (1887—1964) и его школам в Тбилиси и Ленинграде, разработавшим основные принципы физиологической анатомии, использования анатомических признаков в филогенетической систематике, генетике и селекции.

Исследования А. А. Яценко-Хмелевского, посвященные сравнительно-эволюционной, а позднее экологической анатомии, помогли в 40—60-х годах обосновать систему высших растений А. Л. Тахтаджяна (р. 1910), получившую широкое признание.

В этот период появляется ряд обзорных материалов, итоговых сводок по крупным таксонам. В 1950—1960 гг., например, в Оксфорде вышли монументальные сводки К. Р. Меткафа по анатомии двудольных и однодольных растений, в которых рассматриваются связи анатомии растений с филогенией.

В 40—50-е годы в СССР плодотворно работал К. И. Мейер (1881—1965), изучавший вопросы эволюционной анатомии, морфологии и морфогении растений. Его исследования касаются во-

просов происхождения наземной флоры, а также листостебельного побега. К. И. Мейер учитывал влияние как внешних факторов (например, эволюция покровных тканей в связи с защитой от высыхания), так и внутренних (например, приспособление растения к гигантизму, развитие механической ткани и проводящих элементов). В 40-е годы закономерности развития и строения сосудистого аппарата высших растений были обобщены О. Н. Радкевич, а вопросы «фитомеханики» — В. Ф. Раздорским (1883—1955) в монографии «Архитектоника растений» (1955).

В начале 20 в. внимание ботаников-морфологов вновь было привлечено к проблеме построения жизненных форм растений. В зависимости от выбора критериев предлагали свои классификации А. Гумбольдт, Р. Хульг, К. Раункиер. Система датского ботаника К. Раункиера легла в основу многих современных классификаций жизненных форм (М. В. Селянинова-Корчагина, Х. В. Станюкевич).

В СССР разносторонние исследования жизненных форм растений провели А. А. Уранов и его школа.

И. Г. Серебряков (1914—1969) обобщил сведения о жизненных формах цветковых и хвойных растений в монографии «Экологическая морфология растений» (1962). Он накопил обширные данные по морфологии семян и проростков, ветвлению побегов, морфогенезу корневых систем, получившие дальнейшее развитие в исследованиях Т. И. Серебряковой (1986).

Современные проблемы эволюционной морфологии растений представил в монографии «Филогения и морфогенез» (1952) английский ботаник К. Уордло. Автор подчеркивает необходимость постоянного сотрудничества морфологии и физиологии и уделяет особое внимание механизмам регуляции роста.

В области морфогенеза и эволюционной классификации плодов плодотворно работали ботаники М. Э. Кирпичников, Р. Е. Левина и др. Профессор Московского университета Н. Н. Каден с сотрудниками провели многочисленные исследования, посвященные морфологии цветка и плода покрытосеменных. Была поставлена задача создания карпологической системы, которая отвечала бы современному состоянию эволюционной систематики и морфологии растений.

Кроме того, ботаники 20 в. изучают вопросы листорасположения (филлотаксиса): выясняются значение левой и правой закрученности листовой спирали, природа их стимула в онтогенезе (Л. Плантефоль и др.).

Для большинства морфологов 20 в., как зарубежных (Э. Спиннота, Дж. Стеббинс, А. Сассекс, Э. Каттяр, Р. Гаррисон), так и отечественных, характерен эволюционный подход, хотя в понимании роли естественного отбора и механизмов приспособительной эволюции авторы нередко расходятся.

Единственное значительное исключение представляет так называемая *типологическая школа* ботаников, наиболее верным представителем которой является западногерманский ботаник

В. Троль (р. 1897). Он предлагает вернуться к доэволюционной морфологии.

К типологической школе близко стоят исследования английского морфолога А. Арбер, опубликовавшей в 30—50-х годах цикл работ по морфологии вегетативных органов и цветков различных групп растений («Естественная философия растительной формы», 1950 и др.).

Важнейшие современные морфоанатомические направления: дальнейшее развитие сравнительной морфологии растений (В. Троль и его школа, 1935—1969); решение проблем морфологической эволюции цветковых растений (А. Л. Тахтаджян, 1940—1980; Дж. Стеббинс, 1967, 1974 и др.); разработка теории происхождения и эволюции цветка и соцветий; выявление принципиальных отличий морфологии однодольных и двудольных. Активно развивается учение о жизненных формах и об основных закономерностях морфогенеза. Ботаники продолжают изучать растения в различных условиях обитания. Большие успехи достигнуты в изучении отдельных групп растений — водорослей, мхов, лишайников. Наиболее существенное значение из методов приобретают электронная сканирующая микроскопия, а из подходов — эволюционный и типологический.

Серьезный вклад в развитие основных направлений внесли отечественные ботаники, начавшие работу на рубеже 19 и 20 вв., но в полную меру развернувшие свою деятельность в СССР. Многие из них упоминались выше. Следует вспомнить также В. Л. Комарова (1869—1945), И. П. Бородин (1847—1930), Д. Н. Прянишников (1865—1948), В. И. Палладина (1859—1922), Л. И. Курсанова (1877—1954), П. М. Жуковского (1888—1975), М. И. Голенкина (1864—1941) и др.

В 20 в. серьезно изменились структурные основы науки. Она перестала быть делом отдельных личностей и развивается на основе широкого сотрудничества ученых в интересах государства, которое создает и финансирует научные коллективы, организованные в научно-исследовательские учреждения.

Век атома и космических исследований дальнейшее развитие науки невозможно без объединения усилий ученых всего мира. Наука становится интернациональной, деятельность международных научных организаций влияет не только на развитие и прогресс науки в мире, но и на развитие международных отношений в целом. Государственная политика в области развития науки становится неотъемлемой частью внешней и внутренней политики той или иной страны. Международные биологические программы («Человек и биосфера*» и др.) играют огромное значение в развитии сотрудничества и координации биологических исследований. Одной из важных форм международного сотрудничества ботаников являются планомерно созываемые международные конгрессы. На первое место в ботанических исследованиях вышли проблемы биосферной роли растительного покрова, его охраны как компонента биосферы, сохранения, рационального использования и преобразования

генофонда растительного мира. Теоретической основой для этих исследований служат работы В. И. Вернадского, создавшего учение о биосфере Земли, и В. Н. Сукачева, который заложил основы представлений о биогеоценозах.

Возросла роль ботаники в разработке мер для повышения и оптимизации продуктивности диких и культурных растений. Одновременно развиваются прикладные отрасли ботаники, которые служат биологической основой растениеводства, лесного хозяйства, зеленого строительства, ряда отраслей промышленности. Основой этих направлений являются работы Н. И. Вавилова и его многочисленных учеников по изучению мировых центров происхождения культурных растений и созданной коллекции мирового растительного генофонда в Институте растениеводства Санкт-Петербурга.

Первые ботанические исследования связаны с деятельностью Академии наук России, основанной в 1725 г. (И. Г. Гмелин, 1709—1755; П. С. Паллас; И. Кёльрейтер; С. П. Крашениников, 1711—1755; В. Ф. Зуев, 1754—1794; И. И. Лепехин, 1740—1802).

Большое влияние на развитие естественной науки оказали университеты и другие высшие учебные заведения, которые постепенно становятся ботаническими научными центрами.

В 1755 г. основан Московский университет, в котором И. Н. Горожанкин создал школу сравнительно-морфологического направления. Среди его учеников В. И. Беляев, М. И. Голенкин, Л. И. Курсанов, В. В. Миллер, К. И. Мейер. В 1802 г. открывается университет в Тарту, в 1804 г. — в Харькове (школа ботаников-альгологов В. М. Арнольди, 1871—1924; А. А. Коршиков, Д. О. Свиренко, Л. И. Волков, Н. В. Морозова-Водяницкая и др.) и Казани (школа А. Я. Гордягина: Н. А. Буш, Б. А. Келлер, В. И. Талиев, В. И. Баранов, В. Р. Заленский); в 1819 — в Петербурге (школа «отца русской ботаники» А. Н. Бекетова. Среди его учеников — К. А. Тимирязев, А. Н. Краснов, В. Л. Комаров; школа по физиологии растений А. С. Фамшцына, 1835—1918: И. П. Бородин, О. В. Баранецкий, Д. И. Ивановский; школа по физиологии растений В. И. Палладина, 1859—1922: В. Г. Александров, Н. А. Максимов, Н. П. Иванов, Д. А. Сабинин и др.); в 1834 — в Киеве (школа С. Г. Навашина: Г. А. Левитский, В. И. Фаворский, Л. Н. Делоне, М. С. Навашин и др.), в 1865 — в Одессе; в 1888 г. — в Томске (школа П. Н. Крылова, 1850—1931: Б. К. Шишкин, Л. А. Уткина, Г. М. Сумневич и др.). В Москве в 1861 г. была открыта Петровская (ныне Тимирязевская) сельскохозяйственная академия (школа К. А. Тимирязева в академии и Московском университете: В. И. Палладин, Д. Н. Прянишников, В. С. Буткевич, Ф. Н. Крашениников, Л. А. Иванов, Н. В. Цингер и др.).

В настоящее время исследования по ботанике ведутся во многих научных центрах: академиях наук, отраслевых научно-исследовательских институтах, университетах, педагогических институтах, сельскохозяйственных и лесных институтах, заповедниках, заказниках и ботанических садах.

Важную роль в объединении усилий, популяризации ботанических исследований играют добровольные научные общества: общество испытателей природы (ОИП), созданное в 1805 г., географическое общество (основанное в 1845 г.), ботаническое общество (существует с 1916 г.) и др.

Развитие ботаники в СНГ прямо пропорционально отражено в количестве издаваемых журналов: «Ботанический журнал», «Украинский ботанический журнал», «Цитология», «Генетика», «Физиология растений», «Экология», «Сельскохозяйственная биология», «Микробиология», «Вирусология», «Растительные ресурсы», «Известия АН», «Доклады высшей школы», многочисленные «Бюллетени», «Труды», «Ученые записки» университетов, пединститутов, научных учреждений, брошюры серии «Знание» (новое в жизни, науке, технике, серия «Биология»).

Издан ряд обобщающих, обзорных материалов по ботанике, и прежде всего Жизнь растений: В 6 т. (1974-1982); Красная книга СССР (1984); Чырвоная кніга Беларусі (1992); А. В. Смирнов. Мир растений; Ал. А. Федоров и др. Атлас по описательной морфологии высших растений: В 4 т. — Лист. Соцветие. Цветок. Плод (1956—1979); Сравнительная анатомия семян / Под ред. А. Л. Тахтаджяна (1985); А. А. Никитин, И. А. Панкова. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений (1982); П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. Современная ботаника (1990) и др. (см. список литературы). Впервые изданы Биологический энциклопедический словарь (под ред. М. С. Гилярова. М., 1986), библиографический справочник «Биологи» (1984).

ИСТОРИЯ БОТАНИЧЕСКОЙ НАУКИ В БЕЛАРУСИ

В истории изучения растительного покрова Беларуси от первых отрывочных ботанических сведений до серьезных комплексных исследований в наши дни можно выделить несколько периодов (В. И. Парфенов, 1978).

Ранние флористические исследования (до 1873 г.). Первые сведения, касающиеся изучения флоры республики, попутно с изучением флоры других областей, относятся к концу 18 в. В 1773 г. академик С.-Петербургской АН И. И. Лепехин обследовал Беларусь и Прибалтику, положив начало специальным ботаническим экспедициям. В начале 19 в. чл.-корр. Петербургской АН В. Г. Бессер (1784—1842) составил наиболее полные списки растений Юго-Западного края России (в том числе и Беларуси) и создал гербарные коллекции, включающие сборы растений из окрестностей Минска, Слуцка, Мозыря. Этот первый гербарий растений Беларуси до сих пор хранится в Институте ботаники АН Украины.

И. Юндзилл на основании работ 1791 и 1811 гг. опубликовал обобщающую флористическую монографию с описаниями всех известных

тогда растений Литвы, Вольны, Украины и Беларуси. Несколько позже А. Ф. К. Фишер издал монографию, в которой описано 572 вида цветковых растений окрестностей Слуцка. В 1842—1853 гг. К. Ф. Ледебур (1785-1851) - автор первой критической сводки по флоре сосудистых растений России — подвел итог всем ботаническим исследованиям и дополнил флору Минской губернии новыми видами.

В последующие годы исследования флоры Беларуси проводились разрозненно, по отдельным губерниям: Минской и Могилевской (Э. Линдеман), Могилевской (К. Головский, Р. Пабо). В 1883 г. В. В. Пашкевич (1857—1939) опубликовал «Очерк флоры цветковых растений Минской губернии», в котором, обобщив собственные наблюдения и данные предшествующих экспедиций, описал 958 видов.

Ботанические исследования в первоначальный период освоения Полесья (1873—1917 гг.). В 1873—1899 гг. на Полесье работала западная экспедиция по осушению болот под руководством И. И. Жилинского. В этот период проводились фрагментарные флористические изучения отдельных районов Полесья (Р. Собкевич, Г. Бельке, В. Совинский). Чл.-корр. Петербургской АН И. Ф. Шмальгаузен (1849—1894), изучавший флору Юго-Западного края России, опубликовал в 1886 г. монографию, где дал сведения о флоре Южного Полесья. Первые картографические материалы произрастания целого ряда растений Польши, Северо-Западной Украины, Беларуси даны в работах К. Лапчинского. Гербарные сборы, подготовку и публикацию списков распространенных и редких растений Полесья проводила М. Твардовская.

В 1905 г. в монографии «Россия» П. П. Семенов-Тянь-Шанский (1827—1914) дал краткое геоботаническое описание Беларуси. Первая сводная монография, обобщившая все предшествующие исследования Полесья, была подготовлена польским ботаником И. К. Пачоским (1864—1942) — «Флора Полесья и прилежащих местностей». Эта работа, в которой описан 1291 вид высших растений, ценна и в настоящее время. Оригинальными исследованиями того времени были работы по изучению влияния осушения и орошения на структуру растений (А. И. Воейков, Г. И. Танфильев, А. Х. Якобсон). По результатам ботанических исследований в поймах рек Полесья написаны геоботанические очерки, описан флористический состав многих мест Полесья (В. С. Доктуровский, 1884—1935; А. Ф. Флеров, 1872-1960).

В этот же период появились первые работы о Беловежской пуше (Н. К. Генко) и лесах Беларуси (А. Крюденер, Н. Никитин).

Изучение флоры и растительности в период 1917—1941 гг. После 1917 г. ботанические исследования проводились научными заведениями и высшими учебными заведениями. Здесь прежде всего следует отметить Горецкий сельскохозяйственный институт и Институт сельского и лесного хозяйства в Минске.

Основная цель ботанических исследований

этого периода — всестороннее обследование растительного покрова различных районов, выявление ценных растительных ресурсов и оценка возможностей их использования. В 20-е годы проведены две экспедиции для флористических и геоботанических исследований под руководством Н. И. Кузнецова (1864—1932) и опубликован ряд работ, характеризующих растительность многих районов Беларуси в общем плане (В. В. Адамов, Л. И. Савич-Любицкая, В. П. Савич, В. Г. Касаткин), а также специфические особенности растительности отдельных районов (В. В. Адамов, С. В. Юзенчук, О. С. Полянская, В. А. Михайловская, М. А. Пряхин и др.). Результаты ботанических исследований регулярно публиковались в «Записках Белорусского института сельского и лесного хозяйства» (1923—1925) и в издаваемых Академией наук БССР «Материалах по изучению флоры и фауны Белоруссии» (1927—1932).

Ботанические исследования в республике имели разносторонний характер, изучались различные группы растений: болотная растительность Полесья (С. Н. Тюремнов), луговая (М. Е. Баранова), флора лишайников (М. П. Томин), сфагновых мхов (С. Н. Тюремнов, А. П. Пидопличко), микрофлора, грибные возбудители и болезни растений (В. Ф. Купревич, 1897—1969; Н. А. Дорожкин), лесная растительность (И. Д. Юркевич), плодоношение и урожайность семян основных лесобразующих пород (И. Д. Юркевич, П. Д. Червяков, К. Ф. МIRON), естественное возобновление леса (И. Д. Юркевич, К. Б. Лосицкий, А. И. Савченко и др.).

Ботанические исследования в послевоенные годы. Особое развитие ботаническая наука получила в послевоенный период. Совершенствовались прежние научные направления, возникали новые, обобщался материал по отдельным фундаментальным ботаническим проблемам. В 1949 г. начали издавать «Флору БССР». В течение 10 лет было выпущено 5 томов, которые обобщили многолетние исследования белорусских ботаников. Во «Флоре БССР» дана полная характеристика всех видов сосудистых растений с указанием их географического распространения, экологии, народнохозяйственного значения и использования. В создании этого многолетнего труда принимали участие крупнейшие ученые республики — М. П. Томин (1883—1967), Н. Д. Нестерович (1903—1985), Н. А. Дорожкин, Н. О. Цеттерман, В. А. Михайловская и другие, а также известные отечественные ботаники — Б. К. Шишкин (1886—1963), Б. А. Федченко, В. П. Малеев, М. М. Ильин и др.

Восстановление разрушенного в годы войны народного хозяйства Белоруссии требовало интенсивного изучения и освоения ее природных ресурсов. В связи с освоением Полесья были проведены специальные флористические исследования, продолжалось изучение флоры сосудистых растений на территории всей республики (Н. В. Козловская, А. П. Пидопличко, В. А. Михайловская, Е. А. Круганова, Е. В. Иванова и др.): изучались отдельные виды растений и раз-

личные хозяйственно ценные группы — лекарственные, кормовые, декоративные, сорные, ядовитые.

Серьезное внимание уделялось изучению дендрофлоры БССР. Был опубликован трехтомный труд «Интродуцированные деревья и кустарники Белорусской ССР» (1959—1961), в котором обобщались исследования по экологии, плодоношению этой малоизученной группы растений, проведенные под руководством Н. Д. Нестеровича коллективом ботаников-дендрологов (Т. Ф. Дерюгина, А. Ф. Иванов, Л. В. Кравченко, А. А. Новикова, Л. И. Рахтеенко, Н. И. Чекалинская, А. В. Пономарева и др.).

В 1967 г. был подготовлен «Определитель растений Белоруссии» (под ред. Б. К. Шишкина), в 1969 г. по материалам многолетних исследований издан «Краткий определитель сорных растений Белоруссии». Начиная с 1965 г. семь изданий выдержала книга «Лекарственные растения» под редакцией А. Ф. Гаммерман, И. Д. Юркевича и И. Д. Мишенина. Флористические исследования в 60—70-е годы интенсивно проводились в Институте экспериментальной ботаники АН БССР, заповеднике Беловежская пушка (Б. М. Зефирова, В. Н. Николаева и др.), Центральном ботаническом саду АН БССР под руководством академика Н. В. Смольского (1905—1976).

В 70—80-е годы белорусские ботаники от общих флористических исследований перешли к популяционному биосистематическому изучению отдельных видов и их эколого-географических групп. Были проведены также эколого-биологические исследования отдельных видов и начаты работы по внутривидовой систематике высших растений, кариологическое изучение флоры, исследования генезиса флоры и путей миграции ее отдельных элементов, групп и видов. Широко развернулись исследования современных антропогенных изменений флоры республики и ее отдельных частей (В. И. Парфенов, Н. В. Козловская, Г. А. Ким, Г. В. Вынаев и др.), по выявлению и культивированию редких исчезающих видов, изучению их экологии и биологии с целью установить эффективный режим охраны и возможностей использования (Н. В. Смольский, М. А. Кудинов, Г. А. Пашина).

Широкое развитие получили геоботанические исследования всех типов растительности, обобщенные в монографиях, таких, как «Дубравы БССР и их восстановление» (1951, 1960), «Сероольховые леса и их использование» (1963), «Болотные леса и их мелиорация» (1969), «Типы и ассоциации еловых лесов» (1971), «Типы и ассоциации ясеневых лесов» (1973), «Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов» (1974). Обобщающее значение имеет работа «Растительный покров Белоруссии» (1969), дополненная картой растительности Белорусской ССР. Цикл этих геоботанических работ выполнен коллективом белорусских ботаников (В. С. Адериго, Н. А. Буртыс, В. С. Гельтман, Д. С. Голод, Е. А. Круганова, В. И. Парфенов, П. Я. Петровский, Л. П. Смоляк) под руководством акад. И. Д. Юркевича. Практическим ре-

зультатом исследований явились рекомендации по использованию и реконструкции растительных угодий республики.

Подготовка ученых-ботаников в республике велась в различных научно-исследовательских институтах, учебных заведениях.

В прошлом в Беларуси были только две опытные сельскохозяйственные станции и станция лекарственных растений, открытые незадолго до 1917, и Горецкий сельскохозяйственный институт, основанный в 1848 г.

В 1921 г. открыт Белорусский государственный университет, в 1922 г. организован крупный центр белорусской культуры — Инбелкульт (Институт белорусской культуры), а в 1929 г. основана Белорусская академия наук. Инбелкульт начал свою работу с организации двух секций — гуманитарной и природоведческой.

В 1931 г. в составе Академии наук БССР создан Институт биологии, возглавляемый В. А. Михайловской, в состав которого входил сектор ботаники с Ботаническим садом, выделенным в 1933 г. в самостоятельное научное учреждение. В институте биологии проводились исследования в области физиологии, фитопатологии, микробиологии, энтомологии и др. Там работали известные белорусские ботаники М. Н. Гончарик, Н. А. Дорожкин, А. А. Езубчик. В экспериментальном отделе Ботанического сада велись исследования влияния грибной инфекции на физиологические процессы у растений под руководством крупнейшего белорусского ботаника, с 1952 по 1969 г. президента АН БССР, академика В. Ф. Купревича (1897-1969).

В 1963 г. на базе Института биологии основан Институт экспериментальной ботаники. В 60—80-е годы в нем работали известные белорусские ботаники — академики Т. Н. Годнее (1893—1982), Н. Д. Нестерович, И. Д. Юркевич, А. С. Вечер, Н. А. Дорожкин.

Серьезные исследования по физиологии растений, начатые на кафедре ботаники Академии наук, затем в Институте биологии, продолжались в отделах Института экспериментальной ботаники и в созданном позже Институте фотобиологии АН БССР. Изучались структура растительных пигментов, фотосинтетическая деятельность растений, физиология корневого питания.

Школа белорусских физиологов, созданная Т. Н. Годневым (М. Н. Гончарик, А. А. Шлык, Я. П. Ляхнович, Э. В. Ходасевич, Э. Ф. Шабельская, А. В. Лешина, Л. В. Кахнович и др.), хорошо известна во многих странах. Классическими являются исследования в области образования и состояния хлорофилла в растениях, обобщенные в ряде монографий («Хлорофилл, его строение и образование в растении», 1963; «Метаболизм хлорофилла в зеленом растении», 1965 и др.).

Значительный вклад в развитие ботанической науки в республике внесли ученые БГУ. Под руководством Т. Н. Годнева получили развитие физиологические исследования (С. В. Калишевич, Н. С. Судник, Л. В. Кахнович).

Широко представлены исследования в области фитопланктона и водных макрофитов (Г. Г. Вин-

берг, В. К. Горовец и др.). Под руководством Н. А. Дорожкина проводились исследования в области микологии и фитопатологии (З. Н. Кудряшева, А. С. Шуканов и др.); изучалась флора Налибокской пуши; создавались коллекции растений открытого и закрытого грунта для учебных целей. В БГУ опубликовано первое учебное пособие по морфологии растений (З. Н. Кудряшева, Г. И. Зубкевич. Курс лабораторных занятий по морфологии растений, 1970). В 1988 г. вышло из печати учебное пособие Н. А. Лемезы, А. С. Шуканова «Малый практикум по низшим растениям».

Анатомические исследования растений проводились в Гомельском пединституте. Первые учебные пособия по анатомии растений написаны здесь (Н. С. Киселева, Н. В. Шелухин. Атлас по анатомии растений, 1969; Н. С. Киселева. Анатомия и морфология растений, 1970). На кафедре ботаники Минского педагогического института (с 1994 г. Белорусский государственный педагогический университет имени М. Танка) с 60-х годов исследуются вопросы рационального использования, сохранения и преобразования растительных ресурсов в направлении, созданном в 30-е годы школой Н. И. Вавилова: получение исходного материала растений на основе искусственного формообразования. Исследования проводятся на стыке ботаники, физиологии, цитогенетики. Получены уникальные формы растений, предложен метод ранней диагностики полезных признаков по морфоанатомическим признакам (Г. А. Бавтуто, М. И. Петухова, Л. Б. Утыро, С. В. Судейная). Опубликован ряд учебных пособий по ботанике: Г. А. Бавтуто «Лабораторный практикум по анатомии и морфологии растений» (1985), Г. А. Бавтуто «Учебно-полевая практика по ботанике» (1990).

Ботаники витебских вузов (пединститута, ветеринарного и медицинского) внесли значительный вклад в изучение водной растительности (В. П. Мартыненко, М. П. Богданов), морфоанатомической структуры целого ряда растений области (Г. З. Бакаева, Р. М. Пивоварова, А. Д. Зиновьева и др.). На протяжении многих лет проводилось геоботаническое изучение лугов северо-восточной части Витебской области, разрабатывались вопросы их улучшения. Опубликован учебник М. Е. Барановой «Луговое хозяйство и пастбищное хозяйство» (1980). Изучаются кормовые культуры (М. Т. Луппов, В. С. Павлов), лекарственные растения области. В Брестском университете под руководством проф. В. М. Еремина изучается строение коры сосновых, вересковых и других семейств.

В настоящее время ботанические исследования в республике проводятся в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН Беларуси (ИЭБ), в Центральном ботаническом саду (ЦБС), в Белорусском и Гомельском государственных университетах, Белорусском государственном педагогическом университете, Витебском университете, Брестском университете, Горецкой сельскохозяйственной академии, Белорусском технологическом университете, Березин-

ском и Припятском государственных заповедниках, в Беловежской пуще.

Главные задачи, стоящие перед ботаниками, — изучить флористический состав и особенности растений как составной части биоценозов, познать характерные черты структуры, функциональные свойства на разных уровнях организации и на этой основе рационально использовать и пополнять растительные ресурсы, способствовать охране и обогащению зеленого покрова земли.

Ботаники Беларуси участвуют в разработке важнейших отечественных и республиканских научно-технических программ. Исследования последних лет отличаются целевой направленностью, практической значимостью. Так, Институт экспериментальной ботаники дал подробную геоботаническую характеристику районов Беларуси с целью выявить влияние природно-растительных комплексов на онкологические заболевания.

Изучены ресурсы основных видов заготавливаемых лекарственных растений, разработаны научные основы их рационального использования и охраны, проведено биохимическое изучение целебных качеств дикорастущих и интродуцированных видов плодово-ягодных культур, разработаны методы их культивирования и повышения биологически активных свойств.

Выполнен ряд исследований по повышению продуктивности и качества сельскохозяйственных культур: ИЭБ и БНИИ защиты растений предложили систему мероприятий по защите картофеля и других культур от болезней. Под руководством Н. А. Дорожкина были составлены карты распространения и вредоносности грибных и бактериальных клубневых гнилей и разработаны новые методы оценки устойчивости картофеля к гнилям при хранении.

Совместные исследования ИЭБ и Института физико-органической химии позволили разработать и широко внедрить в практику эффективный способ выращивания растений в искусственных условиях с использованием в качестве среды корнеобитания субстрата, созданного на основе синтетических ионообменных смол.

Важное значение имеют разработки и внедрение малоотходных и безотходных технологических процессов — главного фактора охраны природы. В этом плане ИЭБ совместно с НИИ механизации и электрификации сельского хозяйства и научно-производственным объединением по переработке картофеля создана безотходная технология переработки картофеля. Это одна из наиболее актуальных проблем для Беларуси.

Ботаники республики выполнили обширные исследования по проблеме кормов и повышения

продуктивности сенокосов и пастбищ. Дана полная геоботаническая характеристика естественных лугов и намечены мероприятия по их использованию. На основании исследований ИЭБ, Гомельского госуниверситета, БелНИИ мелиорации и водного хозяйства, БелНИИ почвоведения и агрохимии подготовлены рекомендации по улучшению естественных луговых угодий и повышению продуктивности лугов. В ЦБС намечены мероприятия по широкому внедрению новых культур — борщевика Сосновского, гречихи Вейриха и др.

Серьезное внимание уделяют ботаники Беларуси проблеме охраны биосферы и окружающей среды. В республике проводится активная работа по изучению и охране растений, включенных в Чырвоную кніпу (1981, 1993). Ученые участвуют в создании заповедников, заказников, памятников природы. Разработана и научно обоснована перспективная схема сети заповедных объектов республики. Ботаники участвовали в разработке научно-технического прогноза «Возможные изменения в биосфере в результате развития отраслей народного хозяйства Республики Беларусь».

В связи с созданием программы экологического мониторинга и его основного типа — биологического (на примере Березинского биосферного заповедника и его аналогов) намечен комплекс исследований для всех ботанических подразделений республики по изучению пространственной и временной изменчивости биологических компонентов экосистемы.

Совместно с физиологами, растениеводами ботаники республики участвуют в комплексных программах в области естественных наук: «Научные основы рационального использования и охраны ресурсов живой природы Беларуси», «Физиолого-биохимические основы продуктивности растений», «Молекулярно-генетические и физиолого-биохимические основы иммунитета сельскохозяйственных растений», в международной научно-технической программе «Применение безопасных для человека и окружающей среды эффективных средств защиты растений от вредителей, болезней, сорняков», а также в совместной программе с научными учреждениями Польской академии наук «Разработка методов экологического фито- и зооценотического мониторинга и охраны живых ресурсов природных комплексов».

Выходят периодические издания: Ботаника (исследования), Вестн АН (серия сельскагаспадарчая, серия біялагічная), Вестник БГУ, Вестн БДПУ, с 1996 г. издается журнал «Біялопя. Праблемы выкладання».



Растительная клетка

ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ О КЛЕТКЕ

Клетка представляет основную структурно - функциональную единицу всех живых существ, элементарную живую систему. Хотя клетку можно расчленить на отдельные части ультратонкого строения, которые какое-то время способны самостоятельно функционировать, однако только в целом она представляет собой элементарную часть организма, обладающую всеми признаками живого. Ей свойственны все проявления жизни: рост, обмен веществ и энергии с внешней средой, дыхание, деление, раздражимость, наследственность и др.

Клетка возникла на определенном этапе развития органического мира как следствие постепенного усложнения и дифференциации (лат. *differentia* — разность, различие) живой материи. Существуют растения, представленные одной-единственной клеткой, например одноклеточные водоросли, грибы. Однако большинство растений (и других живых организмов) — многоклеточные организмы, структура которых состоит из большого числа клеток. Например, лист древесного растения содержит их около 20 млн, тело человека — 10^{15} . Однако это не означает, что физиологически растение представляет собой сумму входящих в него независимых друг от друга клеток. Растение — единый живой организм, клетки которого морфологически и физиологически взаимосвязаны между собой происхождением, ростом и жизнедеятельностью. В основе структурной организации высшего растения лежит специализация клеток, т. е. любая клетка в многоклеточном организме выполняет определенную функцию. В то же время в теле растения много клеток с промежуточными свойствами, обладающими разной степенью структурной и функциональной специализации (по классификации американско-

го анатома К. Эсау, типы высокоспециализированных и малоспециализированных клеток).

В данной главе рассматривается до некоторой степени обобщенная клетка.

Известны и неклеточные (доклеточные) формы жизни — вирусы и фаги, а также многоядерные неклеточные организмы, представленные некоторыми грибами и водорослями. Сюда относятся зеленая водоросль каулерпа, состоящая как бы из одной разветвленной клетки длиной до 27 см, водоросль ботридиум — зеленый пузырек диаметром 2 мм. Мицелий плесневого гриба мукора также представляет сильно расчлененную гигантскую клетку. Неклеточное строение у растений встречается редко. Предполагают, что оно имеет вторичное происхождение.

ФОРМА И РАЗМЕРЫ КЛЕТОК

В молодом состоянии клетки имеют более или менее одинаковые размеры и форму. С возрастом в связи с расположением в теле растения и выполняемой функцией параметры клетки сильно меняются. Форма взрослых клеток очень разнообразная — цилиндрическая, шаровидная, звездчатая, многогранная и др. (рис. 14).

Все формы клеток растений делятся на два типа — *паренхимные* (греч. *parenchyma*, букв.: налитое рядом) и *прозенхимные* (греч. *proso* — сверх, возле и *enchyma* — налитое, наполняющее). У паренхимных клеток длина, ширина и высота примерно одинаковы (см. рис. 14, 1—3). Такие клетки образуются в результате более или менее равномерного роста во всех направлениях. Прозенхимные клетки характеризуются сильно выпя-

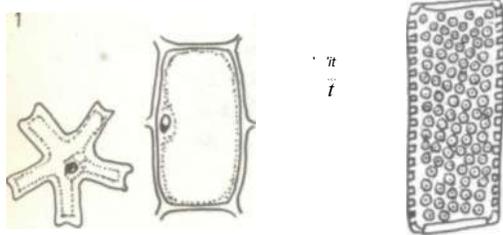


Рис. 14. Форма растительных клеток:
1—из звездчатой паренхимы; 2— паренхимная; 3—из палисадной ткани; 4—оенса сосуда; 5 — клетки ситовидной трубки

нутой формой, длина у них иногда во много раз превышает ширину (см. рис. 14, 4,5). Они возникают тогда, когда рост идет преимущественно в одном направлении.

Клетки растений обычно микроскопически малы. Наименьшие размеры имеют клетки бактерий — 0,5—5 мкм (1 мкм = 0,001 мм). Основная масса клеток, составляющих структуру растения, имеет размеры от 10 до 100 мкм. Некоторые клетки настолько крупные, что их различают невооруженным глазом или в лупу. Например, запасные клетки мякоти плодов арбуза, лимона, яблок, томата. Длина и диаметр таких клеток достигают 2—5 мм. Особенно большими размерами отличаются прозенхимные клетки прядильных растений. Так, длина лубяных волокон у льна равна 20—40 мм, у крапивы жгучей — 80, у китайской крапивы (рамы) — до 500 мм. В поперечнике такие удлиненные клетки имеют всего 50—100 мкм. Самые крупные клетки растений — клетки млечников, размеры которых измеряются в сантиметрах, а иногда и в метрах.

В цитологии для измерения микроструктуры клеток, изучаемой в световой микроскоп, чаще всего используются микрометры, а для измерения субмикроструктуры, видимой в электронный микроскоп, — нанометры (1 нм = 0,001 мкм).

Жизненно важной особенностью клеточных структур является стремление при небольшом объеме иметь наибольшую рабочую поверхность, что достигается спецификой строения каждой части клетки (овальные, округлые, складчатые, спиральные и другие структуры).

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ И СУБМИКРОСКОПИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТКИ

Несмотря на огромное разнообразие клеток растений, все они имеют общие черты организации. В световой микроскоп видны три основные

части клетки: протопласт (греч. protos — первый и plastos — вылепленный, образованный), живое содержимое клетки, и его производные — клеточная оболочка и вакуоль с клеточным соком, хорошо развитая во взрослой клетке (рис. 15, Б).

Кроме того, в клетке накапливаются запасные вещества и продукты ее жизнедеятельности.

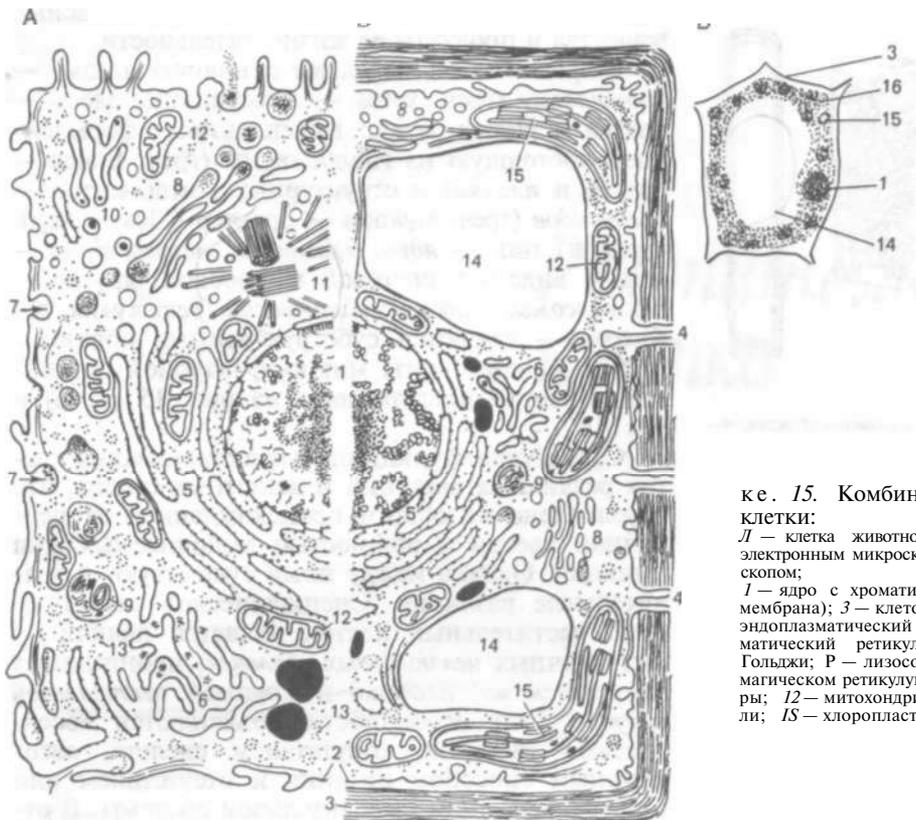
В протопласте выделяют основную плазму — цитоплазму (греч. kytos — вместилище, здесь — клетка и plasma, букв.: вылепленное, оформленное), состоящую из гиалоплазмы (греч. hyalos — стекло и plasma) и структурных компонентов — органоидов (греч. organon — орган и eidos — вид). Одни из них — ядро, пластиды, митохондрии — можно видеть в световой микроскоп, другие — диктиосомы, эндоплазматический ретикулум, рибосомы — являются субструктурными образованиями. Общие черты микроструктурной организации клетки представлены на рис. 15 (А, Б) и рис. 16.

Структурно-функциональная организация клеток различных растений и животных сходна, что обусловлено их общим происхождением от первичной клетки и общностью выполняемых ими функций. Однако между ними существуют и значительные различия. Специфической особенностью растительных клеток является наличие у них прочных целлюлозных оболочек, пронизанных плазмодесмами, пластид и крупной центральной вакуоли. Эти особенности объясняются «оседлостью» растений, отсутствием скелета, автотрофным способом питания и отсутствием или слабым развитием выделительной системы. В отличие от клеток животных у клеток высших растений отсутствуют центриоли, принимающие участие в делении (см. рис. 15, Б, Б). Вакуоли и прочная оболочка обуславливают характерный рост растительных клеток за счет увеличения размеров вакуоли — рост путем натяжения. Все клетки высших растений (за редкими исключениями) не способны к движению, в то время как многие клетки животного организма обладают двигательной активностью.

Протопласт — содержимое живой клетки: ее цитоплазма и ядро. Представить структурные и до некоторой степени функциональные особенности протопласта поможет следующая схема.



Представление о протопласте возникло в связи с развитием клеточной теории. В 40-х годах 19 в. основной структурой клетки считалась оболочка, а ее содержимое — второстепенной. Однако уже к середине 19 в. было доказано, что имен-



ке. 15. Комбинированная схема строения эукариотной клетки:

Л — клетка животного и *Б* — клетка растительного происхождения *m* электронным микроскопом; *В* — растительная клетка под световым микроскопом;

1 — ядро с хроматином и ядрышком; 2 — клеточная (плазматическая мембрана); 3 — клеточная оболочка; 4 — плазмодесмы; 5 — гранулярный эндоплазматический ретикулум; 6 — гладкий (агранулярный) эндоплазматический ретикулум; 7 — пиноцитозная вакуоль; 8 — комплекс Гольджи; Р — лизосома; 10 — жировые включения в гладком эндоплазматическом ретикулуме; 11 — центриоль и микротрубочки центросферы; 12 — митохондрии; 13 — полирибосомы гиалоплазмы; 14 — вакуоли; 15 — хлоропласта; 16 — цитоплазма

		Микроструктурные компоненты	Субмикроструктурные компоненты
Протопласт	Ядро	Ядрышко	Оболочка Хромосомы Нуклеоплазма
	Цитоплазма	Хлоропласты Хромопласты Лейкопласты Митохондрии	Плазмалемма Мезоплазма Тонопласт Гиалоплазма Микротрубочки Рибосомы Эндоплазматический ретикулум Диктиосомы Микротельца
Производные протопласта		Клеточная стенка Вакуоль Крахмальные зерна Алейроновые зерна Липидные капли Кристаллы минеральных солей Физиологически активные вещества	

Рис. 16. Компоненты микроструктуры и субмикроструктуры растительной клетки

но протопласт — основной субстрат жизни. Впервые термин был применен в 1839 г. Я. Пуркине для обозначения вещества, из которого развиваются клетки животных, а в 1880 г. предложен Дж. Ганштейном для обозначения всей живой массы клетки.

Строение и функциональные свойства протопласта и в настоящее время вызывают много дискуссий. В противовес изложенной точке зрения, согласно которой основными органоидами клет-

ки являются ядро и цитоплазма, а все остальные живые части клетки рассматриваются в качестве структурно-функциональных единиц цитоплазмы, образовавшихся в результате разграничения; ее внутренними мембранами (компартиментализация цитоплазмы), ряд авторов рассматривают органоиды цитоплазмы в качестве самостоятельных структур, контролируемых ядерными генами клетки. Порой к двум главным органоидам клетки относят и третий — пластиды.

Иногда термином «протопласт*» неправильно называют внеядерную часть клетки, т. е. цитоплазму. В настоящее время многие даже считают, что понятие «протопласт*» имеет лишь историческое значение. В данном учебнике протопласт рассматривается как клетка, полностью лишенная клеточной стенки и имеющая только клеточную мембрану, которая ограничивает цитоплазму с органоидами и включениями.

ХИМИЧЕСКИЕ КОМПОНЕНТЫ И ФИЗИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПРОТОПЛАСТА

Компоненты, составляющие структуру живой клетки и образующиеся в результате ее жизнедеятельности, многочисленны и разнообразны. Наиболее приемлема классификация, предложенная К. Эсау (1969), а затем А. Б. Васильевым и др. (1978, 1988), по которой компоненты протопласта объединяются в конституционные, т. е. входящие в состав живой материи и принимающие участие в метаболизме (обмене веществ), запасные (временно выведенные из обмена) и отбросы (конечные продукты обмена). Запасные вещества и отбросы — катаболиты (греч. *katabole* — сбрасыва-

вание, разрушение) часто называют *эргастическими веществами* (греч. ergastikos — деятельный).

Конституционные вещества представлены в клетке биополимерами (сложные органические вещества) и малыми органическими веществами. К ним относятся белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

БЕЛКИ

Белки — вещества, определяющие структуру и функции живой материи. По химической природе они являются высокомолекулярными органическими соединениями. Их молекулы имеют вид длинных цепей, которые состоят из аминокислот, соединенных *пептидными* (—СО—NH—) связями. В самых маленьких полипептидных цепях около 50 аминокислотных остатков, в самых больших — около 1500. Поэтому молекулярные массы белков огромны и колеблются от 5000 до нескольких миллионов дальтон. Бесконечное разнообразие белковых молекул, химической основой которых является, как правило, 20 аминокислот, обусловлено различной последовательностью аминокислотных остатков и длиной полипептидной цепи. Это определяет различия пространственной структуры белков, их физические и химические свойства.

Белкам свойственна способность к внутримолекулярным взаимодействиям с самыми различными веществами. Объединяясь друг с другом или с нуклеиновыми кислотами, полисахаридами (см. Углеводы) и липидами, образуют *митохондрии-ливсоты. мембраны эндоплазматического ретикулума* и другие субклеточные структуры, в которых происходят многообразные процессы обмена веществ. Поэтому именно белки играют выдающуюся роль в явлениях жизни. Обладая амфотерными свойствами, белки проникают через полупроницаемые мембраны.

Классификация белков довольно сложная. В зависимости от формы белковой молекулы различают *фибрилярные* и *глобулярные* белки; от выполняемой ими в клетке функции — *структурные, каталитические* (ферменты), *транспортные, регуляторные* (некоторые гормоны), *защитные* (антитела, токсины), *сократительные* и т. д. В некоторых случаях белки служат источником энергии, а нередко откладываются в запас в определенные фазы жизнедеятельности клетки.

По составу белки бывают *простые* — *протеины* (состоят только из аминокислот) и *сложные* — *протеиды*, в состав которых наряду с аминокислотами входят углеводы — *гликопротеиды*, липиды — *липопротеиды*, нуклеиновые кислоты — *нуклеопротеиды* и т. д. В зависимости от растворимости в воде, в растворах нейтральных солей, кислот и органических растворителях различают *альбумины, глобулины, глутелины, гистоны, протамин и проламин*. Биологическая активность белков обусловлена их необыкновенно гибкой, пластичной и в то же время строго упорядоченной структурой. Различают следующие уровни структурной организации белков: *первичную структуру* (последовательно расположенные

аминокислотные остатки в полипептидной цепи); *вторичную* (укладка полипептидной цепи в α -спиральные участки и β -структурные образования); *третичную* (трехмерная пространственная упаковка полипептидной цепи) и *четвертичную* (ассоциация нескольких отдельных полипептидных цепей в единую структуру). Структурная организация белков позволяет осуществлять тонкие регулирующие воздействия в клетке и проблемы «узнавания» на уровне молекул.

Белки в клетке постоянно обновляются, что лежит в основе обмена веществ. Решающая роль в биосинтезе белков принадлежит нуклеиновым кислотам. Последовательность аминокислот в белке отражает последовательность нуклеотидов в нуклеиновых кислотах. Белки — первичные продукты генов.

НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ

Нуклеиновые кислоты — высокомолекулярные органические соединения, *полинуклеотиды*, которые обеспечивают хранение и передачу наследственной (генетической) информации в живых организмах. Впервые открыты в 1869 г. швейцарским ученым Ф. Мишером как составная часть клеточного ядра (лат. nucleus).

В природе существуют нуклеиновые кислоты двух типов, различающиеся по составу, строению и функциям, — ДНК и РНК (см. дальше). ДНК служит носителем генетической информации в клетке и содержится в ядре. РНК «считывает» и передает генетическую информацию с ДНК в цитоплазму на белоксинтезирующую систему полирибосом. Содержание нуклеиновых кислот не превышает 1–2 % сырого протопласта, но роль их уникальна.

ЛИПИДЫ

Липиды (греч. lipos — жир) — обширная группа органических соединений, играющих важную роль в жизненных процессах.

К липидам относятся вещества, различные по структуре. Будучи одним из основных компонентов биологических мембран (см. дальше) липиды влияют на проницаемость клеток и активность многих ферментов, а также участвуют в создании межклеточных контактов, образовании энергетического резерва, создании водоотталкивающих и термоизоляционных покровов растений, в защите различных органов от механических повреждений.

Протопласт растительных клеток содержит *простые* липиды, молекулы которых состоят только из остатков жирных кислот (или альдегидов) и спиртов (жирные масла); *полимерные* (воск, суберин, кутин) и *сложные* липиды — комплексы липидов с белками — *липопротеиды*, производные ортофосфорной кислоты — *фосфатиды*, или *фосфолипиды*, и содержащие остатки Сахаров — *гликолипиды*. К липидам относят также некоторые вещества, не являющиеся производными жирных кислот, — *стерины, терпены*. Химические и фи-

зические свойства липидов определяются наличием в их молекулах как полярных группировок ($-\text{COOH}$, $-\text{OH}$, $-\text{NH}_2$ и др.), так и неполярных углеводородных цепей.

Благодаря такому строению большинство липидов — поверхностно-активные вещества, умеренно растворимые в неполярных растворителях (эфире, бензоле, хлороформе и др.) и малорастворимые в воде.

В организме липиды подвергаются ферментативному гидролизу под влиянием *липаз*. Освобождающиеся при этом *жирные кислоты* активируются при взаимодействии с аденозинфосфорными кислотами (главным образом с АТФ) и коферментом А, а затем окисляются. Выделяющаяся при этом энергия используется для образования АТФ (подробнее при изучении биологического окисления). Часть липидов представляет собой эргастические вещества.

УГЛЕВОДЫ

Углеводы представляют собой первичные продукты фотосинтеза и исходные продукты биосинтеза других веществ в растениях. В протопласте клеток встречаются моносахариды, олигосахариды и полисахариды.

Среди *моносахаридов* по характеру карбонильной группы различают *альдозы* (содержат альдегидную группу) и *кетозы* (содержат кетонную группу), а по числу углеродных атомов — *триозы*, *тетрозы*, *пентозы*, *гексозы* и т. д. В природе наиболее распространены пентозы и гексозы. Моносахариды отличаются высокой реакционной способностью, поэтому в живых организмах часто находятся в виде ϵ -фосфорной кислоты ^{III} болееодолщих веществ — *гликозидов* ^I свободном виде встречаются в основном лишь глюкоза и фруктоза — наиболее распространенные растворимые в воде растительные сахара.

В настоящее время известно несколько сотен моносахаридов и их производных, которые являются *структурными единицами* сложных углеводов и других биологически активных веществ. Так, сахара рибоза и дезоксирибоза входят в состав полимерных цепей нуклеиновых кислот — РНК и ДНК. Фосфорнокислые эфиры моносахаридов играют важнейшую роль в процессе фотосинтеза.

С превращениями моносахаридов связано обеспечение клетки энергией, обезвреживание и выведение из организма ядовитых веществ, поступающих из внешней среды или образующихся в процессе обмена веществ.

Олигосахариды представляют промежуточную группу между моносахаридами и высшими полисахаридами. В свободном состоянии олигосахариды, главным образом группы *сахарозы*, широко представлены в растительном мире, где играют роль резервных углеводов.

Высшие полисахариды, состоящие из остатков одного моносахарида, называют *гомополисахаридами*, а из остатков разных моносахаридов — *гетерополисахаридами*. Даже в самых сложных полисахаридах редко бывает более 5–6 различных

видов моносахаридов. Наиболее часто это *глюкоза*, *галактоза*, *манноза*, *арабиноза*, *ксилоза*.

Из *полисахаридов* состоит большая часть сухой массы высших наземных растений и водорослей. Самый распространенный гомополисахарид — *целлюлоза*, она входит в состав клеточной стенки (см. дальше). Ежегодно на нашей планете образуется около 100 млрд т целлюлозы, что составляет 1/4 часть общей массы синтезируемого «живого вещества».

К полисахаридам относятся также *гемицеллюлоза* и *пектиновые вещества*, играющие роль цементирующего материала клеточной оболочки и входящие в состав мякоти многих плодов.

Некоторые полисахариды используются живыми клетками в качестве энергетических запасов, при необходимости они легко превращаются в моносахариды — непосредственный источник энергии. К запасным питательным веществам относятся крахмалоподобные полисахариды — *крахмал* высших растений и *гликоген* ряда низших растений (и животных).

Углеводсодержащие биополимеры выполняют и защитные функции, входя в состав *кутит*, *слизей*, *камедей*, предохраняющих клетку от высыхания, повреждения и т. д. Гликопротеиды принимают участие в построении клеточных мембран. В отличие от растворимых в воде моносахаридов полисахариды нерастворимы или слабо-растворимы.

Состав углеводов в клетке растений более разнообразен, чем в животных клетках. Содержание углеводов в них выше за счет продуктов выделения — полисахаридов клеточной оболочки и Сахаров клеточного сока вакуолей.

* * *

Каждой клетке присущ синтез белков, нуклеиновых кислот, липидов, полисахаридов и других сложных веществ, а не получение их в готовом виде из других клеток.

Важным соединением, занимающим главенствующее положение в энергетическом обмене клетки, является АТФ (*аденозинтрифосфат*), где в форме макроэргических связей ($\text{P} \sim \text{O}$) накапливается энергия, которая потом используется в жизнедеятельности клетки, прежде всего в реакции синтеза биологических макромолекул и транспорте веществ. АТФ — универсальный источник энергии, пара АТФ/АДФ служит основной системой переноса энергии в клетке. В клетке АТФ присутствует всегда, хотя его содержание не превышает сотые доли процента.

Живая клетка пропитана водой (до 50–90 %), которая является основным растворителем многих веществ протопласта. Растворенные в воде соединения участвуют в многочисленных специфических реакциях клетки.

Кроме того, в клетке находятся органические и неорганические соединения. Неорганические вещества, главным образом ионы минеральных солей, играют первостепенную роль в создании осмотического давления, необходимого для всасывания воды в клетку; некоторые ионы обеспе-

чивают активность ферментов. В протопласте содержатся физиологически активные вещества типа витаминов, ростовых веществ, необходимые для осуществления нормальной жизнедеятельности клетки и организма в целом.

Все компоненты протопласта клеток растений обычно бесцветны, за исключением пластид, окрашенных в зеленый или желто-красно-оранжевый цвет.

Согласно коллоидной теории Э. Уилсона (1925), протопласт по физическим свойствам — *многофазный коллоид*, где дисперсионной средой служит вода, а основой дисперсной фазы — белки и липиды. Обычное состояние протопласта — *гидрозо́ль*, т. е. коллоидная система с преобладанием дисперсионной среды — воды. При отдаче воды протопласт может переходить в состояние *геля*, тогда начинает преобладать дисперсная фаза. Например, в покоящихся семенах протопласт находится в состоянии геля. При прорастании семян гидрофильные коллоиды поглощают воду, набухают и протопласт переходит в состояние гидрозо́ля. Отдельные участки протопласта даже одной клетки могут находиться в разном физическом состоянии. Более плотные мембраны представляют собой гель, остальная часть — обычно гидрозо́ль. Состояние геля — гидрозо́ль взаимно обратимое.

Под влиянием экстремальных факторов (высокая температура, электролиты при высокой концентрации, электрический ток, фиксация и т. д.) протопласт легко меняет обычное для нормальных условий состояние гидрозо́ля и *коагулирует* (свертывается), при этом дисперсная фаза выпадает в виде осадка, клетка необратимо гибнет.

ЦИТОПЛАЗМА

Изучение строения клетки, всех ее элементов — один из наиболее быстро развивающихся разделов морфологии растений. Сведения о клеточном уровне организации все время расширяются, зачастую кардинально меняются представления о структуре и даже функциях клеточных комплексов. Вполне возможно, что и данный уровень сведений далеко не полный, и мы знаем лишь часть тех структур, которые могут существовать в клетке и которые будут открыты в будущем. Мы пользуемся пока так называемыми «рабочими гипотезами» структурно функциональной организации клетки.

Цитоплазма (гиалоплазма с находящимися в ней органоидами) — многофазная высокоупорядоченная коллоидная система, заключенная между плазматической мембраной и ядром. В световом микроскопе цитоплазма представляется наименее дифференцированной частью протопласта, прозрачным, полужидким, бесцветным веществом, хорошо преломляющим свет. В молодой клетке она занимает всю полость, но затем вследствие более быстрого роста клеточной оболочки в цитоплазме появляются вакуоли, сливающиеся постепенно в одну крупную центральную ваку-

оль. В таких клетках цитоплазма образует узкий постенный слой.

Благодаря современным методам исследования (электронная микроскопия, дифференциальное центрифугирование и др.) в последние годы удалось выяснить субмикроструктуру цитоплазмы, отчетливую функциональную специализацию органоидов, видимых в световой микроскоп, а также открыть и изучить специфические черты организации и функций целого ряда новых структур.

Помимо митохондрий и пластид, открытых и в какой-то степени изученных в световой микроскоп, были обнаружены субструктурные компоненты цитоплазмы, выявлена их тонкая организация и роль в жизнедеятельности клетки, взаимовлияние друг на друга, динамика дифференциации. Установлена сложная внутренняя организация микроструктурных компонентов цитоплазмы, доказано, что в цитоплазме осуществляются сложнейшие биохимические реакции и физиологические процессы, лежащие в основе жизнедеятельности организма.

Электронно-микроскопическое изучение клетки показало, что в основе структуры цитоплазмы лежат *биологические мембраны* (лат. membrana — кожа, оболочка, перепонка) — тончайшие пленки, 0,4—10 нм, электронно-плотные и поэтому в электронный микроскоп обычно видимые в виде темных линий.

В течение нескольких последних десятилетий представления о молекулярной организации мембраны сильно менялись. Современный взгляд на эту структуру начал формироваться, когда американские ученые С. Зингер и Г. Никольсон предложили свою «жидкомозаичную модель». По этой модели мембрана представляет собой двойной слой липидных молекул (бислоя), в который внедрены глобулярные белки (рис. 17). Каждая молекула липидов ориентирована так, что ее неполярные углеводородные хвосты направлены внутрь бислоя, а полярные головки находятся на поверхности, контактируя с водой. Мембранные белки либо могут быть погружены в слой липидов (в этом случае они называются *интегральными*), либо локализируются на поверхности (тогда их

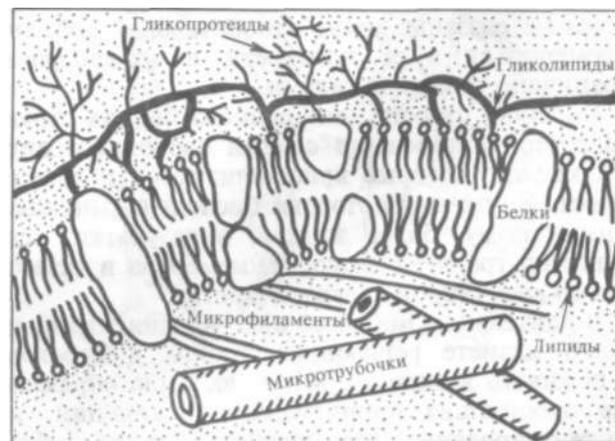


Рис. 17. Молекулярная организация биологической мембраны (схема)

называют *периферическими*). В гидрофобной толще мембраны расположена та часть белковой молекулы, которая содержит преимущественно неполярные аминокислотные остатки, полярная же часть молекулы находится снаружи. По жидкомозаичной модели, мембрана представляет собой динамическую систему, в которой молекулы белка относительно свободно плавают в липидном море.

В дальнейшем оказалось, что эта модель не совсем точно описывает структуру мембраны. Из модели следует, что подвижность мембранных белков целиком определяется свойствами липидного бислоя. Следовательно, зная вязкость липидов, нетрудно подсчитать ожидаемую скорость движения белков. Однако измерения показали, что, как правило, белки движутся в сотни раз медленнее, чем ожидалось. Стали искать объяснение. Одно из них состоит в том, что, кроме молекул липидов и белков, в состав мембраны входят молекулы *гликолипидов* и *гликопротеидов* с разветвленными углеродными цепями. Эти молекулы, как кусты, торчат на внешней поверхности. Ветви кустов переплетаются, образуя нечто вроде сетки или каркаса на мембранной поверхности. Кроме того, подвижность компонентов мембраны уменьшается благодаря тому, что они с внутренней стороны связаны с «цитоскелетом». Так называют систему белковых нитей, пронизывающих цитоплазму. Более толстые из них, полые внутри, называются *микротрубочками* (см. дальше), а более тонкие — *микрофиламентами* (см. дальше). Итак, мембрана, по этой гипотезе, представляет собой липидный бислой, начиненный молекулами белка и заключенный в ажурный каркас.

Идея сочетания двух матриц — липидной и белково-углеводной — быстро завоевала популярность, ее развивали многие исследователи. С. В. Конев и В. М. Мажуль предложили для такой конструкции название твердокаркасная жидкомозаичная модель, а Д. Воллах назвал ее решетчато-мозаичной. В этих названиях, на первый взгляд противоречивых, отражается главное свойство мембраны — гетерогенность ее механических свойств. Те молекулы белка, которые связаны с каркасом, малоподвижны и как бы «заякорены» в мембране, те же молекулы белка, которые с каркасом не связаны, могут относительно свободно перемещаться в ее плоскости и их движение ограничено только липидами.

Внешняя сторона мембранного бислоя структурируется натриевыми солями свободных жирных кислот, которые кристаллизуются и затвердевают. Внутренняя сторона бислоя, обращенная в цитоплазму, более жидкая, в результате чего возникает градиент вязкости, мембрана изгибается и со всех сторон «одевает» клетку.

В длительном процессе становления жизни на нашей планете решающим этапом в переходе от неживого к живому, вероятно, было образование простейших органических соединений, их концентрирование, юаимодействие и обособление от окружающей среды. Некоторые компоненты простейших живых конструкций, по мнению

А. А. Болдырева (1977), по счастливой случайности приобрели уникальную способность образовывать протяженные структуры с более плотной упаковкой, чем окружающая их среда. Из них и образовались оболочки (мембраны) первых живых организмов, обусловившие начало мира живых существ.

Таким образом, мембраны — живые компоненты цитоплазмы, изначальная функция которых, исторически сложившаяся в процессе развития живой материи, отграничивать содержимое клетки от окружающей среды и обеспечивать асимметричное распределение органических и неорганических веществ по обе стороны мембранного бислоя. Мембраны также создают внутриклеточные отсеки — границу органоидов и участвуют в создании их внутренней структуры. Кроме того, они воспринимают информацию от внешней среды, обеспечивают иммунитет — устойчивость к заболеваниям, нейтрализуют чужеродные и собственные ядовитые вещества, осуществляют межклеточные контакты. Наконец, в самое последнее время обнаружилось, что многие белки-ферменты способны выполнять биологические функции только внутри мембран: мембраны либо координируют ферментативные процессы друг с другом, либо вообще подавляют их. Следовательно, основные функции биологических мембран — барьерная, транспортная, регуляторная и каталитическая.

Количество мембранных элементов в клетке зависит от ее типа и состояния. В некоторых случаях физиологически активные клетки содержат до 90 % мембран на сухое вещество цитоплазмы, в 5—6 г зеленых листьев содержится несколько квадратных метров мембран.

Важное свойство биологических мембран — их избирательная проницаемость (полупроницаемость). В некоторых случаях мембрана ограничивает диффузию растворимых в воде соединений (барьерное свойство), что необходимо для защиты клеток от чужеродных, токсичных веществ и сохранения внутри клетки определенных концентраций метаболитов. Коэффициенты диффузии веществ через фосфолипидный бислой в 10^3 – 10^6 раз ниже, чем в водных растворах. В то же время для биологических мембран характерна способность осуществлять избирательный перенос неорганических ионов, питательных веществ, различных продуктов обмена. Биологические мембраны содержат системы пассивного и активного (против градиента концентрации) *транспорт веществ*.

Избирательная проницаемость мембран обуславливает наличие в цитоплазме клетки участков (компарментов) с различным химическим составом, в которых одновременно и независимо друг от друга могут протекать противоположные по направлению биохимические процессы (синтез и разложение макромолекул). Благодаря мембранам ряд ферментов и их комплексы располагаются в цитоплазме так, чтобы обеспечить последовательное протекание химических реакций, составляющих основу метаболизма клетки.

Пограничные мембраны (мембраны, отделяющие цитоплазму от клеточной оболочки и от вакуоли) относятся к поверхностным. Мембрана, граничащая с оболочкой клетки, получила название *плазмалемма* (плазматическая мембрана), а мембрана, окружающая вакуоль, — *тонопласт*.

Плазмалемма обычно плотно прилегает к оболочке, ее основное свойство — избирательная проницаемость, поэтому именно этот тип мембраны регулирует обмен клетки с окружающей средой. Часто имеет волнистые контуры, а иногда образует складки, вдающиеся в клетку в виде узких канальцев (рис. 18). Такие складки увеличи-



те. 18. Канальцы плазмалеммы в транспортной клетке из паренхимы ксилемы

вают рабочую поверхность плазмалеммы и развиваются в клетках, осуществляющих особенно интенсивный транспорт веществ. На плазмалемме происходит образование целлюлозных микрофибрилл клеточной оболочки (см. дальше) при участии локализованных на оболочке ферментов. Толщина плазмалеммы составляет около 7,5 нм.

Тонопласту, как и плазмалемме, присуща избирательная проницаемость и способность к активному проведению различных веществ. Избирательная проницаемость пограничных мембран находит свое выражение в *плазмолизе*. Если поместить живую растительную клетку в гипертонический раствор сахара или какой-либо соли, то эти вещества будут оттягивать воду из клетки, оставаясь вследствие избирательной проницаемости мембран вне клетки. Это вызывает сжатие протопласта, отставание его от оболочки, что и называется плазмолизом (рис. 19, А). При медленном плазмолизе клетки довольно долго могут оставаться живыми; длительный плазмолиз приводит клетки к гибели. Он обычно обратим, при доступе вода быстро поглощается клеткой и протопласт опять прижимается к оболочке. В результате клетка становится упругой, что обуславливает напряженное состояние тканей, а следовательно, и органов всего растения. Такое напряженное состояние клеток называется *тургором* (позднелат. *turgor* — вздутие, наполнение). Потеря тургора при плазмолизе вызывает увядание растений. Плазмолиз может быть различным в зависимости

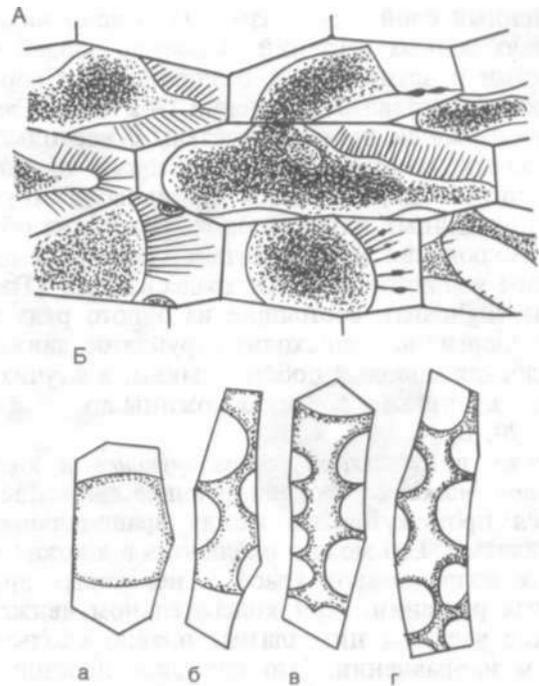


Рис 19. Плазмолиз:

А — в клетках чешуи лука (*Allium cepa*); Б — различные формы плазмолиза: а — выпуклый; б — вогнутый; в, г — седловидный

от степени вязкости цитоплазмы, концентрации плазмолитика (рис. 19, Б) и является показателем того, что данная клетка живая, так как отмершая клетка не плазмолизируется. Это широко используется в цитологии, анатомии растений как критерий узнавания состояния клетки.

Цитоплазма находится в постоянном *движении*, оно очень замедленное и в обычных условиях почти незаметное. Под действием ряда факторов (химических веществ, повышенной температуры) движение цитоплазмы ускоряется, и его видно даже в обычный световой микроскоп. Различают два важнейших типа движения цитоплазмы — вращательное (ротационное) и струйчатое (циркуляционное). *Вращательное движение* (рис. 20, А) наблюдается в клетках с крупной центральной вакуолью, вокруг которой перемещается

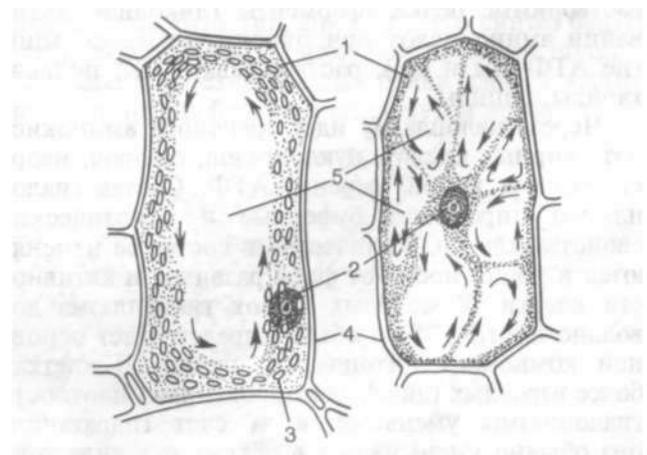


Рис. 20. Движение цитоплазмы:

А — вращательное (в листе водного растения элодеи); Б — струйчатое (в клетке волоска кожицы арбуза): 1 — цитоплазма; 2 — ядро с ядрышком; 3 — хлоропласт; 4 — оболочка клетки; 5 — вакуоль

постенный слой цитоплазмы. Оно ясно видно в листьях водных растений, особенно элодеи с ее тонкими пластинками и валлиснерии. Скорость движения составляет примерно 1–2 мм/с. *Струйчатое движение* Присуще клеткам с несколькими вакуолями, разграниченными слоями цитоплазмы, которая передвигается отдельными струйками в различных направлениях. Одним из объектов наблюдения за струйчатым движением цитоплазмы являются волоски традесканции (*Tradescantia virginiana*), состоящие из одного ряда клеток. Энергично происходит струйчатое движение в волосках молодых побегов тыквы, в жгучих волосках крапивы, в волосках кожицы арбуза и т. д. (рис. 20, Б).

Реже встречаются *фонтанирующее* и *колебательное движения*. Фонтанирующее движение является промежуточным между вращательным и струйчатым. Его можно наблюдать в клетках корневых волосков водокраса и некоторых других водных растений. При колебательном движении мелкие частицы цитоплазмы плавно скользят в одном направлении. Это наиболее простой вид перемещения цитоплазмы, наблюдаемый в клетках многих водорослей. Предполагают, что он дал начало всем остальным более упорядоченным видам движения.

Движение цитоплазмы — одно из ее важнейших свойств. Оно обеспечивает транспортировку разнообразных веществ, способствует лучшей аэрации клетки и тесно связано со всеми внутриклеточными процессами.

Мезоплазма — средняя часть цитоплазмы, заключенная между поверхностными мембранами. В мезоплазме различают *матрикс*, или гиалоплазму, и структурно-функциональные единицы, созданные внутренними мембранами, — *органойды*.

Гиалоплазма (греч. *hyalos* — стекло), или *основная плазма*, *матрикс цитоплазмы*, представляет собой непрерывную бесцветную водно-коллоидную систему в клетке, способную к обратимым переходам из золя в гель. Гиалоплазма обладает определенной вязкостью и связывает все находящиеся в ней органойды, обеспечивая их постоянное взаимодействие. В состав гиалоплазмы входят растворимые белки (ферменты гликолиза, активации аминокислот при биосинтезе белка, многие АТФ-азы и др.), растворимые РНК, полисахариды, липиды.

Через гиалоплазму идет транспорт аминокислот, жирных кислот, нуклеотидов, Сахаров, неорганических ионов, перенос АТФ. Состав гиалоплазмы определяет буферные и осмотические свойства клетки. Количество и состав ее изменяются в зависимости от фазы развития и активности клетки. У молодых клеток гиалоплазма довольно плотная и по объему представляет основной компонент цитоплазмы клетки. В клетках более взрослых (дифференцированных) плотность гиалоплазмы уменьшается за счет гидратации, она обычно уменьшается в объеме и в виде тончайшей пленки (несколько нанометров) одевает крупные органойды, а в тех местах, где их нет, плазмалемма часто соприкасается с тонопластом.

Структура гиалоплазмы изучена слабо. Необходимо отметить, что часть структурных белковых компонентов гиалоплазмы формируется надмолекулярными агрегатами с упорядоченной ориентацией молекул — микротрубочками и микрофиламентами.

Микротрубочки (*microtubula*) представляют полую цилиндрическую структуру длиной от 100 нм до 1 млн нм, с диаметром 24 ± 2 нм, толщиной стенки до 4,5 нм (рис. 21). Основным компонентом

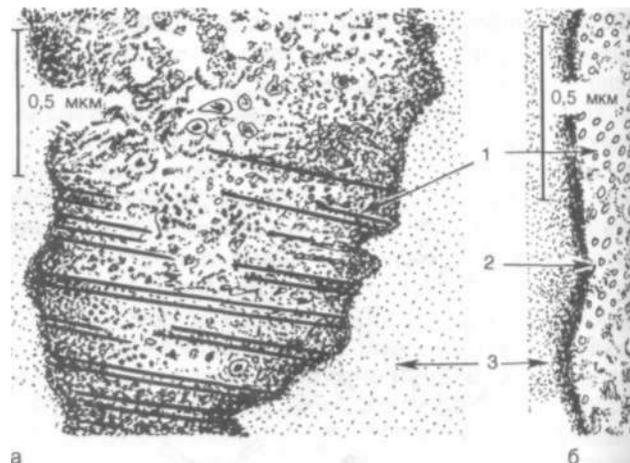


Рис. 21. Микротрубочки из клеток листа мимозы — *Mimosa pudica* (а) и табака — *Nicotiana tabacum* (б) в разрезе; 1 — микротрубочки; 2 — плазмалемма; 3 — клеточная оболочка

микротрубочек — белок тубулин, кроме него, в состав входит около 20 различных белков. Микротрубочки образуют сеть в цитоплазме интерфазных клеток, веретено деления клеток, входят в состав жгутиков, а в животных клетках — в состав центриолей. Они участвуют в расхождении хромосом при митозе и мейозе, в поддержании формы клетки (образуют *цитоскелет*). Предполагают их участие во внутриклеточном транспорте, перемещении органойдов, формировании клеточной оболочки, секреторной функции. Как было установлено, микротрубочки способны к самосборке и распаду в клетке.

Цитоплазматические микротрубочки и, вероятно, микротрубочки веретена находятся в динамическом равновесии с растворенным в цитоплазме тубулином. Обнаружено, что микротрубочки разрушаются под действием *колхицина*, низкой температуры, высокого давления, ионов кальция, что лежит в основе разработки методов получения полиплоидных клеток.

Микрофиламенты представляют нити белка актина диаметром 4–7 нм. Под плазмалеммой микрофиламенты образуют сплошное сплетение, в цитоплазме клеток формируют пучки из параллельно ориентированных нитей или трехмерный гель. В состав микрофиламентов входят в меньших, чем актин, количествах другие сократительные белки и различные специфические белки (виллин, филамин и др.). Микрофиламенты являются сократимыми элементами цитоскелета и непосредственно участвуют в изменении формы клетки при эндомитозе, циклозе. К ним прикрепляются некоторые мембранные белки-рецеп-

торы. Предполагают, что микрофиламенты, сокращаясь, скользят относительно друг друга и таким образом генерируют движение цитоплазмы.

ОРГАНОИДЫ

Органоиды — это структурно-функциональные единицы цитоплазмы. К ним относятся эндоплазматический ретикулум, рибосомы, комплекс Гольджи, митохондрии, пластиды и др.

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ

Эндоплазматический ретикулум (греч. *endon* — внутри и *reticulum* — сеточка) — органоид клетки эукариот, был открыт сравнительно недавно благодаря электронно-микроскопическим исследованиям. В 1945 г. К. Портер, А. Клод и Е. Фулман при помощи электронной микроскопии препаратов культуры фибробластов мышцы обнаружили в их цитоплазме сетчатую структуру. В 1952 г. они же предложили для этой структуры название «эндоплазматическая сеть». Термин стал общепризнанным. Позднее эта структура была обнаружена во всех частях цитоплазмы животных и растительных клеток. В последнее время более распространен термин, предложенный немецкими учеными, *эндоплазматический ретикулум* (далее ЭР). В литературе встречаются и другие названия: эргастоплазма (В. Бернгард, 1959), вакуолярная система (Е. де Робертис, 1962); а- и р-цитомембраны (Ф. Шёстранд, 1959) и др. Различия в терминологии частично объясняются отсутствием единого мнения о строении и функциях ЭР.

ЭР представляет собой систему мелких вакуолей и канальцев, соединенных друг с другом и ограниченных одинарной мембраной (рис. 22). Мембраны ЭР толщиной 5–7 нм нередко непосредственно переходят в ядерную мембрану.

Различают два типа ЭР — гранулярный и агранулярный.

Гранулярный (шероховатый) ЭР несет на своих мембранах прикрепленные рибосомы. Состоит из канальцев и уплощенных цистерн. На срезах под электронным микроскопом выявляется, как правило, в виде профилей шириной 20–50 нм, состоящих из двух более или менее параллельных

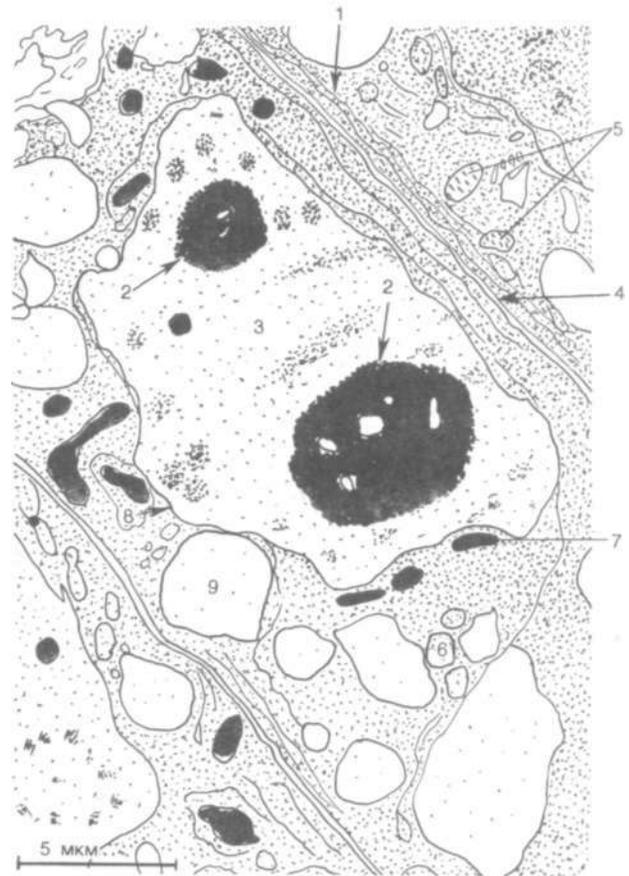


Рис. 22. Продольный разрез молодых клеток в кончике корня табака — *Nicotiana tabacum* (по К. Эсау, 1980); 1 — эндоплазматический ретикулум; 2 — ядрышко; 3 — ядро; 4 — клеточная оболочка; 5 — митохондрия; 6 — липидная глобула; 7 — пластид; 8 — ядерная оболочка; P — вакуоль

замкнутых мембран с прикрепленными со стороны гиалоплазмы рибосомами (рис. 22, 1; рис. 23). Такая картина имеет вид сечения плоских трехмерных тел *цистерн*, или *ламелл* (лат. *lamella* + *пластинка*), два измерения которых выявляются на срезах. Цистерны ЭР обычно продырявлены многочисленными «окнами».

Количество цистерн гранулярного ЭР сильно колеблется в зависимости от типа клеток и стадии их развития, однако все живые клетки их содержат. Гранулярный ЭР выполняет в клетке ряд важных функций, прежде всего синтез белков на прикрепленных к мембране снаружи полирибосомах. Синтезированные белки здесь изолируются от других белков клетки путем переноса их

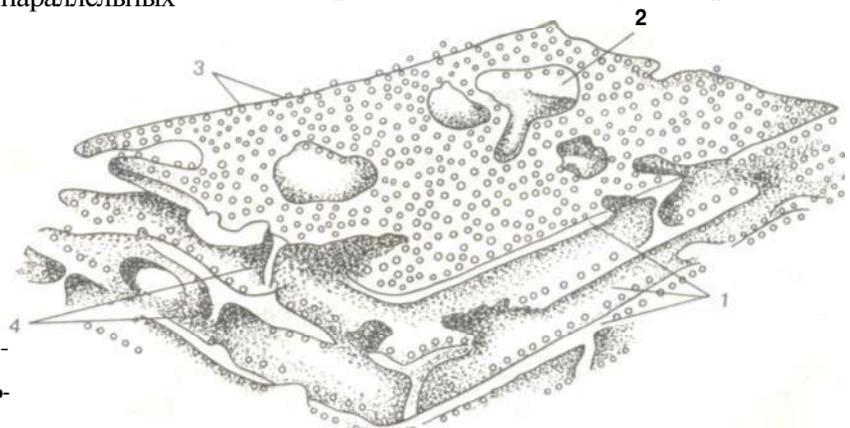


Рис. 23. Трехмерная схема цистерн гранулярного ретикулума:

1 — цистерна гранулярного ЭР; 2 — «окно» в ретикулярной цистерне; J — рибосомы; 4 — метрике

ЖЧ
л/в «?

iv.":!-;

«••фБ*

МБ>К_____ММ ' - Ж '
1;3fсg&

через мембрану канала ЭР и либо выводятся из клетки наружу, либо трансформируются в комплекс Гольджи. По ЭР может идти направленный транспорт ионов и макромолекул внутри клетки и между ними (вероятно, по плазмодесмам). Гранулярный ЭР концентрирует синтетическую деятельность по образованию строительного материала клеточных мембран, а также взаимосвязывает все структурно-функциональные единицы клетки.

Предполагают, что гранулярный ЭР участвует в производстве вакуолей, диктиосом, лизосом, микротел.

Агранулярный (гладкий) ЭР лишен рибосом. Он состоит из сильно ветвящихся канальцев и мелких вакуолей диаметром 50—100 нм, по-видимому, является производным гранулярного ЭР. Отмечено, что в ряде случаев их мембраны непосредственно переходят друг в друга. Основные функции выяснены не до конца. Известно, что агранулярный ЭР участвует в синтезе триглицеридов и образовании большей части липидов клетки, в обмене некоторых полисахаридов, накоплении и выведении из клетки ядовитых веществ. Сильно развит лишь в клетках, секретирующих небелковые продукты (эфирные масла, смолы, каучук), где он участвует не только в их синтезе, но и в транспорте.

Эндоплазматический ретикулум очень раним, при неблагоприятных факторах он быстро теряет рибосомы и разрушается. Однако благодаря способности к быстрым перестройкам может восстанавливаться.

В отношении происхождения ЭР наиболее приемлемой в настоящее время является точка зрения, что он возникает в процессе онтогенеза из ядерной оболочки (А. Фрей-Висслинг и К. Мюлеталер, 1968). Авторы не раз наблюдали на электронных микрофотографиях, как тяжи ЭР переходят в ядерную оболочку и как от этой оболочке ответвляются разнообразные по форме выросты, уходящие в плазму (рис. 24).

РИБОСОМЫ

Рибосомы представляют органоид клетки, осуществляющий биосинтез белка. Открытие рибосом связано с детальным исследованием гранулярной плазмы железистых клеток животных, интенсивно окрашивающейся основными красите-

А*с. 24 Оболочка ядра в клетке корня клешевины (*Ricinus communis*) Связь между ядерной оболочкой (1) и эндоплазматическим ретикулом (2). Участок оболочки ядра, связанный с ЭР, обозначен стрелками (по К. Фрей-Вислингу и др., 1968)

лями. В 1943 г. А. Клод, занимаясь дифференциальным центрифугированием клеточных гомогенатов (выделение определенного количества клеточных органоидов в чистом виде), обнаружил частицы, богатые нуклеиновыми кислотами. А. Клод назвал эти частицы *микросомами*, что привело к терминологической путанице, так как то же название в 1880 г. дал Дж. Ганштейн микроскопическим частицам растительных клеток, которые теперь известны как сферосомы. Через какое-то время микросомы назвали гранулами. После того как Г. Палладе (1959) установил, что частицы состоят приблизительно наполовину из рибонуклеиновой кислоты — РНК и белка, их назвали *рибосомами*, т. е. тельцами, содержащими РНК.

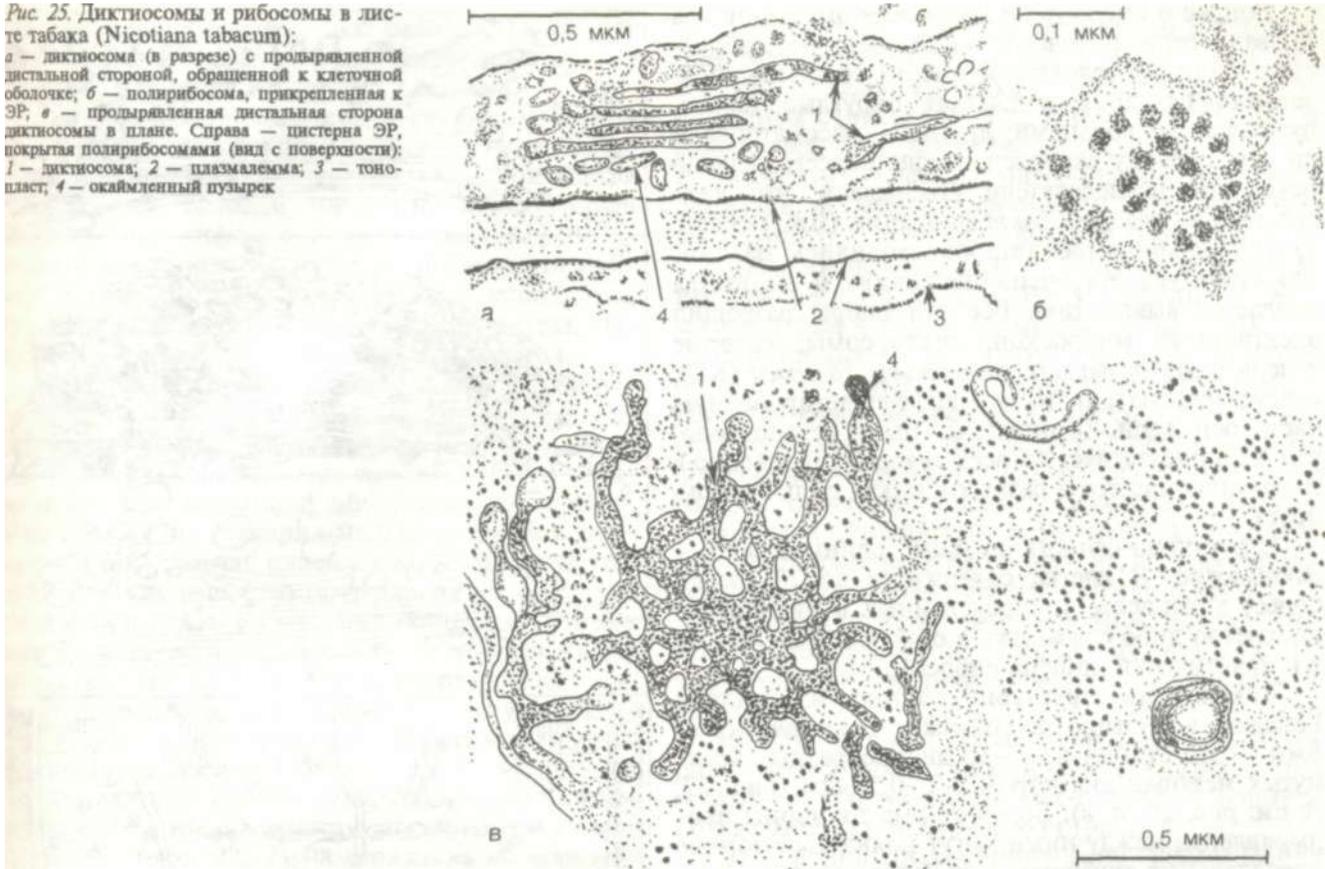
Исследования последних 15—20 лет показали, что рибосомы являются обязательным компонентом всех растительных и животных клеток, выполняющим настолько специфические функции, что их заслуженно относят к органоидам.

Каждая клетка содержит десятки тысяч или миллионы этих крошечных, размером 20—30 нм, *округлых рибонуклеопротеидных частиц* (рис. 25, б, в справа). Часть их находится в свободном состоянии, но в клетках эукариот большинство рибосом прикреплено к мембранам ЭР. Здесь они часто образуют *полирибосомы*, содержащие от нескольких рибосом до десятков их. Полирибосомы возникают в результате того, что несколько рибосом присоединяются к одной молекуле информационной РНК (иРНК), несущей информацию о первичной структуре белка.

Наиболее изучены рибосомы одной из бактерий — кишечной палочки. Ее рибосомы получают в чистом виде при помощи ультрацентрифугирования тонко измельченных бактериальных клеток. Сначала оседают крупные частицы, которые удаляют. Затем при очень больших скоростях вращения оседают рибосомы. Скорость их оседания 70 S (S — единица Сведберга, характеризующая скорость оседания). Рибосомы 70 S состоят из двух субчастиц, размер которых характеризует скорость их оседания: 30 S и 50 S. Свойственны они клеткам *прокариот*, а также хлоропластам и митохондриям.

В цитоплазме клеток *эукариот* присутствуют преимущественно рибосомы 80 S, состоящие из субчастиц 40 S и 60 S, которые часто называют малая и большая субчастица (рис. 26).

Рис. 25. Диктиосомы и рибосомы в листе табака (*Nicotiana tabacum*):
 а — диктиосома (в разрезе) с продырявленной дистальной стороной, обращенной к клеточной оболочке; б — полирибосома, прикрепленная к ЭР; в — продырявленная дистальная сторона диктиосомы в плане. Справа — цистерна ЭР, покрытая полирибосомами (вид с поверхности); 1 — диктиосома; 2 — плазмалемма; 3 — тонопласт; 4 — окаймленный пузырек



Как уже было сказано, в состав рибосом входят рРНК (рибосомальная РНК) и белки. рРНК высокомолекулярна и составляет около 80 % всех клеточных РНК. Молекулы рРНК составляют 50–60 % массы рибосом и образуют ее структурный каркас. Каждый из белков рибосомы представлен в ней одной молекулой, т. е. на одну рибосому приходится несколько десятков разных белков. Большинство белков специфически связано с определенными участками рРНК. Некоторые белки входят в состав рибосом только во время биосинтеза белка. В рибосомах 80 S есть еще один класс РНК — низкомолекулярная РНК (км РНК), локализованная в 60 S субчастице.

Интенсивность синтеза белка в клетке определяется количеством полирибосом. В эукариот-

ных клетках часть рибосом связана специальными белками большой субчастицы с мембранами ЭР. Эти рибосомы синтезируют в основном белки, которые поступают в комплекс Гольджи. Рибосомы, расположенные в гиалоплазме, синтезируют белки для собственных нужд клетки. У эукариот рибосомы образуются в ядрышке. На ядрышковой ДНК синтезируются предшественники рРНК, которые покрываются поступающими из цитоплазмы рибосомальными белками, расщепляются до нужных размеров и формируют рибосомные субчастицы, которые выходят в цитоплазму. Полностью сформированных рибосом в ядре нет. Несмотря на успехи в изучении рибосом, механизм их работы во многом еще непонятен и интенсивно исследуется.

Относительно происхождения рибосом в литературе особенно подчеркиваются некоторые факты, которые говорят в пользу их ядерного происхождения. Хотя вопрос неясен до настоящего времени.

КОМПЛЕКС ГОЛЬДЖИ

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи, пластинчатый комплекс) — клеточный органоид, выполняющий ряд важных функций. Еще в конце прошлого столетия (1898) итальянский исследователь Гольджи описал обнаруженные им под световым микроскопом в нервных клетках сетчатки образования, окрашивающиеся нитратом серебра и осмиевой кислотой. Эти образования получили название *диктиосом* (греч. *diktyon* — сеть) и вскоре были обнаружены в других клетках.

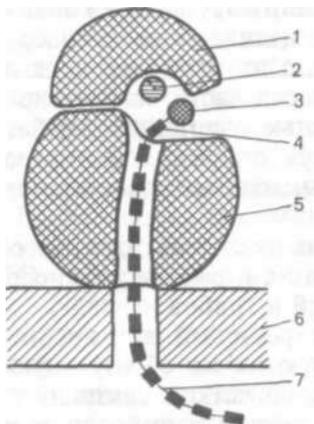


Рис. 26. Схема строения рибосомы, сидящей на мембране ЭР: 1 — малая субъединица; 2 — иРНК; 3 — аминоацил тРНК; 4 — аминокислота; 5 — большая субъединица; 6 — мембрана ЭР; 7 — синтезируемая полипептидная цепь

Вопрос о структуре и природе этого органоида вызвал среди цитологов ожесточенную дискуссию. Одни исследователи вместо сетчатых образований находили в клетках округлые тельца, окаймленные кольцами; другие — рассматривали его как систему вакуолей, и еще совсем недавно некоторые исследователи утверждали, что диктиосомы — это *артефакт* фиксации (Дж. Бейкер, 1957). Большинство авторов сошлись на том, что структура эта очень изменчива и не всегда поддается выявлению. Все эти споры разрешил электронный микроскоп: диктиосомы, которые теперь чаще называют *комплексом Гольджи* (КГ), следует рассматривать как дифференцированную часть основной цитоплазмы. Было установлено, что КГ присутствует во всех эукариотных клетках и что строение его в разных клетках сильно варьирует.

Структурно-функциональная единица КГ — *диктиосома*. В клетке содержится до 20 (редко более) диктиосом, распределенных в цитоплазме дискретно либо связанных в общую сеть. Область КГ практически лишена рибосом.

Диктиосома структурно состоит из цистерн Гольджи и пузырьков Гольджи. *Цистерны Гольджи* — это стопки из 3–12 дискообразных замкнутых мембран диаметром 0,2–0,5 мкм (рис. 27, А; см. рис. 25, а, в). Более старые цистерны продырявлены; между ними могут появляться тонкие параллельные трубчатые или фибриллярные элементы (рис. 27, Б).

Пузырьки Гольджи отщепляются от цистерн, диаметр их около 20 нм; как правило, количество их в цитоплазме клетки от нескольких сотен до тысяч. Пузырьки движутся к плазмалемме, на некотором расстоянии от цистерн Гольджи они укрупняются и имеют вид довольно крупных прозрачных вакуолей (см. рис. 27, А).

Об активности клетки можно судить по количеству диктиосом и особенно пузырьков Гольджи: в активно функционирующих клетках цитоплазма «как бы пенится» от огромного количества пузырьков.

Как правило, в клетке все диктиосомы имеют сходную морфологию, функционируют синхронно и, таким образом, составляют единое целое — комплекс, или аппарат, Гольджи.

Типичные диктиосомы обнаружены не во всех растительных клетках: их нет в зрелых сидовидных элементах флоэмы, фотосинтезирующих клетках некоторых покрытосеменных, в нектарниках ряда видов.

По мнению большинства исследователей, комплекс Гольджи — производное ЭР. Как видно на рис. 27, В, на одной стороне стопки цистерн (формирующейся) слияние отдельных частей ЭР (пузырьков или отдельных участков) ведет к формированию новых цистерн Гольджи. Из ЭР с пузырьками или через трубчатые соединения продолжают поступать вещества, и в цистернах диктиосом образуются специфические соединения («секрет»). Одновременно происходит перестройка мембран: тонкая (6 нм) мембрана ретикулума превращается в более толстую (8 нм) и более плотную мембрану с иным составом липи-

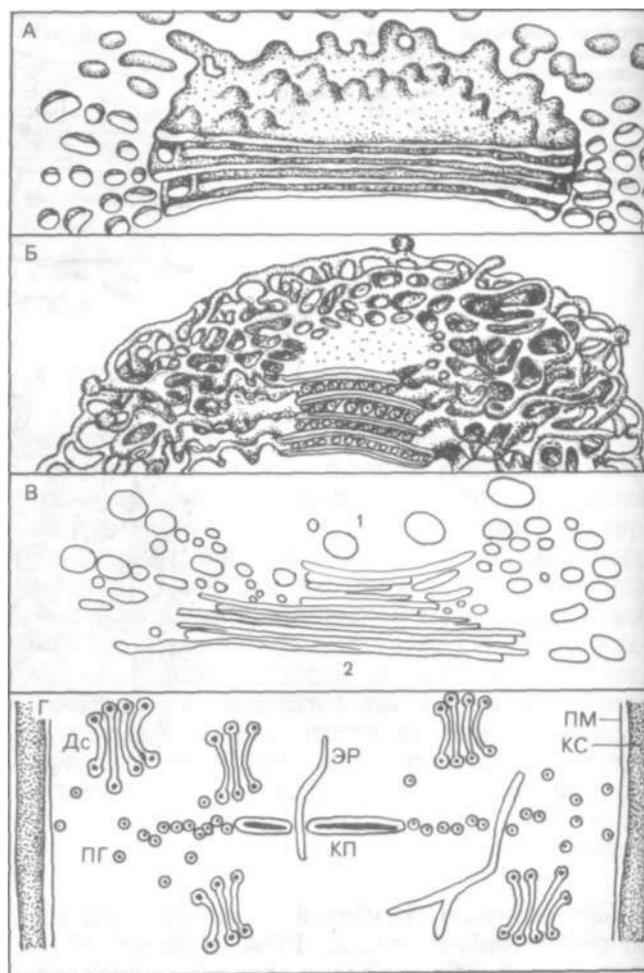


Рис. 27. Комплекс Гольджи:

А, Б — модели диктиосом растительной клетки; В — диктиосома с различными формирующейся (1) и секреторной (2) сторонами; Г — образование клеточной пластинки при делении растительной клетки (Дс — диктиосома; ЭР — эндоплазматический ретикулум; ПМ — плазматическая мембрана; КП — клеточная пластинка; ПГ — пузырьки Гольджи; КС — клеточная стенка)

дов и белков, сходную с плазмалеммой. Липиды поступают из агранулярного ретикулума, а белки — частично из гранулярного ЭР, а частично от свободных полисом. Зрелые цистерны с измененной мембраной, заполненные «секретом», на *секреторной стороне* стопки формируют пузырьки, или вакуоли, Гольджи, несущие секрет (у быстро работающих диктиосом весь процесс длится от 20 с до 20 мин). Пузырьки Гольджи подходят к плазмалемме, изливают свое содержимое в оболочку клетки, а их мембрана включается в плазмалемму, которая часто вследствие этого приобретает волнистые очертания. Аналогичным образом они могут опорожняться и во внутренние компартменты, например в секреторные вакуоли растений.

Однако, как оказалось, этот своеобразный процесс образования и работы диктиосом характерен для водорослей и грибов.

У высших растений диктиосомы тоже часто дифференцируются на образующую и секреторную стороны, но четкой связи их с ЭР не установлено и механизм выработки и передачи «секрета» недостаточно выяснен.

Неясен до сих пор процесс увеличения числа диктиосом в клетке. Некоторые ученые считают,

что при делении клетки КГ распадается на отдельные диктиосомы, которые беспорядочно распределяются между дочерними клетками.

Выяснение выполняемых КГ функций — одна из сложнейших задач цитологии, имеющая длительную историю. В последние годы благодаря современным методам цитологии (электронная микроскопия, дифференциальное центрифугирование и анализ изолированных органелл, цитохимия, автордиография и др.) удалось установить, что диктиосомы являются центрами синтеза, накопления и транспортировки полисахаридов.

Цистерны Гольджи активно извлекают моносахариды из основного вещества плазмы, и-синтезируют из них олиго- и полисахариды. В клетках образуются протопектин и гемицеллюлоза для клеточной ободочки, реже целлюлоза, а также полисахаридная слизь (слизь корневого чехлика, ловчая слизь насекомоядных растений). Все эти вещества доставляются к оболочке клетки пузырьками Гольджи, мембрана которых идет на пополнение плазмалеммы, а содержимое на построение новых участков клеточной оболочки. Эти процессы характерны для растущих клеток, в связи с чем молодые растяжимые клетки переполнены диктиосомами.

При делении клетки пузырьки Гольджи скапливаются на новой границе между клетками и сливаются (рис. 27, Г); содержимое их образует первичную клеточную стенку (срединную пластинку).

Кроме функции синтеза и секреции полисахаридов, КГ, предположительно, участвует в распределении и внутриклеточном транспорте некоторых белков (ферментативного характера), синтезируемых элементами гранулярного ретикулума, а также может быть причастен к образованию вакуолей и лизосом в комплексе с другими органоидами.

МИТОХОНДРИИ

Митохондрии (греч. *mitos* — нить и *chondrion* — зернышко, крупинка) — органоида эукариотной клетки. Долго оставались вне внимания цитологов вследствие небольших размеров, нестойкости к некоторым распространенным фиксаторам, содержащим спирт и уксусную кислоту. Кроме того, в живой клетке они не видны, так как являются оптически пустыми.

Открыли митохондрии независимо друг от друга В. Флемминг (1882) и Р. Альтман (1890), который описал их под названием биобластов. В 1897 г. К. Бенда назвал их митохондриями. У растений митохондрии впервые обнаружил Ф. Мевес (1904), наблюдавший их в клетках тапетума пыльников *Nymphaea*.

Следует отметить, что существовало около 50 разных названий этого органоида, что связано с его морфологическими особенностями. Например, *хондриоконты* (мелкие палочки), *хондриомиты* (зерна в четковидных рядах), *хондриосомы* (гранулы), *митосомы* (нитевидные структуры) и т. д. Все эти названия были изъяты из литера-

туры после того, как установили, что митохондрии разнообразны по форме и могут иметь вид зернышек, палочек, тонких нитей, гантелей, чашевидных структур и т. д. У ряда простейших и водорослей они часто ветвятся, образуя сети. В некоторых клетках митохондрии постоянно движутся и меняют форму. Длина органоида варьирует от 1 до 10 мкм, диаметр в среднем 0,1—0,5 мкм, число в клетке колеблется в широких пределах — от 1 до 100 000. Совокупность всех митохондрий в клетке называется *хондриомом*.

Значительные успехи в изучении митохондрий были достигнуты за последние 15—20 лет; важнейшую роль в этом сыграли электронная микроскопия, давшая возможность выявить их специфическую ультраструктурную организацию, и разработка методов биохимического анализа этих органоеидов. Результаты исследований показали, что органоеид один из наиболее наглядных примеров структурно-функционального единства.

Митохондрии — неотъемлемые компоненты всех клеток растений и животных, строение их универсально, различия наблюдаются только в деталях.

На ультратонких срезах фиксированных клеток под электронным микроскопом митохондрии обычно имеют овальную или округлую форму и обладают сложной структурой (рис. 28).

Электронно-микроскопические исследования показали, что митохондрии ограничены оболочкой (толщиной 7—10 нм), состоящей из двух мембран — наружной и внутренней. Между ними находится перимитохондриальное пространство, а внутри митохондрии — матрикс (рис. 29, Б).

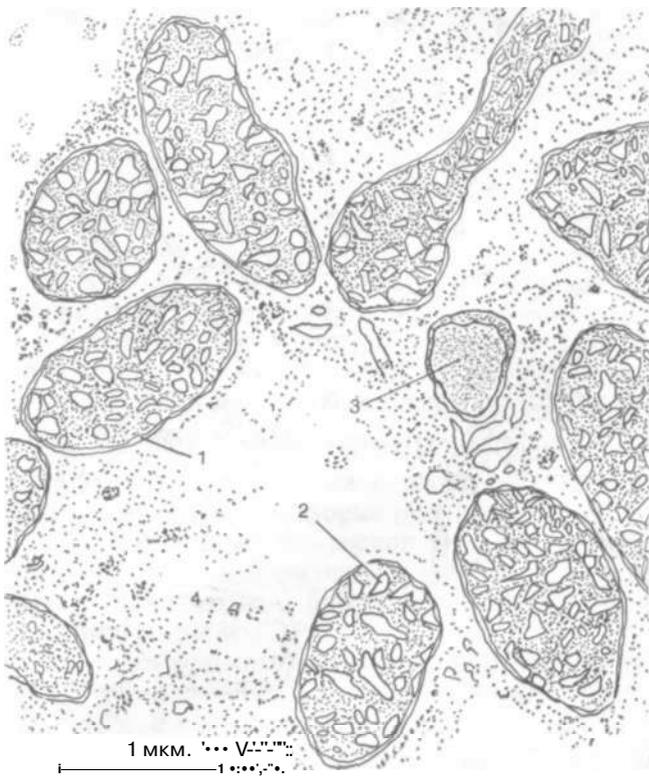


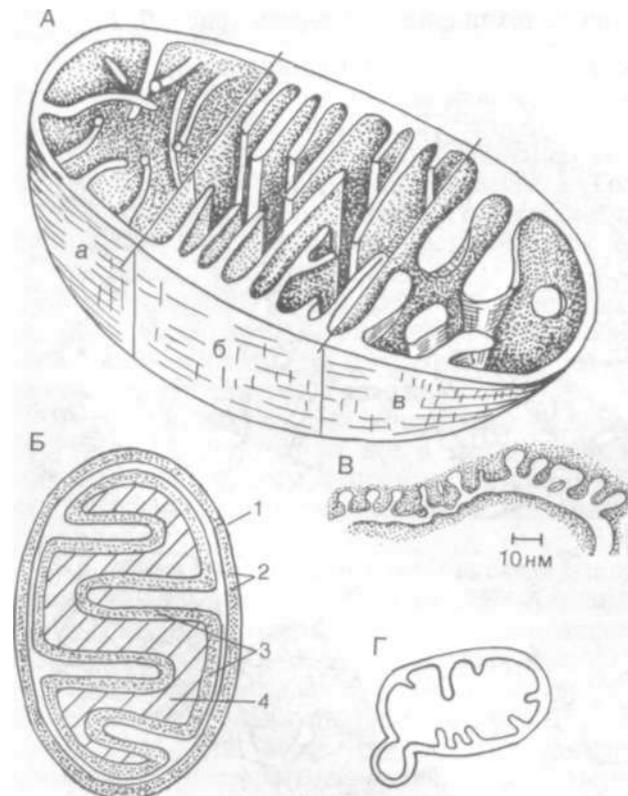
Рис. 28. Микрофотография митохондрии в клетке табака — *Nicotiana tabacum* (по К. Эсау, 1980); 1 — оболочка митохондрии; 2 — криста; 3 — липидная глобула; 4 — рибосомы

Наружная мембрана проницаема для неорганических ионов и для относительно крупных молекул, в частности аминокислот, сахарозы и т. д. Столь высокую проницаемость можно объяснить наличием туннельных белков с широкими порами. Поэтому наружная мембрана регулирует поступление веществ в митохондрию и их выведение.

Внутренняя мембрана образует многочисленные выросты; в большинстве случаев это *листовидные кристы* (лат. *crista* — гребень); у многих простейших и в некоторых клетках млекопитающих — *трубочки (тубулы)*; а у многих растений — часто *кармановидные мешочки* (рис. 29, А). К внутренней мембране митохондрий со стороны матрикса присоединены элементарные частицы, получившие название *оксисом* или гребневидных частиц, с округлой головкой диаметром 7—9 нм на ножке длиной 4 нм (рис. 29, В); в количестве до 400 на 1 мкм². Внутренняя мембрана с кристами очень богата белками (до 70 %), в нее входят фосфолипиды (до 20 %), обладает строго специфической проницаемостью и системами активного транспорта.

Матрикс митохондрий представлен тонкогранулярным веществом различной электронной плотности. В матриксе встречаются рибосомы более мелкие, чем в гиалоплазме, фибриллы митохондриальной ДНК, промежуточные продукты обмена, а также многочисленные ферменты.

Сравнительно недавно исследователям удалось выяснить значение митохондрий в Жизнедеятель-



Лс. 29. Митохондрии: А — три различных типа внутренней структуры митохондрий (и — тубулярный; б — с кристами; в — с мешочковидными карманами); Б — разделение митохондрий на компартименты (1 — наружная мембрана; 2 — перимитохондриальное пространство; 3 — внутренняя мембрана; 4 — матрикс); В — мембрана крист с прикрепленными к ней оксисомами; Г — образование промитохондрий путем отпочкования в клетке мха

ности клетки. Прежде всего было выявлено, что на внутренней мембране митохондрий локализованы многочисленные ферменты. Это делает понятным биологическое значение ее резко увеличенной поверхности. Опыты *in vitro* показали, что в митохондриях сосредоточены ферменты *цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса)*, а также *флавопротеиды* и *цитохромы*. Это свидетельствует о том, что митохондрии являются *дыхательными центрами* клетки, чем объясняется их обязательное присутствие во всех клетках с аэробным дыханием. Понятны в связи с этим результаты классического опыта, когда из клеток с помощью микрохирургических манипуляций изымалось ядро, а клетки продолжали дышать.

Замечено, что при анаэробном дыхании митохондрии исчезают и одновременно в клетках возникает мощно развитая система мембран ЭР.

Основная функция митохондрий — образование энергии (около 95 % в животной клетке и несколько меньше в растительной и грибной). *Первичная форма* накопления энергии выражается электрохимическим потенциалом, возникающим на внутренней мембране органоида. Большая часть энергии сразу же расходуется на синтез АТФ из АДФ, часть непосредственно используется на активный транспорт через мембрану (например, ионов кальция) или на выработку тепла. Молекулы богатой энергией АТФ выходят из митохондрий и используются для поддержания процессов жизнедеятельности клетки — поглощения, выделения, различных синтезов, деления и т. д. При этом АТФ превращается в АДФ, которая опять поступает в митохондрии.

Источником энергии являются процессы окисления различных веществ (главным образом Сахаров). Окисление, осуществляющееся в растительной клетке *в процессе дыхания* (тканевого или клеточного), сопровождается выделением большого количества энергии, которая консервируется в митохондриях путем образования АТФ в результате связывания фосфата с адениловой кислотой. Присоединение остатка фосфорной кислоты к АДФ при синтезе АТФ в митохондриях носит название *окислительного фосфорилирования*.

Процесс окисления очень сложный, состоит из многих химических реакций, протекает при участии многочисленных ферментов и носит ступенчатый характер. Ферменты окисления закреплены на внутренней мембране митохондрии в определенном порядке, который обеспечивает ступенчатое возрастание окислительно-восстановительного потенциала.

В общих чертах поэтапность процессов окисления (тканевого или клеточного дыхания), начинающихся с окисления образующейся в цитоплазме при гликолизе *пировиноградной кислоты* и заканчивающихся образованием CO_2 и H_2O , можно представить следующим образом. *Первый этап* — расщепление *пирувата* (анион пировиноградной кислоты $\text{CH}_3\text{COCO}_2^-$ или соль этой кислоты) и реакции цикла трикарбоновых кислот — происходит в матриксе; *второй этап* — перенос электронов от водорода по цепи дыхательных

ферментов на кислород и синтез АТФ (окислительное фосфорилирование) — на внутренней мембране митохондрий.

Вода, образующаяся при дыхании, остается в клетке, а СО₂ диффундирует из протопласта и может использоваться в фотосинтезе. Поэтому внешне дыхание выражается в поглощении кислорода и выделении углекислого газа.

Ультраструктура митохондрий зависит от физиологического состояния клетки и организма: высокая степень развития структур внутренней мембраны говорит об активности органоида.

Растительные клетки обычно содержат меньше митохондрий, внутренняя мембрана их развита слабее, интенсивность дыхания и накопления АТФ в них ниже, чем в животных клетках. По поводу увеличения числа митохондрий в клетке большинство исследователей склоняется к тому, что эти органоиды способны делиться (перешнуровываться) или отпочковываться (рис. 29, Г). В пользу этой точки зрения свидетельствует наличие в митохондриях собственных ДНК, РНК, которые, несомненно, кодируют и воссоздают часть наследственной информации, определяющей воспроизводство и рост органоида.

В клетке митохондрии развиваются под контролем ядра. Одна из гипотез происхождения митохондрий предполагает их ядерное происхождение. Будущий органоид возникает на ранних этапах онтогенеза как пузырек, образованный двумембранной ядерной оболочкой, и затем дифференцирует свою структуру (П. Белл, 1961). В связи с этим вопрос о происхождении митохондрий до сих пор до конца не выяснен, и они, вероятно все же, являются полуавтономными органоидами.

ПЛАСТИДЫ

Пластиды (греч. plastides — создающие, образующие, от plastós — вылепленный, оформленный) — органоиды, содержащиеся только в растительной клетке. Совокупность всех пластид клетки носит название *пластидом*.

Термин «пластиды» ввел немецкий ботаник А. Шимпер (1856—1901), он же предложил их классификацию. Пластиды хорошо различимы в световой микроскоп. Каждая пластид ограничена двумя элементарными мембранами; для многих характерна более или менее сложная система внутренних мембран, погруженных в матрикс, или строму. Пластиды разнообразны по форме, размерам, строению, функциям. По А. Шимперу, классификация которого в настоящее время общепринята, по окраске различают пластиды зеленые — *хлоропласты*; желто-оранжевые и красные — *хромопласты* и бесцветные — *лейкопласты*.

Пластиды имеют единое происхождение в онтогенезе от *пропластид* (эмбриональных пластид) меристематических клеток. В зависимости от типа ткани они развиваются в один из трех типов пластид. Возможны взаимные превращения пластид в онтогенезе вида. Обычно в клетке содержится только один из типов пластид.

Хлоропласты (греч. chloros — зеленый и plastós — вылепленный). Широко распространены у низших и высших растений.

С изобретением светового микроскопа ученые обнаружили в листьях растений зеленые структуры, названные вначале хроматофоры, а затем хлоропласты. Впервые описаны итальянским ученым А. Компаретти в 1791 г.

В 1799 г. Дж. Инген-Хауз установил, что для ассимиляции растениями СО₂ необходимы свет и зеленый пигмент хлорофилл. Так было определено физиологическое значение хлоропластов — *фотосинтез*, т. е. преобразование энергии света в химическую энергию органических веществ, прежде всего углеводов, которые эти пластиды синтезируют из бедных энергией веществ — СО₂ и Н₂О.

Хлоропласты имеются в клетках, находящихся на свету, у высших растений — в листьях, молодых стеблях, плодах. Именно они и придают зеленую окраску растениям, так как несут в своем составе хлорофилл.

Благодаря хлоропластам, точнее хлорофиллу, Землю называют зеленой планетой. Среди высших растений хлорофилл отсутствует у паразитов и некоторых сапрофитов, а также у растений, растущих в темноте. Такие растения имеют бледно-желтую окраску, вместо типичных хлоропластов в них находятся измененные пластиды — *этиопласты* и называются этиолированными (фр. etiolier — делать хилым). Это объясняется тем, что синтез хлорофилла происходит только на свету.

Кроме того, все хлоропласты содержат *каротиноиды*: оранжево-красные *каротины* (углеводороды) и желтые, реже красные *ксантофиллы* (окисленные каротины). В зеленых листьях они маскируются хлорофиллом и становятся заметными при его разрушении (например, осенью или при заболеваниях).

У красных и сине-зеленых водорослей встречаются также *фикобилины*: голубой фикоцианин и красный фикоксантин. У бурых водорослей хлоропласты окрашены в коричневый цвет благодаря ксантофиллу и фикоксантину («*феопласты*»), а у красных водорослей — в красный благодаря фикоксантину и фикоцианину («*родопласты*»).

Хлоропласты высших растений имеют округлую, овальную, чаще линзовидную форму. У низших растений роль фотосинтезирующего аппарата выполняют *хроматофоры* (греч. chroma, род. п. chromatós — цвет, краска и phoros — несущий), очень изменчивые по форме (рис. 30).

В электронный микроскоп форма некоторых хлоропластов линзовидная, в углублениях находится гиалоплазма с рибосомами, иногда митохондрии, элементы ЭР.

Число и размеры хлоропластов зависят от рода растений. В среднем длина их 5—10 мкм, ширина 2—4 мкм. В клетках высших растений их от 15 до 50. Общая численность хлоропластов в растении огромная, например во взрослом дереве их может быть сотни миллиардов. Количество пластид ограничивается размерами: чем крупнее хлоропласты, тем меньше их в клетках, и наоборот. Разме-

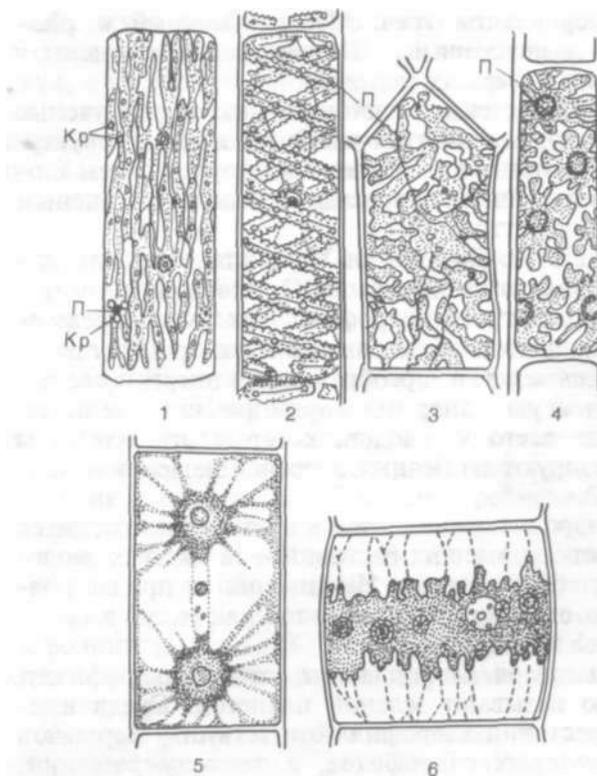


Рис. 30. Хроматофоры водорослей: 1 — сетевидный (зеленая водоросль эндогониум); 2 — спирально-ленточный (спирогира); 3 — дольчатый (бурая водоросль эктокарпус); 4 — зубчатый (красная водоросль родохортон); 5 — звездчатый (зигнема); 6 — дольчатый (драпарнольдия); П — пиреноиды; Кр — крахмальные зерна

ры хлоропластов во многом зависят от внешних условий: у тенелюбивых растений хлоропласты крупнее, богаче хлорофиллом, чем у растений освещенных мест.

Обычно органоиды равномерно распределены по цитоплазме, но способны к движению, меняя свое положение в клетке в зависимости от условий освещения и под влиянием химических, механических или температурных раздражителей. Вообще хлоропласты располагаются в клетке так, что улавливают наилучшим образом свет, не подвергаясь вместе с тем действию прямых солнечных лучей.

Чаще всего хлоропласты располагаются в цитоплазме таким образом, что одна из их плоских сторон обращена к оболочке; особенно много хлоропластов скапливается около межклетников, заполненных воздухом. При рассеянном освещении хлоропласты сосредотачиваются ближе к наружной оболочке органа, при прямом — они либо поворачиваются к лучам ребром, либо располагаются на боковых стенках.

Является ли движение пластид активным или они переносятся током цитоплазмы пассивно, до конца не выяснено.

Химический состав хлоропластов довольно однообразен. Для хлоропластов высших растений можно привести такое соотношение: белок — около 50 %, липиды — 31,8, хлорофилл — 9—10, каротиноиды — 1—2 % и небольшое число нуклеиновых кислот (ДНК, РНК), ферментов.

Хлорофилл — основное вещество хлоропластов, которое определяет специфику функционирования данного органоида. Это сложное органиче-

ское соединение с молекулярной массой 265 000, обычно находящееся в комплексе с белками. По химическому строению хлорофилл представляет собой сложные магнийорганические соединения, близкие к красящему веществу гемоглобина крови — гему. В хлорофилле атом магния связан с атомами азота пиррольных ядер аналогично тому, как в молекуле гема связан атом железа.

В настоящее время известны пять форм хлорофилла — *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, которые несколько отличаются друг от друга химическим составом и окраской.

Более широко распространены хлорофилл *a* ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$) — сине-зеленый пигмент и хлорофилл *b* ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$) — желто-зеленый. Они были выделены в 1902 г. русским ученым М. С. Цветом с помощью разработанного им хроматографического метода. Хлорофилл *a* обнаружен у всех зеленых растений, причем содержится в значительно большем количестве, чем все остальные формы хлорофилла. Хлорофилл *b* присутствует в хлоропластах всех высших растений, но не обнаружен у многих водорослей. Другие формы хлорофилла встречаются редко. В настоящее время разработан способ получения хлорофилла синтетическим путем в лабораторных условиях.

Строение хлоропластов довольно сложно, но J имеет много сходства у разных растений. Уже в световой микроскоп хорошо видно, что хлоропласты не являются совершенно гомогенными, в них наблюдаются темные зернышки, расположенные упорядоченно. Тонкая структура хлоропластов была детально изучена в электронный микроскоп. Хлоропласты отделены от цитоплазмы двойной мембраной (рис. 31, А, 2, Б, 1, 2), обладающей избирательной проницаемостью и окружающей бесцветную строму, или матрикс (рис. 31, А, 8; Б, 7). Внутренняя мембрана, вставая в матрикс, образует систему основных структурных единиц хлоропластов в виде уплощенных замкнутых карманов (мешков, цистерн) — *тилакоидов* (греч. *tilakdides* — мешковидный) (рис. 31, Б, б), в мембране которых локализованы пигменты: основной — хлорофилл и вспомогательные — каротиноиды. Группы дисковидных тилакоидов образуют наподобие стопки монет *граны* (лат. *granum* — крупинка) (рис. 31, А, б; Б, 6). Граны бывают величиной 0,3—0,5 мкм и видны в световой микроскоп. Количество их в хлоропластах высших растений может достигать 40—60, иногда до 100—150.

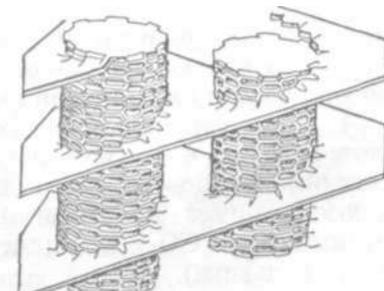
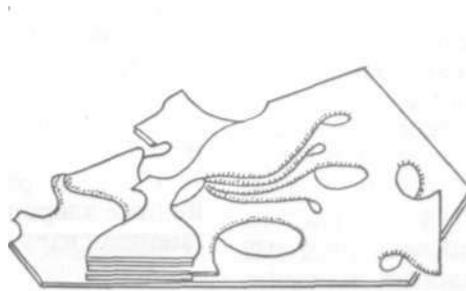
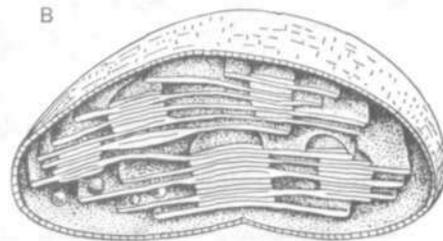
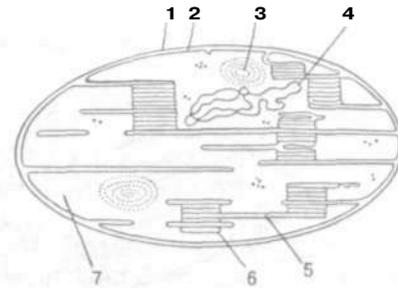
Хлоропласты от края до края пронизаны длинными тилакоидами стромы — *фретами*, уплощенными канальцами, связывающими между собой тилакоиды гран (рис. 31, А, 5; Б, 5). Между гранами фреты сетевидно переплетены.

Смежные тилакоиды в гранах настолько тесно прижаты друг к другу, что их мембраны образуют двойные слои в виде *перегородок*, разделяющих соседние полости тилакоидов. Исследования структуры тилакоидов показали, что они не являются изолированными единицами, а связаны друг с другом таким образом, что их полости оказываются непрерывными (рис. 31, В, Г).

Мембраны хлоропластов состоят примерно из

Рис. 31. Хлоропласты:

А — микрофотография хлоропластов в мезофилле ржи (*Secale sp.*): 1 — оболочка клетки; 2 — оболочка хлоропласта; 3 — граны; 4 — тилакоид; 5 — межгранные тилакоиды; 6 — пластоглобуль; 7 — рибосомы хлоропластные; 8 — участок ДНК хлоропласта; 9 — плазмалемма; 10 — митохондрия; 11 — пероксисома; Б — строение хлоропласта (схема): 1 — внешняя мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — крахмальное зерно; 4 — ДНК; 5 — тилакоиды стромы (фреты); 6 — тилакоид граны; 7 — матрикс (stroma); В — хлоропласт в разрезе; Г — две модели взаимоотношений между тилакоидами (а, б — по Д. РауШю, 1970)



одинакового количества липида и белка. Тилакоидные мембраны имеют толщину 7—12 нм и также богаты белком (около 50 % содержится белка — свыше 40 различных белков) и липидами (преобладают гликолипиды, фосфолипиды и специфический сульфолипид).

Хлоропласты содержат мелкие рибосомы; в них часто обнаруживаются лишенные стромы зоны, в которых находится тонкая сеть нитей ДНК (рис. 31, Б, 4). В строме содержатся ферменты, включения особых липидов (пластохинонов) в виде так называемых *пластоглобул* (рис. 31, А, Д), размеры и число которых увеличиваются по мере роста и старения клетки, а также белковые кристаллы и структуры, похожие на микротрубочки гиалоплазмы.

При определенных физиологических условиях хлоропласты образуют и накапливают крахмал (рис. 31, Б, J).

Если лист растет в темноте, возникающие из внутренней мембраны пузырьки превращаются в трубочки, которые сливаются друг с другом и образуют паракристаллическую решетку — *проламеллярное тельце* (рис. 32). Если выросший в темноте этиолированный лист с этиопластидами (т. е. пластидами, несущими проламеллярное тельце) поместить на свет, образуется тилакоидная система.

Прокариоты не имеют хлоропластов, но у них есть многочисленные тилакоиды, ограниченные

плазматической мембраной. Они могут быть трубчатые или пластинчатые (у фотосинтезирующих бактерий) либо в виде пузырьков, долек, уплощенных цистерн (последние у цианобактерий). Хлоропласты водорослей, не имеющие гран, содержат *пиреноиды* — округлые плотные участки стромы, пронизанные небольшим числом тилакоидов (см. рис. 30). Они служат местом отложения крахмальных зерен, капелек жира, которые могут окружать пиреноид.

Основная функция хлоропластов — *фотосинтез* — образование органических веществ из неорганических за счет энергии света. Он состоит из целого ряда химических реакций, каждая из которых катализируется особым ферментом.

В общих чертах фотосинтез — это процесс восстановления углекислого газа воздуха водородом воды с образованием сложных органических веществ (главным образом глюкозы). Главная роль в этом процессе принадлежит хлорофиллу.

Процесс фотосинтеза можно разделить на следующие основные этапы.

1. Поглощение хлорофиллом частиц, несущих световую энергию, — *фотонов* и перенос их на АДФ, которая переходит при этом в АТФ (*фотосинтетическое фосфорилирование*).

2. Фотолиз воды: $H_2O \rightarrow 2H^+ + O^{2-}$.

Реакции 1 и 2 относятся к светозависимым и приурочены к мембранам тилакоидов.

3. Перенос CO_2 воздуха на сахар с пятиугле-



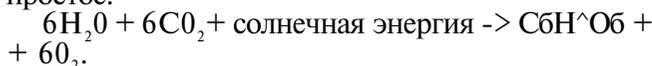
Рис. 32. Микрофотография этиолированного хлоропласта с проламеллярным тельцем в клетке листа сахарного тростника — *Saccharum officinarum* (по W. M. Laetsch, 1980):
1 — тилакоид; 2 — оболочка хлоропласта; 3 — проламеллярное тельце

родной цепью (рибулозо-1, 5-дифосфат) и расщепление возникающего Сб-соединения на две молекулы фосфоглицериновой кислоты.

4. Присоединение к фосфоглицериновой кислоте водорода и восстановление этой кислоты до фосфоглицеринового альдегида, который, будучи триозой, может полимеризоваться до гексозы (ассимиляция CO_2) и регенерировать рибулозу (цикл Кальвина).

Реакции 3 и 4, общий смысл которых заключается в восстановлении уклеислого газа воздуха водородом воды до углеводов, не зависят от света и называются темновыми. Протекают они в стромах хлоропластов, источником энергии служит АТФ.

Суммарное уравнение синтеза глюкозы в процессе фотосинтеза хорошо известно и довольно простое:



Световая энергия превращается здесь в потенциальную химическую энергию, заключенную в молекуле глюкозы. Первичные продукты фотосинтеза (сахароза и крахмал) откладываются в стромах хлоропласта, а затем используются клетками зеленых растений и другими организмами.

Кроме фотосинтеза, в хлоропластах осуществляется синтез АТФ из АДФ, а также синтез и гидролиз липидов, белков, здесь синтезируются ферменты, осуществляющие световую реакцию, и белки мембран тилакоидов. Собственный генетический аппарат и специфическая белоксинтезирующая система, представленная ДНК, РНК и рибосомами хлоропластов, обуславливают относительную автономию органоидов.

По определению В. Г. Александрова (1966), структура хлоропластов высших растений хорошо приспособлена к выполнению их главной функции. Автор выделяет следующие главные моменты:

разделение хлорофиллоносного аппарата на

мелкие пластиды приводит к увеличению активной поверхности;

за счет образования тилакоидов и гран эта поверхность увеличивается еще более;

большая активная поверхность и тонкая пространственная ориентация обеспечивают легкий доступ энергии кванта света и возможность переноса этой энергии к химическим системам, участвующим в фотосинтезе;

структура тилакоидов-камер благодаря пространственному разбещению позволяет независимо осуществлять один и тот же комплекс реакций фотосинтеза;

свободное передвижение хлоропластов по клетке позволяет наиболее эффективно улавливать кванты света, а отсюда создает наиболее благоприятные условия для фотосинтеза.

Изучением фотосинтеза, а также структуры и функции хлоропластов много лет занимался К. А. Тимирязев. В наши дни проблема фотосинтеза изучается научными школами, созданными Ю. С. Насыровым, А. А. Ничипорович, в Беларуси — Т. Н. Годневым; за рубежом — Л. Н. Беллом, Р. Клейтоном, Дж. Эдвардом, Д. Уокером, Д. О. Холлом, К. В. Рао.

Структура хлоропласта меняется в процессе роста и дифференциации клетки. В молодых листьях хлоропласты имеют обычно тонкогранулярную структуру, меньшее количество внутренних мембран; в развитых листьях наблюдаются типичные хлоропласты, при старении структура органоидов нарушается и деградирует.

Хлоропласты — сравнительно нежные непрочные структуры. При неблагоприятных факторах химического, светового, механического порядков происходят патологические изменения в хлоропластах — разбухание, грубогранулярная структура, пенный вид, исчезновение внутренних мембран.

Однако в некоторых клетках растений хлоропласты обнаруживают необычайную стойкость: переносят заморозки (например, хлоропласты клеток коры осины) и даже сильные морозы, снежное укрытие (хвойные и некоторые другие вечнозеленые растения).

Хромопласты (греч. *chroma* — цвет, краска).

Это пластиды желтого или красно-оранжевого цвета. Их окраска обусловлена присутствием ксантофилла ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$), каротина ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}$), ликопина ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}$) и других каротиноидов — пигментов, близких по химическому составу к каротину, которых в настоящее время известно более 50. В хромопластах также содержится РНК. Они встречаются в созревающих плодах (томаты, шиповник, арбуз, перец, рябина, тыква, апельсин), в клетках многих лепестков (роза, лютик, настурция, хризантема, тюльпан, одуванчик, калужница), корнеплодах (морковь, кормовая свекла), в осенних листьях.

По размерам хромопласты различны, самые крупные достигают 10—12 мкм. Как и хлоропласты, они хорошо заметны в световой микроскоп.

Образование и накопление пигментов связаны с видоизменением или даже полным разрушением тилакоидов, поэтому внутренняя структура у

них чаще всего отсутствует или представлена одиночными тилакоидами.

В отличие от хлоропластов форма хромопластов очень изменчива, но видоспецифична, что объясняется их происхождением и состоянием в них пигментов. В связи с этим различают:

1) *глобулярные хромопласты*, у которых каротиноиды растворены в субмикроскопических липоидных глобулах (лепестки лютика, алоэ) (рис. 33, 7);

2) *фибрилярные, или тубулярные, хромопласты*, каротиноиды которых собраны в пучки, состоящие из субмикроскопических нитей (трубочек) и связанные с фибриллами белка (мандарин, красный перец, томаты) (рис. 33, 2);

3) *кристаллический тип хромопластов*, у которых каротиноиды откладываются в форме не связанных кристаллов (морковь). Форма хромопластов этого типа особенно изменчива, как и форма самих кристаллов (рис. 33, 3).

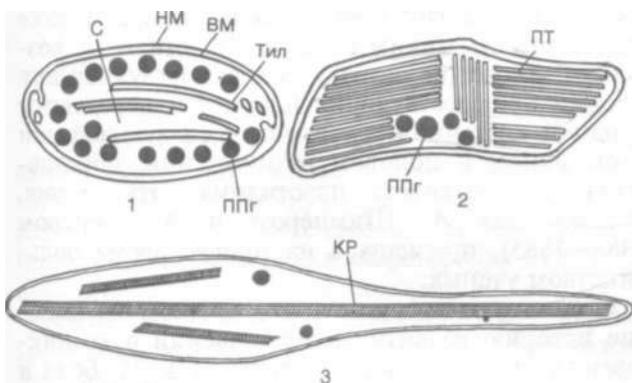


Рис. 33 Хромопласты под электронным микроскопом (схема): 1 — глобулярный; 2 — тубулярный; 3 — кристаллический (Ппг — пигментированные пластоглобулы; ЛТ — пигментированные трубочки; КР — кристаллы каротиноидов; НМ — наружная мембрана оболочки хромопласта; ВМ — внутренняя мембрана оболочки хромопласта; С — строма; Тил — тилакоиды)

Хромопласты первично нефункциональны. Их вторичная роль состоит в том, что они создают зрительную приманку для животных и тем самым способствуют опылению цветков и распространению плодов и семян.

Полностью функции хромопластов в обмене веществ еще не установлены. Предполагают, что они принимают косвенное участие в синтезе жиров, белков, витаминов. По-видимому, большинство из них представляет собой стареющие пластиды, ценные как накопители каротиноидов.

Существует множество переходных форм между типичными хлоропластами и хромопластами, их называют *хлорохромопластами*. Они часто встречаются в группе однодольных растений жарких и засушливых зон.

Лейкопласты (греч. leukos — белый). Это бесцветные, обычно довольно мелкие пластиды. В световой микроскоп трудно различимы, так как лишены пигментов и обладают тем же коэффициентом преломления света, что и гиалоплазма. Лейкопласты встречаются в клетках корней, корневищ и клубней, а также в семенах, других органах, скрытых от солнечного света; реже их можно обнаружить в клетках освещенных частей

растения — в эпидермисе, некоторых выделительных клетках, ситовидных структурах.

Лейкопласты не имеют строго определенной формы: они бывают округлые, яйцевидные, веретенообразные, палочковидные, амебовидные, чашевидные, гантелевидные и т. д.; причем форма их даже в одной клетке может меняться несколько раз. Как правило, в клетке они скапливаются вокруг ядра.

Внутренняя мембранная система у лейкопластов развита значительно слабее, чем у хлоропластов. В них, как правило, наблюдаются единичные тилакоиды, расположенные беспорядочно или вдоль оболочки лейкопласта, иногда трубочки, пузырьки (рис. 34, А). Многие лейкопласты содержат *пластидный центр* (проламеллярное тельце), состоящий из скопления пузырьков (рис. 34, Б) или из сети разветвленных трубочек. Их структура в таком случае напоминает структуру этиопластов (см. рис. 32).

Образование тилакоидов и хлорофилла в лейкопластах либо генетически подавлено (корни, эпидермис), либо тормозится отсутствием света (например, у картофеля на свету лейкопласты зеленеют и превращаются в хлоропласты).

В остальном структура лейкопластов сходна с описанной для хлоропластов: оболочка состоит из двух элементарных мембран, в строме имеются ДНК, рибосомы, пластоглобулы, а также ферменты, осуществляющие синтез и гидролиз запасных веществ. Поэтому функция лейкопластов у многих растений связана с синтезом и накоплением запасных питательных веществ. Лейкопласты, в которых синтезируется и накапливается вторичный крахмал, называются *амилопластами* (греч. amylo — крахмал и *пластос*). В каждом амилопласте есть образовательный центр — ограниченный мембраной участок стромы пластиды, в котором начинается отложение крахмала из поставляемых синтезирующими клетками Сахаров. В отличие от ассимиляционного крахмала хлоропластов — это вторичный крахмал в виде зерен разных по размерам и форме. Часто запасного крахмала накапливается так много, что он полностью заполняет лейкопласт и строма остается в виде тонкой пленки на поверхности амилопласта (рис. 34, Б). Белок накапливается в *протеопластах* или в *протеинопластах* в виде кристаллов

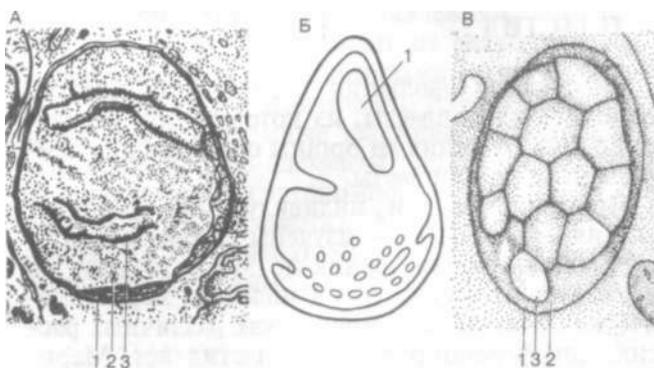


Рис. 34. Лейкопласты: А — микрофотография лейкопласта: 1 — оболочка; 2 — строма; 3 — одиночные мембраны; Б — лейкопласт с пузырьчатым пластидным центром: 1 — крахмал; 2 — амилопласт со сложным крахмальным зерном; 3 — сложное крахмальное зерно

или аморфных гранул, например в клубнях орхидных, в клетках вблизи корневой шейки у канн. В семенах многих растений белок откладывается вместе с маслами (клешевина).

В строме протеопластов запасной белок первоначально накапливается в виде фибрилл, которые затем объединяются в более крупные пучки. Часто при большом количестве запасного белка оболочка и строма пластиды разрушаются, а пучки белковых фибрилл напоминают мелкие вязкие вакуоли, которые сливаются с вакуолями соседних пластид; часть белка в них оформляется в виде кристаллов. Масла синтезируются и накапливаются *элайопластами*, или *олеопластами*, которые встречаются реже других типов лейкопластов. Они наблюдаются, например, у моховидных, в клетках листьев некоторых однодольных. Олеопласты, как правило, представляют собой продукт старения хлоропластов, которые теряют хлорофилл и заполняются пластоглобулами. Нередко пластидная оболочка разрушается и содержимое соседних пластид сливается, образуя крупные липидные капли. Нередко в одних и тех же пластидах могут накапливаться разные вещества. Так, у некоторых видов ириса в разные сезоны года лейкопласты накапливают то крахмал, то масла.

Таким образом, и крахмал, и запасной белок, и капли масла являются продуктами жизнедеятельности пластид. Каждый из них может накапливаться не только в лейкопластах, но и в хлоропластах и хромопластах.

По мнению В. Г. Александрова (1966), крахмал образуется только в пластидах, а запасные белки и жиры часто могут иметь и внепластидное происхождение, возникая непосредственно в цитоплазме независимо от пластид.

Некоторые лейкопласты не участвуют в синтезе и накоплении запасных веществ. В таких случаях их функция неясна. Отмечено, что у некоторых растений с развитой системой выделения лейкопласты в комплексе с элементами агранулярного ретикулума могут участвовать в синтезе продуктов выделения ароматического ряда.

ОНТОГЕНЕЗ И ВЗАИМОПРЕВРАЩЕНИЕ ПЛАСТИД

В процессе эволюции первыми из пластид появились хлоропласты, из которых при расчленении тела растения на органы образовались лейкопласты и хромопласты.

Происхождение и индивидуальное развитие пластид — *онтогенез* — изучены еще недостаточно, и единой точки зрения по этому вопросу не существует. Известно, что в молодых, меристематических клетках и в яйцеклетках различных растений дифференцированных пластид нет. Меристема и яйцеклетки содержат незрелые пластиды — *пропластиды*. Они имеют неправильную форму, окружены двумя мембранами и могут двигаться, подобно амебам. Наличие пропластид

подтвердило точку зрения о *генетической непрерывности* пластид в ряду поколений и клеточных генераций. Пластиды передаются *дочерним клеткам и организмам* при половом и бесполом воспроизведении. Очевидно, передача пластид потомству осуществляется только по материнской линии, так как в мужских половых клетках пластиды не обнаружены. Пропластиды могут возникать и путем отпочкования.

В онтогенезе в зависимости от типа ткани и условий среды пропластиды развиваются в зеленые хлоропласты (на свету) или в производные от них формы: в желтые или красные хромопласты или в бесцветные лейкопласты (в темноте).

Не все авторы признают наличие пропластид (зачаточных пластид) в эмбриональных клетках. Многие считают их типичными лейкопластами мелких размеров.

В дифференцированных зрелых клетках число пластид увеличивается за счет их деления: пластиды возникают только из пластид, а не из других структур цитоплазмы (такие гипотезы тоже существовали). Таким образом, пластиды не возникают заново (*de novo*), а всегда образуются при делении предшествующих пластид и передаются от одной клеточной генерации к следующей при вегетативном и половом размножении, обуславливая непрерывность пластидома. Эта теория, предложенная А. Шимпером и А. Мейером (1883—1885), признана в настоящее время большинством ученых.

Существуют и другие точки зрения, отражающие историю развития представлений о возникновении и онтогенезе пластид. Так, П. Белл и К. Мюлеталер (1962—1964) считают, что все поколение пластид уничтожается, а затем из ядра (выросты ядерной оболочки) образуются *de novo* органоиды, которые отделяются и развиваются в новые пластиды (и митохондрии). В данный момент эта гипотеза серьезно дискутируется.

В процессе онтогенеза почти все типы пластид могут взаимопревращаться. Впервые это отметил А. Шимпер, он же предложил общую схему взаимопревращения пластид:



Наиболее часто происходящий процесс — превращение лейкопластов в хлоропласты (развитие листьев при распускании почек, развитие зародыша при прорастании семени). Хорошо известным примером превращения хлоропластов в хромопласты является изменение окраски листьев к осени, плодов при их созревании. Хлорофилл в стареющих хлоропластах постепенно разрушается и перестает маскировать каротиноиды, которые окрашивают листья в пеструю гамму желто-оранжевых и красных тонов. Обратный процесс

превращения хромопластов в хлоропласты в естественных условиях не происходит, и хромопласты являются конечным этапом развития пластид (этап старения).

В хромопласты могут превращаться лейкопласты (например, в некоторых выделительных клетках при их старении). Процесс тоже необратим, т. е. хромопласты во всех типах взаимопревращения пластид (и это видно на схеме Шимпера) — конечный этап их старения.

Хлоропласты, помещенные в темноту, или при повреждении растений превращаются в лейкопласты. Процесс обратим под воздействием света. Все взаимопревращения пластид сопровождаются изменением внутренней мембранной структуры в соответствии с типом пластид, накоплением или расходом определенных веществ стромы.

СИМБИОГЕНЕЗ. ФИЛОГЕНЕЗ МИТОХОНДРИЙ И ПЛАСТИД

Митохондрии и пластиды занимают совершенно особое положение в эукариотной клетке. Они имеют собственную генетическую систему, размножаются относительно независимо от деления всей клетки и ядра и отграничены от остальной цитоплазмы двойной мембраной.

Согласно *гипотезе симбиогенеза* (греч. symbiosis — совместная жизнь и genesis — происхождение) или *эндосимбиоза*, пластиды и митохондрии являются потомками прокариот, которые, вероятно, в результате *фагоцитоза* проникли в гетеротрофные анаэробные клетки и стали жить в них как симбионты.

Гипотезу о происхождении организмов путем симбиоза выдвинул А. С. Фаминцыш (1835—1918) в конце 60-х годов 19 в. на основании изучения структуры лишайников. Он впервые обратил внимание на эволюционное значение симбиоза и рассматривал его в качестве особого способа эволюции организмов — как средство для построения сложных организмов из нескольких простых.

В 1905 и 1909 гг. К. С. Мережковский (1855—1921) назвал этот процесс «симбиогенезом», что означало происхождение организмов путем соединения двух или нескольких существ на взаимовыгодных условиях. Исследования хромофоров растений, проведенные К. С. Мережковским, позволили ему предположить симбиотическое происхождение носителей пигментов в растительной клетке. Гипотеза симбиогенеза была развита в 1921-1924 гг. Б. М. Козо-Полянским (1890—1957).

Современные исследователи считают, что некоторые клеточные структуры эукариот возникли не путем внутриклеточной дифференцировки, а в результате серии симбиозов. Так, возникновение *митохондрий* рассматривают как результат внедрения древней аэробной бактерии в анаэробный организм (рис. 35). Появление хлоропластов связывают с превращением сине-зеленых водорослей

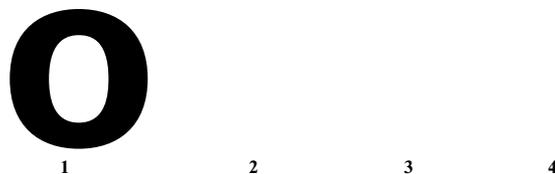


Рис. 35. Гипотеза симбиогенеза. Эволюция митохондрий из фагоцитированных бактериальных клеток. Клеточная стенка бактерий обозначена пунктиром

в эндосимбионтов первичных эукариот. Развитие центриолей, митотического веретена, хромомер хромосом считают результатом симбиоза со спиретоподобной бактерией. Моделью симбиогенеза у современных организмов может служить явление *эндоцианоза* (симбиоз бесцветных организмов с хлорофиллоносными) у некоторых грибов, жгутиковых и амёб: клетки сине-зеленых водорослей фагоцитируются, окружаются мембранами (собственной внутренней и наружной, происходящей из плазмалеммы клетки-хозяина) и сохраняют способность к фотосинтезу. Водоросль *Cyanophora paradoxa* содержит в качестве симбионтов сине-зеленые водоросли, которые уже утратили клеточную стенку и делятся синхронно с клеткой-хозяином. Не имеющие митохондрий амёбы *Pelomyxa palustris* содержат эндосимбиотические бактерии, осуществляющие дыхание.

Таким образом, согласно представленным данным, современная эукариотная клетка рассматривается как симбиотический организм. В пользу этой гипотезы свидетельствует целый ряд сходных черт у митохондрий, хлоропластов, бактерий и сине-зеленых водорослей в строении *мембран*, *ДНК* (не связана с гистонами и имеет кольцеобразную форму), *рибосом*, особенностей *синтеза белка*.

Убедительны также данные о *первичной структуре РНК*, согласно которым РНК хлоропластов и сине-зеленых водорослей образуют одну группу по родству последовательностей, а РНК митохондрий и бактерий — другую. Обе группы филогенетически далеки от РНК, кодируемой в клеточном ядре.

Существуют и аргументы против гипотезы симбиогенеза, поэтому в целом вопрос остается спорным.

Согласно другим представлениям, митохондрии и пластиды происходят из *впячиваний плазматической мембраны*, которыми были окружены либо части еще примитивного генома, либо *плазмиды* (внехромосомные факторы наследственности, генетические элементы, способные стабильно существовать в автономном состоянии, не связанном с хромосомами). К плазмидам относят генетический аппарат митохондрий, пластид, а также бактериальные плазмиды.

МИКРОТЕЛЬЦА

Микротельца встречаются во многих тканях у большинства растений. Они обычно находятся в хлоренхиме двудольных и однодольных растений,

где часто связаны с хлоропластами (рис. 36). Структурно — это короткоживущие гладкостенные пузырьки размером до 0,1—0,6 мкм с относительно проницаемой одной мембраной, тонкозернистым матриксом (главный компонент — белок) и иногда с кристаллоидами белка или аморфными включениями. Их основной фермент — *каталаза* ($2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$), который встречается, по-видимому, только в микротельцах.

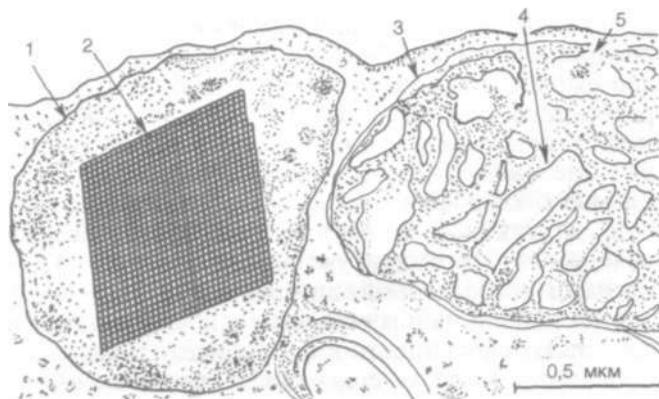


Рис. 36. Микрофотография микротельца в клетках листа табака (*Nicotiana tabacum*): 1 — микротельце; 2 — кристалл; 3 — митохондрия; 4 — криста; 5 — рибосомы

Обычно микротельца тесно связаны с ЭР, из расширенных, заполненных ферментами цистерн которого они, по-видимому, и образуются.

В настоящее время структурно-функциональная нагрузка микротелец выяснена в основном для ассимилирующих листьев и клеток семян, запасующих масла. Так, в фотосинтезирующих клетках микротельца содержат ферменты оксидазы, окисляющие один из основных продуктов фотосинтеза *гликолат*. Окисление происходит кислородом воздуха. В результате образуются аминокислоты, которые используются в биологическом синтезе для построения плазматических мембран и других структурных единиц. Внешне процесс напоминает дыхание (поглощается O_2 , выделяется CO_2), но происходит на свету и носит название *фотодыхания* (светового дыхания).

Этот тип микротелец известен как *гликосомы* (по продукту окисления) или *пероксисомы*, так как при фотодыхании образуется пероксид водорода, который восстанавливается до воды ($2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$ — каталазный тип расщепления) (см. рис. 31, А, II).

В жиронакопляющих тканях растений (а также у водорослей, грибов и некоторых простейших) микротельца содержат в качестве главного фермента *малатсинтетазу*, с помощью которого происходит расщепление (как и в митохондриях) жирных кислот и последовательное превращение их в сахара, которые передвигаются к растущим частям организма.

Основным моментом этого процесса является *цикл глиоксиловой кислоты*, поэтому микротельца этого типа получили название *глиоксисом*.

ЛИЗОСОМЫ

Лизосомы (греч. *lysis* — разложение, распад, растворение) — органоид, осуществляющий внутриклеточное растворение («пищеварение»). Долгое время считались элементами только животных и грибных клеток, в последние годы обнаружены у многих растений. Представляют собой мелкие (0,2—1,8 мкм) цитоплазматические вакуоли и пузырьки, окруженные одинарной мембраной. Содержат как в матриксе, так и в мембране набор гидролитических ферментов (кислая фосфатаза, нуклеазы, коллагеназа и др., более 20), которые разрушают все биологические макромолекулы (белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды), липиды и другие органические соединения. В клетке обычно содержится несколько лизосом. Образываясь, они отшнуровываются от цистерн комплекса Гольджи или эндоплазматического ретикулума и сначала содержат ферменты в неактивном состоянии (*первичные лизосомы*). Предполагают, что ферменты образуются в гранулярном ретикулуме и собираются чаще всего в цистернах Гольджи. *Вторичные лизосомы* обладают гидролитической активностью. Они образуются у растений из первичных лизосом в процессе поглощения субстрата — *автофагии* (греч. *autos* — сам и *phagos* — пожиратель) — разрушения (переваривания) цитоплазмы собственной клетки. Это основная функция лизосом высших растений, которую часто называют также *локальный автолиз*.

Функционирование лизосом у растений, как правило, начинается с изоляции агранулярной цистерной участка цитоплазмы со всеми находящимися здесь структурами (пластиды, митохондрии, диктиосомы, рибосомы и др.).

Гидролитические ферменты могут находиться в самой изолирующей цистерне или в пузырьках, поступающих в этот участок. Внутренняя мембрана цистерны вскоре разрушается, ферменты освобождаются и растворяют субстрат. Наружная, сохраняющаяся мембрана играет роль-тенопласта автолитической вакуоли (лизосомы). Постепенно участок цитоплазмы с органоидами подвергается полному распаду, от него остаются отдельные мембраны и темная аморфная масса не успевшего раствориться субстрата. Постепенное разрушение приводит к образованию типичной прозрачной цитоплазматической вакуоли. Образующиеся в процессе лизиса низкомолекулярные соединения поступают через мембрану лизосомы в протопласт, где используются в обменных процессах. Изоляция цитоплазмы и последующее ее разрушение является одним из путей образования вакуолей в клетке растений (см. Вакуоли и клеточный сок). Таким образом, функция лизосом — в пополнении питательных веществ при временном их недостатке за счет использования запасов протопласта. Лизосомы могут также удалять стареющие или избыточные органоиды (например, пластиды или митохондрии), период жизни которых меньше периода жизни клетки. При дифференциации некоторых тканей, в клетках которых при этом отмирает протопласт, гидролитические фер-

менты лизосом способствуют очищению полости клетки (например, водопроводящие элементы, механические волокна).

СФЕРОСОМЫ

В 1880 г. Дж. Ганштейн впервые описал присутствующие в цитоплазме растительных клеток мелкие, сильно преломляющие свет тельца, назвав их *микросомами*. От этого термина пришлось отказаться, так как микросомами называли осмиофильные тельца, обнаруженные А. Клодом хотя и позже (в 1943 г.), но термин быстро распространился и утвердился в биохимических публикациях. В 1953 г. тельца, открытые Дж. Ганштейном, были названы *сферосомами* (Е. Пернер).

Е. Пернер, исследуя сферосомы, пришел к выводу, что это не эргастические вещества (капли жира, на которые они внешне очень похожи), а органоиды, обладающие ферментативной активностью и содержащие *цитохромоксидазу*. Размер их колеблется от 0,2 до 1,3 мкм, они окружены элементарной мембраной (видимо, производной эндоплазматического ретикулума), внутренняя часть занята белковой стромой, содержащей специфические ферменты.

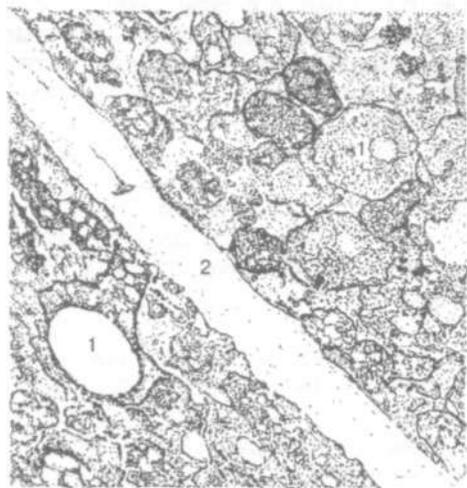


Рис. 37. Превращение сферосом в жировые капли в семенах рапса (*Brassica napus*):
1 — сферосома; 2 — клеточная оболочка

Функция сферосом состоит в накоплении жиров, а именно: в осуществлении последнего этапа процесса синтеза жира — переэтерификации глицерофосфата путем обмена между фосфорной кислотой и жирными кислотами. Постепенно матрикс вытесняется жиром, и зрелая сферосома представляет каплю жира, окруженную мембраной (рис. 37).

ПАРАМУРАЛЬНЫЕ ТЕЛЬЦА

При электронном исследовании клетки иногда обнаруживаются впячивания плазмалеммы различной формы, чаще в виде кармашка между клеточной оболочкой и цитоплазмой. Присутствие трубочек и пузырьков заставило предположить, что кармашки — функциональные орга-

ноиды, принимающие участие в построении оболочки клетки и, вероятно, в других взаимодействиях между цитоплазмой и клеточной стенкой.

Плазмалемма может впячиваться в вакуоль, вдавливая в нее тонопласт. Такие впячивания нередко отделяются от плазмалеммы и внедряются в цитоплазму в виде *мультивезикулярных телец* или остаются в вакуоли во взвешенном состоянии. Впервые они были обнаружены у грибов и получили название *ломасом* (F. Clowes, B. Junger, 1968). Позднее Р. Маршант и А. Робардс (1968) для всех мембранных структур, связанных с плазмалеммой, предложили термин «*парамуральные тельца*». Некоторые авторы предполагают, что часть из этих телец образуется в результате обработки препаратов в процессе их приготовления для электронной микроскопии. Поэтому вопрос о присутствии парамуральных телец в клетке до сих пор спорный.

ЯДРО

Ядро — обязательная составная часть клетки у многих одноклеточных и всех многоклеточных организмов. По наличию или отсутствию в клетках оформленного ядра все организмы делятся соответственно на эукариот и прокариот.

Клеточное ядро было открыто Робертом Броуном в 1833 г. Изучая под микроскопом тычиночные нити *Tradescantia*, он обнаружил в них, помимо хаотического движения чрезвычайно мелких частиц, известного в настоящее время как «броуновское движение», медленно перемещающиеся с током цитоплазмы небольшие участки округленной формы, которым Р. Броун дал название *nuclei* (ядра). Синонимом латинского слова *nucleus* (ядро) служит греческий термин *kdryon*. После открытия ядро стало предметом интенсивного исследования. В конце 19 в. даже возникает относительно самостоятельная ветвь цитологии — *кариология*, которая изучает ядро клетки и связанные с ним явления.

Ядро — важнейший органоид эукариотной клетки. Оно несет наследственную генетическую информацию, определяющую свойства данной клетки и всего организма в целом, и передает ее во времени и в пространстве. Ядро является также центром управления всеми метаболическими процессами клетки, контролирующим деятельность всех других органоидов. Поэтому при удалении ядра из клетки (классические опыты И. И. Герасимова, 1867—1920) она быстро погибает. Единственным типом клеток растений, которые функционируют, потеряв ядро, являются ситовидные элементы флоэмы, но живут эти клетки обычно не дольше одного вегетационного периода.

Ядро — самый крупный органоид клетки, хотя размеры его очень изменчивы, видоспецифичны и зависят от возраста и состояния клетки. У вегетативных клеток высших растений размеры ядра в среднем колеблются от 5 до 25 мкм, причем у однодольных ядра крупнее, чем у двудольных, а у голосеменных крупнее, чем у покрытосемен-

ных. Самые крупные ядра (до 500 мкм) наблюдаются в половых клетках голосеменных растений.

Форма ядра в молодых клетках в основном округло-шаровидная, а затем при дифференциации часто зависит от формы клетки и состояния цитоплазмы. Так, в длинных узких клетках ядра чаще всего вытянутые, веретенообразные, сплюснутые или чечевицеобразные. В паренхимных клетках ядра имеют все разновидности округлой формы. Движение цитоплазмы часто деформирует форму ядра, делает ее сплюснутой, неправильной. Под электронным микроскопом ядро имеет амебовидную форму, образуя лопасти, углубления, в которых скапливаются митохондрии. Такая распростертость ядра увеличивает его рабочую поверхность и повышает интенсивность взаимодействия между ядром и цитоплазмой (рис. 38).

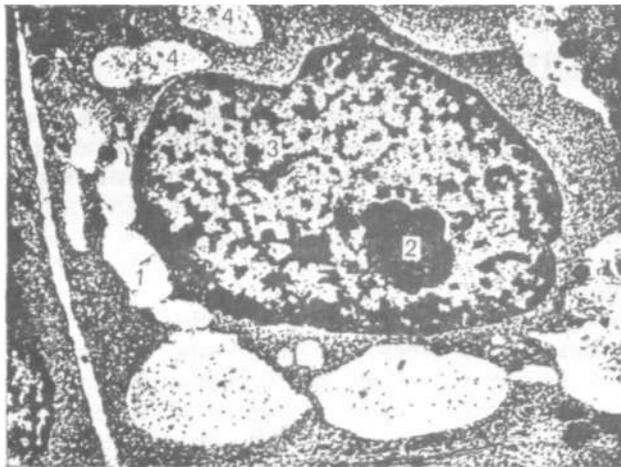


Рис. 38. Электронная микрофотография ультраструктуры ядра в меристеме корешка лука — *Allium cepa* (увел. 10 000). В ядре хорошо видна оболочка (1), ядрышко (2) и хроматиновая сеть (3). В углублениях ядра видны митохондрии (4)

Живая клетка имеет, как правило, одно ядро в отличие от многочисленности других органоидов. Реже бывают многоядерные клетки: клетки грибов многих высших грибов двуядерные, многоядерные клетки некоторых водорослей и низших грибов, сильно вытянутые лубяные клетки высших растений тоже имеют по нескольку ядер, двуядерными часто бывают клетки тапетума пыльников.

В молодых клетках ядро обычно занимает центральное положение. При дифференциации клетки и образовании в ней крупной вакуоли ядро отодвигается к клеточной оболочке, но всегда отделено от оболочки слоем цитоплазмы и никогда не соприкасается с вакуолью.

Иногда ядро остается в центре клетки, окруженное цитоплазмой (так называемый ядерный кармашек), которая связана с постенным слоем цитоплазмы тяжами. В некоторых клетках ядро активно передвигается в наиболее жизнедеятельные участки клетки. И наконец, в ряде случаев с помощью микрокинотомии было зафиксировано непрерывное вращательное или маятникообразное движение ядра. По мнению В. Г. Александрова (1966), это, вероятно, связано с периодиче-

ским выталкиванием веществ, синтезируемых в ядре, в цитоплазму.

В световом микроскопе с фазово-контрастным устройством ядро имеет вид эластичного заполненного пузырька, отделенного от цитоплазмы *ядерной оболочкой* с небольшим темным пятнышком (иногда их бывает два, три) — *ядрышком*. Помимо ядрышка, в жизнедеятельном ядре разграничиваются более темные участки, которые окрашиваются основными красителями, дают реакцию Фельгина (фуксинсернистая кислота + HCl и красно-фиолетовая окраска) и вследствие этого именуется *хроматином* (греч. *chroma*, род. п. *chromatos* — цвет), и неокрашивающееся основное вещество, или *ахроматин*. В живом ядре это основное вещество может представлять собой коллоидную жидкость, в связи с чем его называют *ядерным соком* или *кариолимфой*. Но оно может быть и гелеобразным, в таком случае его называют *кариоплазмой*. Пока не выяснено, в каком взаимодействии находятся более плотная и более жидкая фаза ядра, поэтому все основное вещество ядра называют *нуклеоплазмой*.

По химическому составу ядро резко отличается от остальных органоидов высоким содержанием ДНК (14—28 %) — несущего наследственную информацию. До 99 % ДНК клетки находится в ядре, где она образует комплексы с основными белками (протамины и гистоны, богатые основными аминокислотами — лизином, гистидином и особенно аргинином) — солеобразные соединения, или дезоксирибонуклеопротеиды.

Белки, не обладающие основными свойствами, по-видимому, не связаны с нуклеиновыми кислотами и могут содержаться в ядре в качестве самостоятельной фазы или же входить в состав ануклеальных (не содержащих ДНК) участков хромосом в качестве их структурного компонента.

В ядре содержится также РНК (в основном иРНК и рРНК), но распределение ее с ДНК по ядру неодинаково. Ядрышко богато РНК, тогда как хроматин содержит только ДНК. Способность хроматина окрашиваться обусловлена именно присутствием в хроматиновых структурах ДНК. Таким образом, основное отличие ядра заключается в том, что это особая структурно-функциональная единица клетки, отграничивающая генетический материал (ДНК) от цитоплазмы и образующая у эукариот сложные ДНК-содержащие структуры — хромосомы (см. дальше).

Общее строение ядра одинаково у всех клеток растений и животных. Структурная организация ядра в то же время существенно меняется на разных этапах жизненного цикла клетки, что обусловлено различием выполняемых ядром функций. В связи с этим различают три состояния ядра:

1) *рабочее (метаболическое) ядро*, выполняющее функцию управления жизнедеятельностью всех органоидов клетки;

2) *делящееся (митотическое) ядро*, выполняющее функцию передачи наследственной инфор-

мации в ряде клеточных генераций (митоз) или от материнского организма к дочерним (мейоз);

3) *интерфазное ядро* с основной функцией синтеза ДНК.

МЕТАБОЛИЧЕСКИЙ ЦИКЛ ЯДРА (РАБОЧЕЕ ЯДРО КЛЕТКИ)

Уже в световой микроскоп в сравнительно гомогенном ядерном содержимом заметны многочисленные точки, придающие его структуре зернистость. При наблюдении в фазовом контрасте или в ультрафиолетовом освещении видна сеть, образуемая этими зернышками. Вещества, образующие зернышки, — хроматин, а сама сеть — *хроматиновая*.

Хроматин. Это основной структурный компонент рабочего ядра. Термин введен В. Флеммингом в 1880 г. Распределение хроматина в ядре неодинаково у различных растений и может быть сведено к четырем основным типам. В некоторых клетках он равномерно распределен по ядру и представляет тончайшую сеточку, в других — собран отдельными комочками — *хромоцентрами*, прикрепленными к участкам более слабо окрашенной сети. В клетках третьего типа ядерная сеть почти незаметна, а хромоцентры — крупные и структурно усложнены. И наконец, в некоторых клетках сеть совсем незаметна и хроматин представлен немногочисленными довольно крупными тельцами (рис. 39).

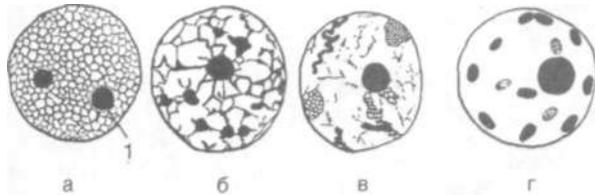


Рис. 39. Типы структуры рабочего ядра после фиксации и окраски (по Дейсону, 1962):

а — сетчатая структура без хромоцентров (лук); *б* — сетчатая структура с хромоцентрами (бобы); *в* — полусетчатая структура со сложными хромоцентрами (бриония); *г* — несетчатая структура с прохромосомами; 1 — ядрышко

Изучение ядра или изолированного хроматина под электронным микроскопом показало, что основу хроматиновой сети составляют фибриллы диаметром до 1 нм и неопределенной длины, спирально закрученные. Они являются частицами дезоксирибонуклеопротеидов, в которых белки образуют поверхностный футляр, стабилизирующий ДНК и регулирующий ее активность. Часть фибрилл образует беспорядочные массы, находящиеся в конденсированном (плотно упакованном) состоянии, интенсивно окрашенные ядерными красителями (*гетерохроматин*). Они вероятно, соответствуют хромоцентрам светового микроскопа. Другая часть фибрилл располагается в деспирализованном состоянии, рыхло (*диффузный хроматин*, или *эухроматин*) и, вероятно, представляет хроматиновую сеть световой микроскопии.

Хроматин является особым дисперсным состоянием хромосом, функционирующей формой.

Так как в рабочем ядре хромосомы разрыхлены, сильно гидратированы, их рабочая поверхность увеличивается многократно. Разрыхленные структуры хромосом — необходимое условие выполнения их контролирующей роли в обменных процессах клетки, т. е. в передаче информации, содержащейся в ДНК. Уплотненный хроматин в этом отношении неактивный, тогда как разрыхленный может быть неактивным или активным в зависимости от процессов регуляции.

Таким образом, хромосомы являются постоянными непрерывными структурами ядра, но в рабочем ядре они находятся в сильно гидратированном, набухшем, разрыхленном состоянии. Показатель преломления этих веществ и содержимого ядра оказывается одинаковым, вследствие чего хроматин слабо различим. При фиксации, вызывающей обезвоживание и свертывание ядерных белков, и последующей окраске основными ядерными красителями структуры ядра клеток выявляются.

Нуклеоплазма. Основная масса клеточного ядра, содержит жидкую неокрашиваемую часть, *ядерный матрикс* (нечто вроде опорной сети) и различные включения. Жидкая часть сходна по составу с соответствующим компонентом цитоплазмы — гиалоплазмой. Здесь содержатся ферменты и промежуточные продукты метаболизма, в частности гликолиза.

Ядерный матрикс представляет собой с трудом выявляемый трехмерный «каркас», который состоит из кислых белков и пронизывает всю нуклеоплазму и ядрышки.

Видимые в электронный микроскоп включения — прежде всего гранулярные, нитевидные или спиральные *рибонуклеопротеидные частицы* различной величины; нередко встречаются также округлые *ядерные тельца* диаметром около 1 мкм, состоящие из углеводов или белков, а иногда и палочковидные пучки белковых нитей (рис. 40).

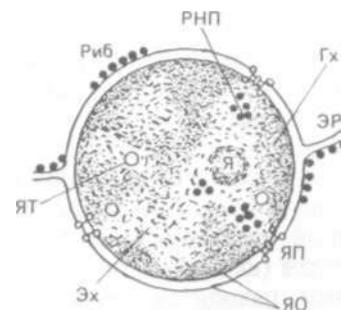


Рис. 40. Клеточное ядро в рабочем состоянии (по Э. Либберту, 1982):

Л — гетерохроматин; Риб — рибосомы; РНП — рибонуклеопротеидные частицы; ЭР — эндоплазматический ретикулум; Эх — эухроматин; Я — ядрышко; ЯО — ядерная оболочка; ЯП — ядерные поры; ЯТ — ядерные тельца

Ядрышко, нуклеола (**nucleolus**). Ядрышки — это округлые, более уплотненные участки клеточного ядра диаметром до 1 мкм. Обычно в ядре имеется одно ядрышко, реже несколько (2—3) или много (до 7). Как и хроматин, ядрышко не окружено мембраной и свободно лежит в нуклеоплазме.

Ядрышки осуществляют синтез рРНК (рибо-

сомальная РНК). В соответствии с этим главной составной частью ядрышка является ядрышковая ДНК, которая принадлежит *организатору ядрышек*, т. е. участку хромосомы, ответственному за формирование ядрышка после завершения ядерного деления.

Ядрышки содержат более 80 % белка и около 15 % РНК. В электронном микроскопе можно различить основные структурные компоненты ядрышка:

- 1) *ядрышковый хроматин*;
- 2) *рибонуклеопротеидные (РНП) фибриллы* диаметром 5—10 нм и длиной 20—40 нм. Это ранние промежуточные продукты в процессе образования рРНК из пре-рРНК;
- 3) *РНП гранулы* диаметром 15—20 нм — более поздние промежуточные продукты;
- 4) *основную массу* из белков и РНК, которую пронизывает сеть *ядерного матрикса*;
- 5) *мелкие вакуоли*;
- 6) *гетерохроматин*, который прилегает к ядрышку снаружи и проникает в него.

С помощью электронного микроскопа в некоторых ядрышках можно видеть нитчатую структуру — *нуклеолонему*, содержащую рибонуклеопротеид и состоящую, несомненно, из хроматина, обернутого РНП фибриллами. Другие ядрышки кажутся кольцеобразными, с РНП-содержащей оболочкой и хроматинсодержащей центральной частью.

Как уже говорилось, основная функция ядрышка — синтез рРНК (возможно, и других форм РНК). В нем образуются рибонуклеопротеиды (соединение РНК с белком), т. е. происходит формирование и накопление предшественников рибосом, которые попадают в нуклеоплазму, затем через поры ядерной оболочки в цитоплазму, где и заканчивается их дифференциация. Поэтому ядрышки играют существенную роль в биосинтезе белка. Интенсивность этого процесса сказывается на структуре ядрышка.

Ядерная оболочка, кариолемма. Факт существования ядерной оболочки долгое время был предметом споров, так как в световой микроскоп она не видна, а то, что принимают за оболочку ядра, является границей раздела двух фаз — нуклеоплазмы и гиалоплазмы.

Электронно-микроскопические исследования подтвердили наличие в живой клетке структурно-организованной ядерной оболочки. Состоит она из двух мембран (каждая толщиной 6—8 нм), между которыми находится *перинуклеарное* (греч. περί — вокруг, около; лат. nucleos — ядро) пространство шириной 10—40 нм (см. рис. 40). По строению и химическому составу ядерная оболочка сходна с цистернами ЭР, и многие авторы считают ее частью ретикулума. Сходство усиливается тем, что наружная мембрана ядерной оболочки часто является гранулярной, т. е. несет прикрепленные рибосомы. Внутренняя мембрана часто выстлана изнутри слоем волокнистого вещества (ядерная пластинка, или *ламина*).

Наружная мембрана нередко образует выросты, сливающиеся с ЭР; при этом содержимое перинуклеарного пространства сообщается с содер-

жимым ретикулярных цистерн (см. рис. 40, ЭР). По мнению некоторых ученых (К. Мюлеталер, Х. Гей), в зависимости от того, образует ли выросты только наружная мембрана ядерной оболочки или вся оболочка в целом, возникают либо тяжи ЭР, либо зачатки органоидов, окруженные двойной мембраной и содержащие строму, которая происходит от нуклеоплазмы. Этот факт (правда, признается не всеми авторами) подчеркивает важное значение ядра как центрального органоида клетки. При делении ядра его оболочка распадается на отдельные небольшие цистерны, которые трудно отличить от цистерн ретикулума (К. Портер, Р. Мачадо, 1960). Ядерная оболочка дочерних клеток формируется из цистерн ретикулума и старой оболочки.

В отличие от мембран других органоидов ядерная оболочка пронизана порами диаметром 60—100 нм, которые иногда занимают около 5 % поверхности ядра (в общем число их колеблется от единиц до 200 на 1 мкм² поверхности ядра) (рис. 40, 41). На краях пор наружная мембрана оболочки переходит во внутреннюю. Каждая пора с наружной и внутренней стороны окружена кольцевым валиком плотного вещества (*аннулюс*), а в ее просвете часто виден центральный элемент

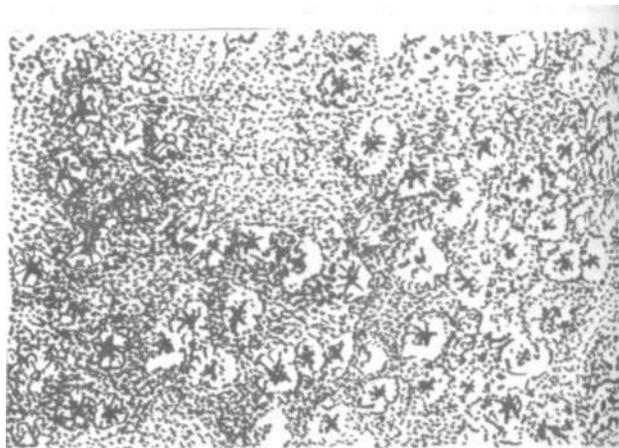


Рис. 41. Ядерная оболочка лука (*Allium cepa*) с окрѣпками и замкнутыми порами. Вид с поверхности

диаметром 15—20 нм, соединенный с аннулюсом радиальными фибриллами; эти структуры составляют *поровый комплекс*, который регулирует прохождение веществ через поры. Предполагают, что центральный элемент порового комплекса — рибонуклеопротеидная частица, активно транспортируемая в цитоплазму (рис. 42).

Через ядерные поры в ядро из цитоплазмы, где они синтезируются, попадают рибосомальные белки и все белки ядра (ферменты, белки, нуклеоплазмы и др.); в цитоплазму из ядра — предшественники рибосом; при этом ядерные поры, вероятно, функционируют как своего рода шлюзовые ворота (открываясь в одних участках оболочки и закрываясь в других). Мелкие молекулы и ионы просто просачиваются сквозь ядерную оболочку; из внутреннего пространства ЭР они могут переходить в перинуклеарное пространство, а далее активно транспортироваться через внутреннюю мембрану ядра.

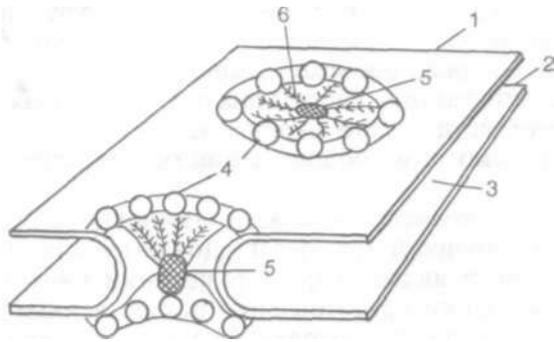


Рис. 42. Модель строения ядерных пор:
1 — наружная и 2 — внутренняя мембраны ядерной оболочки; 3 — перинуклеарное пространство; 4 — аннулюс; 5 — рибонуклеопротеидные частицы; 6 — фибрилла норового комплекса

Размеры и количество пор довольно изменчивы (например, у физиологически активных ядер их больше); более многочисленны и крупнее они в молодых клетках.

Оболочка ядра содержит многочисленные ферменты, способна к синтезу белков и липидов (как и элементы ЭР), которые временно способны накапливаться в перинуклеарном пространстве. Ядерная оболочка позволяет отграничить особую среду, в которой «работают» хромосомы.

Основная функция рабочего ядра в целом — управление процессами обмена веществ, роста и развития клетки. Все признаки и свойства клетки и ее структур определяются ядром. Оно контролирует синтез белков, прежде всего ферментов, который происходит в цитоплазме. Ферменты обеспечивают скорость всех обменных химических реакций.

Рассмотрим, как происходит синтез белка, контролируемый рабочим ядром клетки.

ДНК. РНК. Высокомолекулярные органические соединения — нуклеиновые кислоты — состоят из цепочек, содержащих от десятков до миллиарда нуклеотидов. В состав каждого нуклеотида входят гетероциклические основания — аденин (А) или гуанин (Г), производные пурина; цитозин (Ц), урацил (У) или тимин (Т), производные пиримидина; углевод (рибоза или дезоксирибоза) и фосфорная кислота. В природе существуют нуклеиновые кислоты двух типов — ДНК и РНК, различающиеся по составу, строению и функциям.

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) содержит углевод дезоксирибозу, азотистые основания А, Г, Ц, Т, остатки фосфорной кислоты (рис. 43, А); **РНК (рибонуклеиновая кислота)** — углевод, рибозу, азотистые основания А, Г, Ц, У, остатки фосфорной кислоты. Цепочки ДНК во много раз длиннее, чем цепочки РНК. Гетероциклическое основание, углевод и фосфорная кислота образуют нуклеотид-мономер. Нуклеотиды соединяются в полимерные молекулы РНК и ДНК фосфодиэфирными мостиками. Число нуклеотидных звеньев, связанных в единую полинуклеотидную цепь, варьирует в широких пределах. Наибольшей молекулярной массой обладает ДНК (десятки миллионов и миллиарды дальтон). Например, молекулярная масса ДНК кишечной палочки $2,5 \cdot 10^9$ дальтон, число нуклеотидов в ней

$4,5 \cdot 10^6$. Основная масса ДНК клеток эукариот находится в ядре, но она обнаружена также в митохондриях и хлоропластах.

В 1953 г. американский биохимик Дж. Уотсон и английский физик Ф. Крик построили модель пространственной структуры ДНК, которая имеет вид двойной спирали (рис. 43, Б). Английские ученые Р. Франклин и М. Уилкинс с помощью рентгеноструктурного анализа ДНК смогли определить общие параметры спирали, ее диаметр и расстояние между витками. В 1962 г. Дж. Уотсону, Ф. Крику и М. Уилкинсу за это открытие 20 в. была присуждена Нобелевская премия.

Двойная спираль ДНК образована двумя полинуклеотидными цепочками, которые закручены вокруг воображаемой оси. Основу спирали образует обращенная наружу дезоксирибозофосфатная

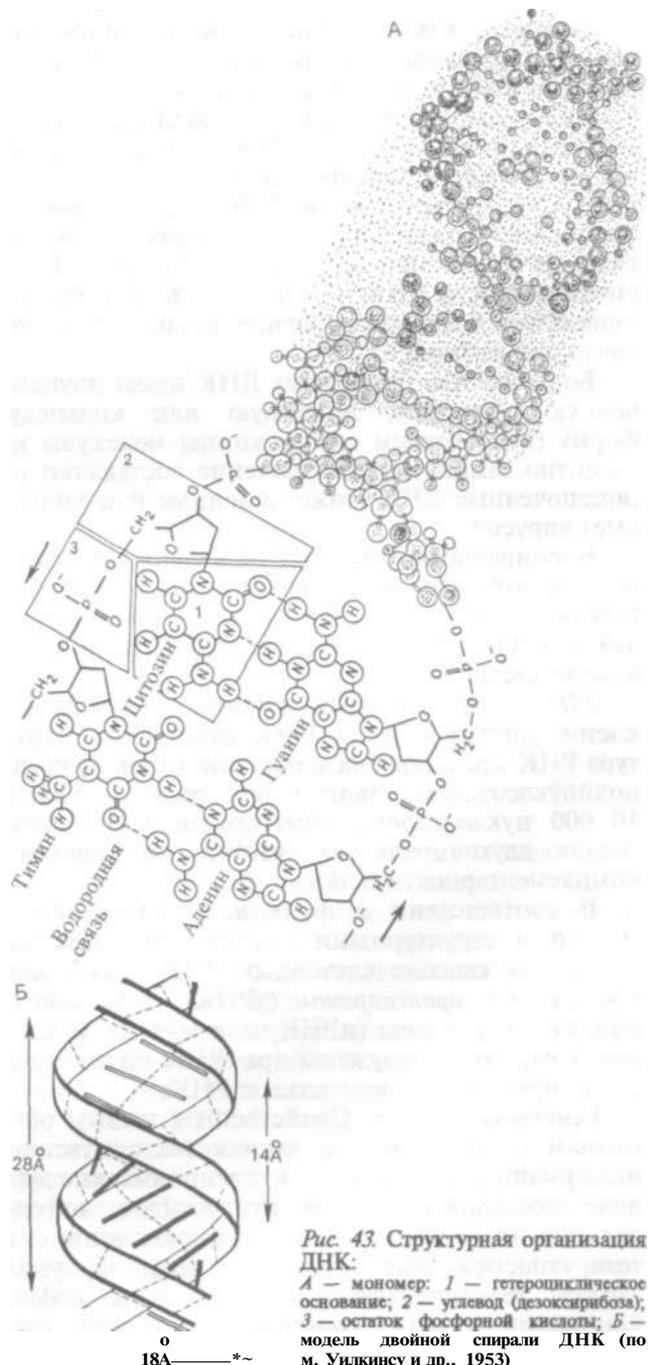


Рис. 43. Структурная организация ДНК:
А — мономер: 1 — гетероциклическое основание; 2 — углевод (дезоксирибоза); 3 — остаток фосфорной кислоты; Б — модель двойной спирали ДНК (по м. Уилкинсу и др., 1953)

цепь. Азотистые основания обращены внутрь и образуют пары: А одной цепи всегда находится против Т другой, а Г — против Ц, т. е. в паре соединены пуриновые основания с пиримидиновыми.

Содержание нуклеотидов в ДНК подчиняется закономерностям, вскрытым в 1950 г. Э. Чаргаффом: суммарное количество пуриновых оснований равно сумме пиримидиновых оснований, причем количество А равно количеству Т, а количество Г — количеству Ц.

Пары оснований соединяются водородными связями: две — между А и Т и три — между Г и Ц. Поэтому нуклеотидная последовательность одной цепи комплементарна нуклеотидной последовательности другой. Под *комплементарно* — понимают взаимное соответствие (пространственная взаимодополняемость) поверхностей взаимодействующих молекул или их частей, приводящее, как правило, к образованию вторичных (водородных, ионных и др.) связей между ними по принципу «ключ — замок».

На одном витке спирали предполагается 10 нуклеотидных остатков. Шаг спирали равен 3,4 нм, диаметр спирали — около 2 нм.

Нуклеотидный состав ДНК, выделенных из организмов разных видов, сильно различается, но является характерным для каждого вида. Видоспецифичность ДНК — основа геносистематики, используется для установления филогенетической связи организмов.

Большинство природных ДНК имеет двуцепочечную структуру, линейную или кольцевую форму (в последнем случае концы молекулы ковалентно замкнуты). Исключение составляют одноцепочечные ДНК (тоже линейные или кольцевые) вирусов.

Биспиральная структура не является абсолютно жесткой, что делает возможным образование перегибов, петель, суперспиралей, необходимых для упаковки гигантских молекул ДНК в малом объеме клетки.

РНК — обязательный компонент всех живых клеток, многих вирусов. Пространственная структура РНК представлена в основном однонитчатой полинуклеотидной цепью (содержит от 75 до 10 000 нуклеотидов), образующей в отдельных местах двухспиральные участки по принципу комплементарности оснований.

В соответствии с функцией, молекулярной массой и структурными признаками различают несколько классов клеточных РНК: *рибосомальные* (рРНК), *транспортные* (тРНК), *информационные*, или *матричные* (иРНК, или мРНК). В клетках эукариот обнаружены три РНК-полимеразы, синтезирующие разные классы РНК.

Генетический код. Свойственная живым организмам единая система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов, определяющих последовательность аминокислот в синтезирующейся полипептидной цепи. В узком смысле генетический код — словарь *кодонов* (триплетов иРНК), кодирующих те или иные аминокислоты белкового синтеза.

Участок молекулы ДНК (у некоторых вирусов РНК), кодирующий первичную структуру какого-либо белка — фермента, называют *геном* (греч. *genos* — род, происхождение). Ген — наследственный фактор, функционально неделимая единица генетического материала.

Рассмотрим общие свойства генетического кода:

триплетность — каждая аминокислота кодируется тройкой триплетов. Доказательством триплетности является факт разработки биохимиками методики приготовления искусственных ДНК с известной последовательностью нуклеотидов. При введении в растворы, содержащие все компоненты синтеза белка, искусственные РНК направляли этот процесс;

неперекрываемость — кодоны одного гена не перекрываются, т. е. нуклеотидная последовательность считывается в одном направлении подряд, триплет за триплетом. Правда, у некоторых вирусов есть перекрывающиеся гены, имеющие общие участки ДНК. Это, вероятно, приспособление, позволяющее сэкономить место у микроскопически крошечных существ. Конец одного гена может совпадать с началом другого или один ген заключает в себе еще какой-либо второй ген;

вырожденность — многие аминокислотные остатки кодируются несколькими кодонами;

однозначность — каждый отдельный кодон кодирует только один аминокислотный остаток;

компактность — между кодонами в иРНК нет «запятых» — нуклеотидов, не входящих в последовательность кодонов данного гена;

универсальность — генетический код одинаков для всех живых организмов (хотя известно, что несколько видоизмененный генетический код действует в митохондриях). Считывание начинается с определенной точки, определяемой *кодон-инициатором*, и идет в одном направлении в пределах одного гена. Из 64 кодонов 61 кодирует определенные аминокислоты, а 3 не кодируют никаких аминокислот: УАА, УАГ и УГА. Это *стоп-кодона*, определяющие окончание синтеза полипептидной цепи. Кодон АУТ (а у бактерий и некоторые другие) определяет начало синтеза полипептидной цепи.

В табл. 1 показаны кодоны иРНК и соответствующие им аминокислоты.

Чтобы найти аминокислоту, определяемую данным кодоном, надо начать со строки, относящейся к первому основанию кодона (слева), и двигаться вдоль этой строки до столбца, расположенного под вторым основанием кодона. Затем найти третье основание кодона — в крайнем правом столбце.

Для аминокислот приняты следующие сокращения: Ала — аланин, Арг — аргинин, Асп — аспарагин, Асп — аспарагиновая кислота, Вал — валин, Гис — гистидин, Гли — глицин, Глн — глутамин, Глу — глутаминовая кислота, Иле — изолейцин, Лей — лейцин, Лиз — лизин, Мет — метионин, Про — пролин, Сер — серин, Тир — тирозин, Тре — треонин, Три — триптофан, Фен — фенилаланин, Цис — цистеин.

Табл. 1. Генетический код (молекулы иРНК)

Положение гетероциклического основания в колонне						
Первое	Второе				Третье	
	У	Ц	А	Г		
У	УУУ	УЦУ	УАУ	УГУ	У	
	УУЦ	УЦЦ	УАЦ	УГЦ	Ц	
	УУА	УЦА	УАА	УГА	А	
	УУГ	УЦГ	УАГ	УГГ	Г	
	ЦУУ	ЦЦУ	ЦАУ	ЦГУ	У	
Ц	ЦУЦ	ЦЦЦ	ЦАЦ	ЦГЦ	Ц	
	ЦУА	ЦЦА	ЦАА	ЦГА	А	
	ЦУГ	ЦЦГ	ЦАГ	ЦГГ	Г	
	АУУ	АЦУ	ААУ	АГУ	У	
	АУЦ	АЦЦ	ААЦ	АГЦ	Ц	
А	АУА	АЦА	ААА	АГА	А	
	АУГ	АЦГ	ААГ	АГГ	Г	
	ГУУ	ГЦУ	ГАУ	ГГУ	У	
	ГУЦ	ГЦЦ	ГАЦ	ГГЦ	Ц	
	ГУА	ГЦА	ГАА	ГАГ	А	
Г	ГУГ	ГЦГ	ГАГ	ГГГ	Г	

Постановка проблемы генетического кода и теоретическое рассмотрение некоторых возможных его вариантов принадлежат А. Даунсу (1952) и Г. Грамову (1954). Основные свойства генетического кода (триплетность, вырожденность) выявлены в 1961 г. в генетических экспериментах Ф. Крика и С. Бреннера. Расшифровка кода, т. е. нахождение соответствия между кодонами и аминокислотами, осуществлена в работах американских биохимиков М. Ниренберга, С. Очоа и др.

Синтез белка. Реализация генетической информации, закодированной в ДНК ядра клетки, осуществляется в процессе белкового синтеза. Сама ДНК не принимает непосредственного участия в синтезе белковых молекул.

Первый этап передачи генетической информации — *транскрипция* (лат. transcriptio — переписывание) — снятие копии с нуклеотидной последовательности генов в виде молекул синтезируемой иРНК.

иРНК (или мРНК) наиболее разнообразна по

молекулярной массе (от $0,05 \cdot 10^6$ до $4 \cdot 10^6$). Она составляет около 2 % общего количества РНК в клетке.

Молекула иРНК синтезируется непосредственно на ДНК-матрице. В процессе транскрипции осуществляется переписывание информации, закодированной в последовательности нуклеотидов ДНК-матрицы, в последовательность нуклеотидов в молекуле иРНК.

Транскрипцию осуществляет фермент РНК-полимераза. Мономерными предшественниками РНК являются нуклеозидтрифосфаты — АТФ, ГТФ, ЦТФ и УТФ. В качестве матрицы фермент использует двойную спираль ДНК, он транскрибирует нуклеотидную последовательность только одной цепи ДНК (рис. 44). В результате транскрипции образуется цепь иРНК, строго комплементарная одной цепи ДНК. Одна и та же матрица ДНК многократно используется для синтеза многих идентичных молекул иРНК, в связи с чем количество синтезированной РНК может в сотни

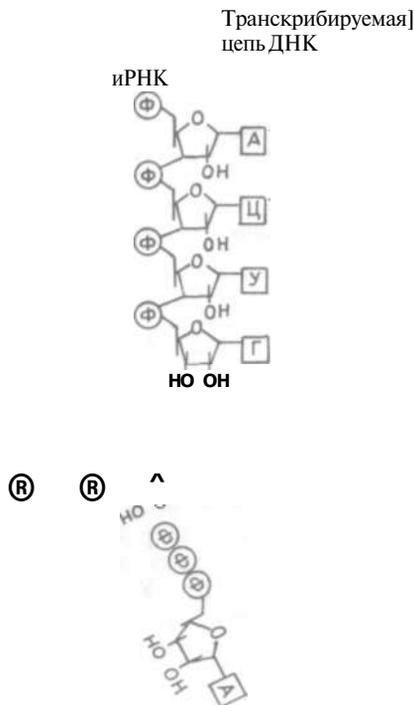


Рис. 44. Механизм биосинтеза иРНК на ДНК-матрице

и тысячи раз превосходить количество матричной ДНК.

Следует отметить, что в молекуле ДНК между генами многих полипептидов вставлены участки, не содержащие информации (так называемые *интроны*). При транскрипции сначала образуется цепочка РНК всей последовательности нуклеотидов ДНК (про-иРНК). Ее образование и дальнейшие превращения — отличительная особенность эукариот. Интроны распределены по всей длине молекулы про-иРНК. Процесс выщепления интронов и дальнейшая компоновка кодирующих участков (*сплайсинг*) направляются специальными клеточными механизмами и происходят до синтеза полипептидной цепи.

Информационная РНК через поры оболочки ядра попадает в цитоплазму, и в соответствии с ее длиной к ней присоединяется большее или меньшее количество рибосом. Образуется *полирибосома* — белоксинтезирующая система клетки.

Процесс перевода последовательности нуклеотидов иРНК в последовательность аминокислот в белке, образуемом при биосинтезе, называется *трансляцией* (лат. *translatio* — передача). иРНК при этом служит полинуклеотидной матрицей, при посредстве которой формируется полипептидная цепь со строго заданным чередованием аминокислот.

Свободные аминокислоты всегда присутству-

ют в цитоплазме клетки; у растений их 20—22. Перенос аминокислот из цитоплазмы к полисоме осуществляет тРНК, строго определенная для каждой аминокислоты. тРНК — низкомолекулярные (молекулярная масса около 25 000), их структура наиболее изучена по сравнению с другими классами РНК, отличается эволюционной консервативностью, что, вероятно, связано с высокой степенью функциональной специализации. Все известные тРНК способны изгибаться, образуя петли, удерживаемые короткими участками со спаренными основаниями (двухмерная укладка). Так образуется вторичная структура, напоминающая по форме клеверный лист (рис. 45). Третичная структура, образуемая при участии дополнительных связей, напоминает по форме латинскую букву L. На одном конце тРНК имеется так называемая антикодоновая петля (антикодон), триплет нуклеотидных остатков, кодирующих определенную аминокислоту, на другом — остаток концевой рибозы, которая за счет образования ковалентной связи с карбоксильной группой, соответствующей кодону иРНК аминокислоты, связывает данную аминокислоту и переносит ее на полисому. Перенос осуществляется с помощью фермента аминоацилсинтетазы, способной специфически «узнавать» как аминокислоту, так и соответствующую ей тРНК.

Трансляция информации происходит в рибосоме. Здесь функционирует удивительный молекулярный механизм, позволяющий перевести язык матрицы на язык белка. Его образно назвали *адаптерным механизмом*, по аналогии с адаптером — устройством, преобразующим механические сигналы на дорожке грампластины в звуковые. В рибосоме адаптером служит тРНК, несущая аминокислотный остаток (так называемый аминоксил-тРНК). Присоединив соответствующую аминокислоту, тРНК направляется к рибосоме, антикодон взаимодействует с комплементарным триплетом оснований (кодон) иРНК и безошибочно находит на ней ту позицию, в которую потом встает аминокислота в синтезируемой белковой молекуле, фермент связывает аминокислоту в полипептидной цепи. Естественно, что первым «узнается» тот триплет, который кодирует вступление в полипептидную цепь N-концевой аминокислоты будущей белковой молекулы. Матричная РНК в рибосоме, после того как соответствующая аминокислота попадает в полипептидную цепь белка, продвигается на один триплет, с которым взаимодействует новый аминоксил-тРНК, несущий следующую по порядку в белковой молекуле аминокислоту. Так возникает белок с точно заданной первичной структурой. Эти процессы протекают очень быстро: так, для полимеризации полипептидной цепи молекулярной массой до 20 000 достаточно 5 с.

Таков в общих чертах механизм синтеза белка в клетке. Ученые предложили различные вариации механизма белкового синтеза. Например, М. Ниренберг (1963) предложил вариант биосинтеза полипептидов, центром которого служат рибосома и образующая с ней временный комплекс иРНК (рис. 46, А); в основе модели Х. Гудмена и

Рис. 45. Структура тРНК (а — схематично; б — полусхематично):

1 — антикодонная петля; 2 — концевой участок, акцептирующий аминокислотный остаток; 3 — спаренные основания (двухмерная укладка)

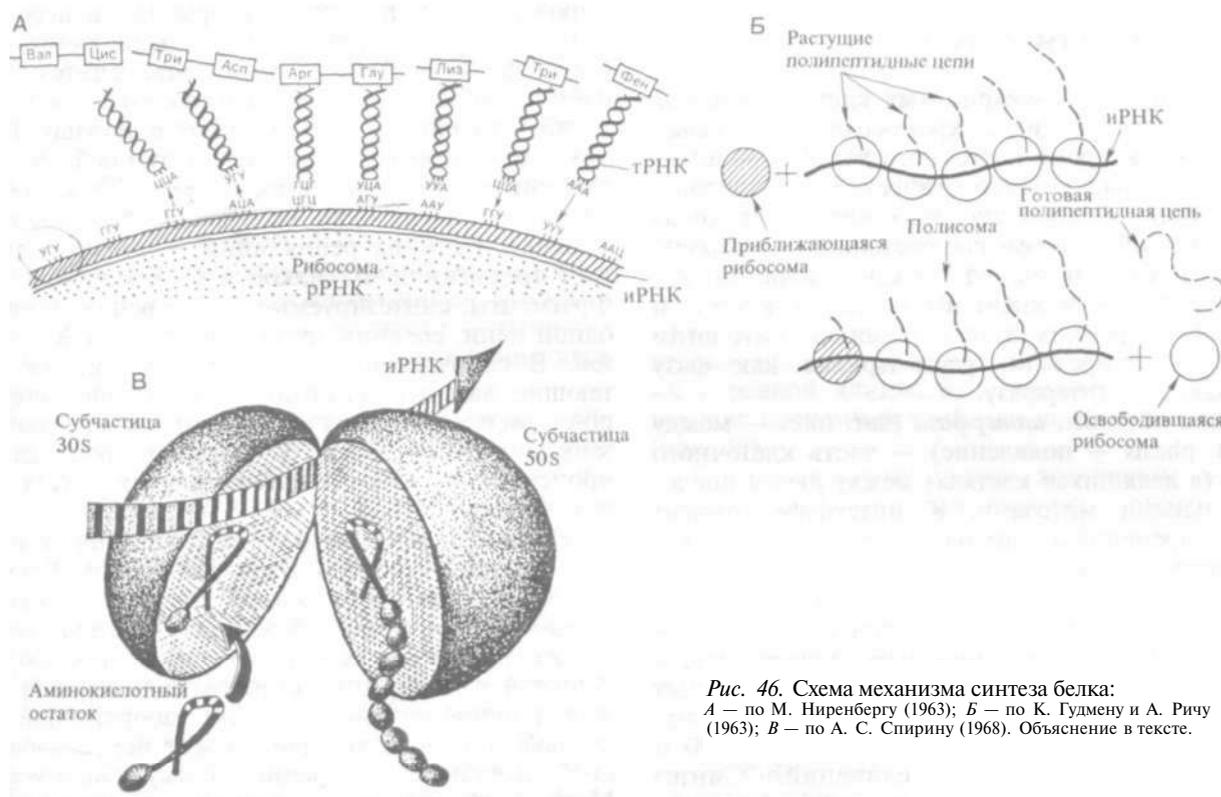
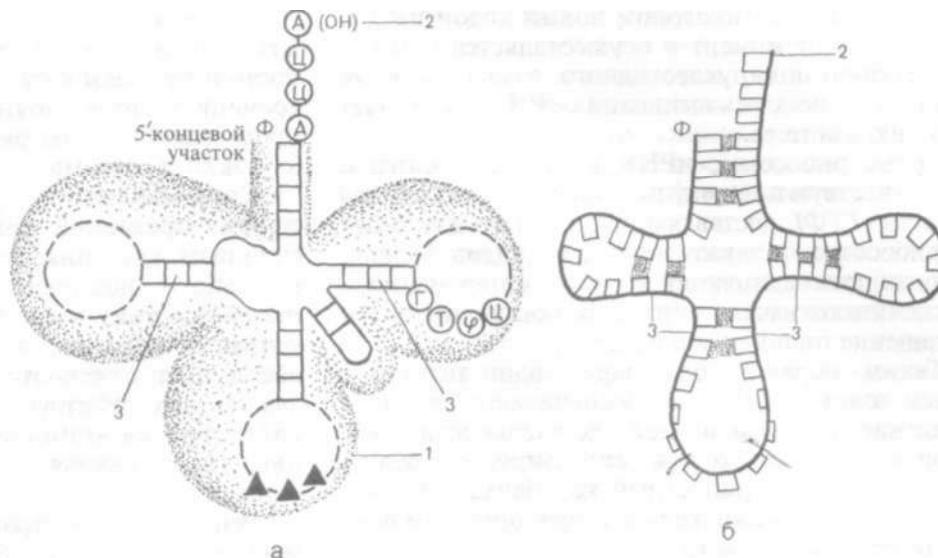


Рис. 46. Схема механизма синтеза белка: А — по М. Ниренбергу (1963); Б — по К. Гудмену и А. Ричу (1963); В — по А. С. Спирину (1968). Объяснение в тексте.

А. Рича (1963) лежит способность рибосом передвигаться вдоль молекулы иРНК; присоединившись к началу цепи иРНК, рибосома должна пройти через всю молекулу РНК, синтезируя по мере своего передвижения полипептидную цепь (рис. 46, Б). А. С. Спиринов (1968) в Институте белка АН СССР предложил схему биосинтеза белка, объясняющую процесс трансляции в рибосоме на примере бактерии кишечной палочки (рис. 46, В). В процессе трансляции иРНК располагается на границе субчастиц 30 S и 50 S. Как полагают, перемещение субчастиц относительно друг друга обеспечивает осуществление многоэтапного процесса синтеза полипептидной цепи. Антикодон аминокислот-тРНК (три светлые полосы на верхнем изгибе тРНК; см. рис. 46, В) взаимодействует с кодоном иРНК (три светлые по-

лоски на стрелке, условно обозначающей иРНК) в определенном месте субчастицы 30 S. К соседнему кодону иРНК присоединена пептидил-тРНК, т. е. тРНК, несущая пептидную цепочку, созданную в процессе трансляции. Субчастицы 30 S и 50 S смыкаются, происходит синтез пептидной связи и пептид удлиняется на один аминокислотный остаток. Вслед за этим субчастицы 30 S и 50 S снова расходятся (это положение показано на рис. 46, В). Причем новая пептидил-тРНК окажется на субчастице 50 S, а на субчастице 30 S освободится место для присоединения аминокислот-тРНК, которая принесет в рибосому следующую по порядку аминокислоту в новообразуемой молекуле белка. Очень важно, что в момент расхождения субчастиц иРНК продвигается на один кодон. Очередная аминокислот-тРНК

«узнает» своим антикодоном новый кодон иРНК. Именно в этот момент и осуществляется перевод (трансляция) полинуклеотидного языка на язык белка, именно здесь аминоксил-тРНК выполняет функцию адаптера.

Кроме рибосомы, иРНК и тРНК, в синтезе белка участвуют молекулы *гуанозинтрифосфорной кислоты (ГТФ)*, доставляющие энергию для работы рибосомы, а также несколько видов белков, которые присоединяются к рибосоме временно и обеспечивают начало синтеза белка, удлинение и завершение полипептидной цепи.

Таким образом, благодаря кодон-антиконовым взаимодействиям обеспечивается воспроизведение уникальной последовательности аминокислотных остатков в синтезируемом белке, т. е. реализуется триплетный код белкового синтеза, абсолютно одинаковый у всех организмов — от бактерии до человека.

ИНТЕРФАЗНОЕ ЯДРО

У большинства эукариотных клеток *хроматин* выявляется как видимые хромосомные образования только во время клеточного деления — в митозе (см. дальше). Цитологическими исследованиями было установлено, что клетки проходят *митотический цикл деления*, состоящий из хорошо различимых фаз и периода между делениями, который является важнейшим в жизни клетки и который на ранних этапах развития цитологии ученые игнорировали, рассматривая как фазу «отдыха», или интерфазу.

Таким образом, *интерфаза* (лат. *inter* — между и греч. *phasis* — появление) — часть клеточного цикла (в делящихся клетках) между двумя последовательными митозами. К интерфазе относят также временный выход клетки из цикла (состояние покоя).

Интерфазное ядро имеет сходную структуру с рабочим ядром. Однако его основная функция — синтез ДНК после деления ядра. Кроме того, в интерфазе происходят синтез гистонов (основных белков), входящих в состав хромосом, РНК и накопление запаса энергии за счет синтеза АТФ и других макроэргических соединений. Синтез ДНК и гистонов происходит синхронно и их количественное соотношение обычно постоянно. Интенсивно синтезируются также белки, которые затем участвуют в образовании веретена деления.

В активно делящихся клетках синтез белков и РНК в целом продолжается практически непрерывно на протяжении всей интерфазы. Репликация ДНК происходит в течение строго определенного периода, что впервые было установлено при измерении содержания ДНК в интерфазных ядрах с помощью микроспектрофотометрии (П. Уолкер, 1952; К. Патау, Х. Свифт, 1953). Эти измерения показали, что по содержанию ДНК ядра распадаются на три группы: еще не приступившие к репликации, осуществляющие репликацию и завершающие репликацию. В связи с этим интерфазу принято разделять на три периода: пресинтетический (*G₁*), синтетический (*S*) и постсинтетический (*G₂*) (рис. 47).

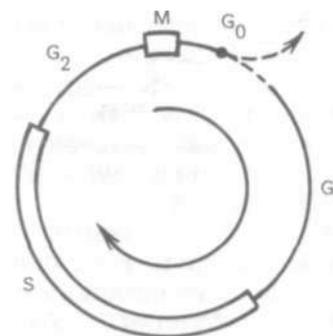
Экспериментально установлено, что синтез ДНК происходит в периоде *S*. Продолжительность интерфазы составляет, как правило, до 90 % времени всего клеточного цикла, удвоение ДНК продолжается примерно 6—10 ч, завершается за 3—4 ч до начала митоза.

Согласно гипотезе Дж. Уотсона и Ф. Крика, сформулированной ими в 1953 г., молекулярный механизм удвоения, или *репликации* (позднелат. *replicatio* — повторение), *редупликации*, *аутопродукции*, состоит в следующем: сначала двухцепочечная спираль молекулы ДНК раскручивается и обе ее нити отделяются друг от друга, затем каждая из них действует как матрица, на которой синтезируется комплементарная ей нить. В течение цикла каждая молекула ДНК удваивается один раз.

Репликация — процесс самовоспроизведения макромолекул ДНК, обеспечивающий точное копирование генетической информации и передачу ее от поколения к поколению. В репликации участвует фермент ДНК — *полимераза*; синтез ДНК идет со скоростью около 1000 нуклеотидов у бактерий и около 100 — у эукариот в секунду. Репликация — процесс полуконсервативный, так как при синтезе двух дочерних молекул ДНК каждая из них содержит одну «новую» и одну «старую» цепочку. Единица репликации — *репликон* (термин предложили Ф. Жакоб и С. Бреннер, 1953). Фрагменты, синтезируемые в ходе репликации на одной цепи, соединяются ферментом ДНК — *лигазой*. В самоудвоении участвуют белки, расплетающие двойную спираль ДНК, стабилизирующие расплетенные участки, предотвращающие запутывание молекул. У эукариот репликация происходит одновременно во многих точках одной молекулы ДНК.

Репликацией называют также удвоение хромосом, в основе которого лежит репликация ДНК.

Таким образом, в живой природе действует *матричный принцип биосинтеза макромолекул* (белка, нуклеиновых кислот). Он полностью отличается от принципа синтеза полимеров в неживой природе, заводской или лабораторной установке, в основе которого лежит неупорядоченное, случайное соударение молекул мономеров, Матричный синтез в процессе транскрипции



Репликация ДНК

Рис. 47. Схематическое изображение клеточного цикла: *G₂* — период, в котором рост клетки может приостанавливаться, но чаще клетка растет до вхождения в *S*-период; *G₁* — пресинтетический период: ядро содержит нереплицированное диплоидное количество ДНК; *S* — синтетический период: идет репликация ДНК; *G₂* — постсинтетический период: ядро содержит реплицированное (тетраплоидное) количество ДНК; *M* — митоз

РНК с ДНК, трансляции при белковом синтезе, репликации ДНК основан на комплементарности пуриновых и пиримидиновых оснований. Благодаря этому осуществляются упорядоченное, четко запрограммированное взаимодействие мономеров с матрицей-макромолекулой и создание новых полимеров заданной структуры. Именно поэтому матричный принцип биосинтеза рассматривается как специфическое и неотъемлемое свойство жизни.

Белок (или реплика), возникающий в процессе биосинтеза, имеет иную химическую природу, чем матрица, поэтому этот процесс часто называют *гетерологической репликацией* (греч. heteros — другой, разный). При самоудвоении ДНК, или синтезе РНК на ДНК, и матрица и реплика являются полинуклеотидами. Это *гомологическая репликация* (греч. homos — равный, одинаковый).

МИТОТИЧЕСКИЙ ЦИКЛ ЯДРА

Ядро клетки не возникает непосредственно в цитоплазме и не образуется из других органоидов. Возникновение новых ядер связано только с делением уже существующих. Деление ядра сопровождается сложными перестройками, обуславливающими точное и совершенно одинаковое распределение генетического материала между двумя дочерними ядрами, постоянство числа, формы и размеров единиц наследственности клетки — хромосом. Такой сложный процесс деления ядра называется *митозом*.

Хромосомы. Это обязательные компоненты ядра, несущие гены и определяющие наследственные особенности клеток и организмов. Способны к самовоспроизведению, обладают структурно-функциональной индивидуальностью и сохраняют ее в ряду клеточных поколений. В процессе эволюции хромосомы явились наиболее совершенной формой организации наследственных структур.

Хромосомы были обнаружены В. Флеммингом (1882) и Е. Страсбургером (1884), установившими, что во время деления в ядре появляются нитевидные структуры. Термин «хромосома» (греч. chroma — цвет и soma — тело), указывающий на способность этих структур интенсивно окрашиваться основными красителями, был предложен В. Вальдейером (1888). На 40 лет раньше ботаник В. Гофмейстер, изучая материнские клетки пыльцы традесканции, наблюдал и зарисовал хромосомы непосредственно на живом объекте. Это первое изображение хромосом в биологической литературе.

Появление хромосомной теории наследственности привлекло к хромосомам внимание широкого круга биологов. Трудно назвать другую структуру, изучение которой проводилось бы столь детально и интенсивно, с использованием огромного количества методов. И хотя многие особенности этих сложно организованных структур уже известны, изучение хромосом еще далеко не завершено.

Хромосомы представлены вытянутой в длину

нуклеопротеидной структурой. Они удваиваются в результате идентичной репродукции перед каждым клеточным делением (см. репликация ДНК), а затем распределяются поровну между дочерними клетками. Поэтому каждая отдельная хромосома присутствует во всех клетках данного организма в одной и той же форме и несет идентичную информацию.

ДНК может быть уложена с разной плотностью в зависимости от физиологической активности хромосом. Поэтому на протяжении клеточного цикла происходит лишь смена двух физиологических форм хромосом: 1) *транспортной* (во время деления ядер: хромосомы имеют компактную структуру, ясно различимые) и 2) *функциональной* (в промежутках между делениями: хромосомы разрыхленные, нитевидные, длинные и неразличимые в отдельности; см. рабочее ядро, интерфаза).

Морфологические особенности хромосом удобнее изучать на стадии метафазы и анафазы; в это время они имеют вид цилиндрических тел, которые интенсивно окрашиваются основными красителями и дают положительную реакцию Фельгена (рис. 48).

На теле хромосомы всегда имеется первичная перетяжка, разделяющая хромосому на два плеча. Расположение первичной перетяжки строго видоспецифично, и по этому признаку хромосомы делятся на три типа: 1) *acrocentric*, палочкообразные, с коротким или даже незаметным вторым плечом; 2) *submetacentric*, с плечами неравной длины; 3) *metacentric*, обладающие плечами равной или почти равной длины (рис. 49).

По химическому составу хромосомы включают *хроматин*, который содержит около 40 % ДНК, 40 % хромосомных белков — гистонов (белки с высоким содержанием аргинина и лизина), почти 20 % негистоновых хромосомных белков (в основном кислые белки, к которым относятся белки, ответственные за движение хромосом, ферменты для синтеза РНК и ДНК, вероятно, также белки, регулирующие активность отдельных генов, и т. д.) и немного РНК.

Внешний вид метацентрической хромосомы показан на рис. 50, А.

Во время деления ядер хромосомы имеют длину 0,2—20 мкм и вначале состоят из двух лежащих ря-



Рис. 49. Основные типы хромосом:

Рис. 48. Метафазная пластинка SMORДИНЫ черной — K1-bes nigrum, 2л = 16. Ориг.

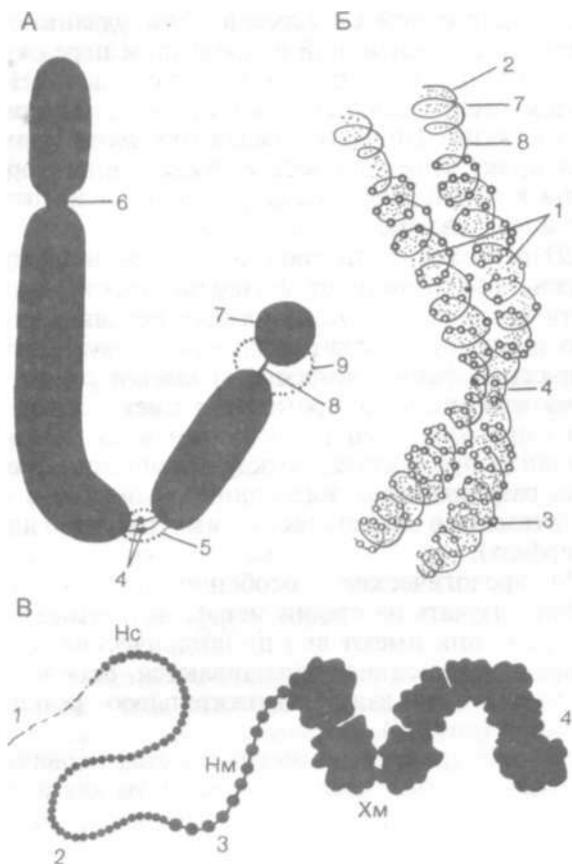


Рис. 50. Хромосома:

А — внешний вид метацентрической хромосомы; Б — SAT-хромосома во время деления ядра; 1 — хроматин; 2 — хромонема; 3 — хромомеры; 4 — центромера; 5 — нити веретена деления; 6 — вторичная перетяжка; 7 — спутник; 8 — ядрышковая перетяжка; 9 — ядрышко; В — схема структурных уровней организации митотической хромосомы: 1 — нить ДНК; 2 — нуклеосомная фибрилла, состоящая из нуклеосом (Нс); 3 — нуклеомерная фибрилла, состоящая из нуклеомеров (Ям); 4 — хромонема, образованная плотно уложенными хромомерами (Хм)

дом идентичных *хроматид* (рис. 50, Б), которые потом отделяются друг от друга, причем каждая становится одной из дочерних хромосом. В период между делениями ядра из каждой дочерней хромосомы в результате репликации ДНК снова образуются лежащие вместе хроматиды.

Основу хромосом составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК (в хромосоме около 99 % ДНК клетки), образующая несколько уровней организации и связанная с белками в нуклеопротеид (дезоксирибонуклеопротеиновый комплекс — ДНП) (рис. 50, В). Первый уровень — это нить ДНП диаметром 10 нм, состоящая из «бусин» — *нуклеосом*. Одна нуклеосома — это частица, содержащая 8 молекул гистонов, на которую накручен участок ДНК длиной около 50 нм (около 140 пар нуклеотидов). Нуклеосомы собраны в более крупные «бусины», из которых формируется нить ДНП диаметром 20–30 нм. Она образует толстую нить диаметром 0,1–0,3 мкм — *хромонема*, состоящую из крупных «бусин» — *хромомеров*. Плотно уложенная хромонема формирует тело митотической хромосомы (см. рис. 50, Б).

Число, положение и размеры отдельных хромомер в обеих хроматидах одинаковы и для каждой хромосомы относительно постоянны, что позволяет идентифицировать хромосому.

Обе хроматиды прочно связаны в месте первичной перетяжки — *центромере* и в определенных фазах ядерного деления согнуты. Обычно каждая хромосома имеет только одну центромеру (моноцентрические хромосомы), однако могут встречаться и две (дичцентрические) и даже большее число центромер (полицентрические). Во время деления ядра центромера становится местом прикрепления нитей веретена, приводящих хроматиды в движение. Местом образования и прикрепления волокон веретена на центромере служит *кинетохор* — центр организации микротрубочек, структура которого еще не ясна. У растений его описывают как систему спиральных и петлеобразных фибрилл.

Концы хромосомы обладают специфическими свойствами и их называют *теломерами* (греч. telos — конец и meros — часть, доля). Эти участки, как правило, имеют сложное строение, предохраняют концы хромосом от слипания, обеспечивая сохранение целостности и индивидуальности хромосом, ориентацию их в митозе.

У некоторых хромосом, кроме первичной, могут быть и *вторичные перетяжки*. Они обычно располагаются у конца хромосомы. Иногда вторичные перетяжки отделяют от основного тела хромосомы небольшое округлое тельце — *спутник*, или *сателлит* (у некоторых рас лука несколько спутников, расположенных один за другим). В таком случае вторичную перетяжку часто называют *ядрышковой перетяжкой* или *SAT-зоной*. В этом случае хромосома имеет толщину всего 7 нм и мало закручена, поэтому SAT-зоны не окрашиваются (SAT с англ. означает без ДНК). Вся хромосому в таком случае называют SAT-хромосомой. Тесно примыкая к ядрышковой перетяжке, часто напротив спутника, находится *организатор ядрышка*; это та часть нуклеопротеидной структуры, которая образует ядрышко после деления ядра.

Наиболее важными признаками, позволяющими *идентифицировать* отдельные хромосомы (выявлять строго постоянные участки), служат их число, относительные размеры, форма, поведение и внутреннее строение.

Весь фонд генетической информации каждого клеточного ядра — *геном* — распределен между некоторым постоянным числом хромосом. Это число *n*, которое специфично для данного вида (или подвида). У кукурузы, например, оно равно 10, у смородины — 8, яблони, груши, рябины — 17, ржи — 7, свеклы, капусты, редиса — 9, осины, ивы, тополя — 19, у сосны, ели, пихты, дуба, бука — 12 и т. д.

Гаплоидные клетки содержат один набор хромосом (л), а диплоидные — два (2 л), так что вся информация представлена дважды. Половые клетки гаплоидны. У высших растений клетки тела — соматические — диплоидны и содержат один отцовский и один материнский набор хромосом.

Длина хромосом варьирует в разных клетках от 0,2 до 50 мкм, диаметр — от 0,2 до 2 мкм. У растений наиболее крупные хромосомы имеют представители сем. лилейных.

Группа признаков, по которым можно идентифицировать данный, хромосомный набор, называется *кариотипом*. Кариотип характерен для отдельной особи, вида, рода или более крупной систематической группы и может быть представлен в виде схемы — *идеограммы*, на которой гомологичные пары (полученные от отца и матери) располагаются рядами в порядке убывающего размера (рис. 51).

Митоз (греч. *mitos* — нить), не прямое деление ядра, кариокинез. Это основной способ деления эукариотных клеток. Биологическое значение митоза состоит в строго одинаковом распределении удвоенных хромосом между дочерними клетками, что обеспечивает образование генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений.

В 1874 г. И. Д. Чистяков описал ряд стадий (фаз) митоза в спорах плауна, еще не ясно представляя себе их последовательность. Детальные исследования морфологии митоза впервые выполнили Э. Страсбургер на растениях (1876—1879) и В. Флемминг на животных (1882).

Митоз является непрерывным процессом, но условно его разделяют на несколько стадий (фаз) — профазу, прометафазу, метафазу, анафазу и телофазу (рис. 52). Длительность стадий митоза различна и зависит от типа ткани, физиологического состояния организма, внешних факторов; наиболее продолжительны первая и последняя стадии.

В *профазе* (греч. *pro* — перед, раньше) начинается конденсация хромосом в ядре. Хромосомы становятся различимы в световой микроскоп. В клетке из микротрубочек начинает формироваться митотический аппарат — ахроматиновый аппарат деления, распадается ядрышко, снижается

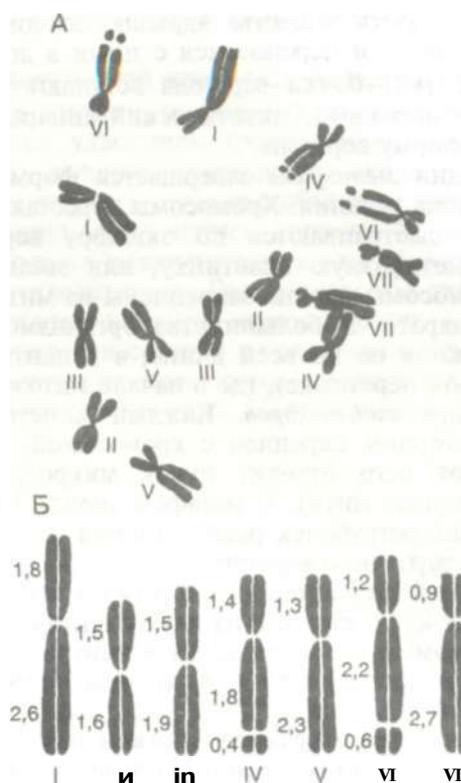


Рис. 51. Хромосомы (А) и кариограмма нормального кариотипа (Б) гороха (*Pisum sativum*)

активность транскрипции (к концу профазы синтез РНК прекращается).

В *прометафазе* (греч. *pro* и *meta* — после, через) происходит распад ядерной оболочки на фрагменты. Нуклеоплазма и цитоплазма смешиваются, иногда такую смешанную среду делящегося ядра называют *миксоплазмой* (греч. *mixis* — смешение). Хромосомы начинают беспорядочно

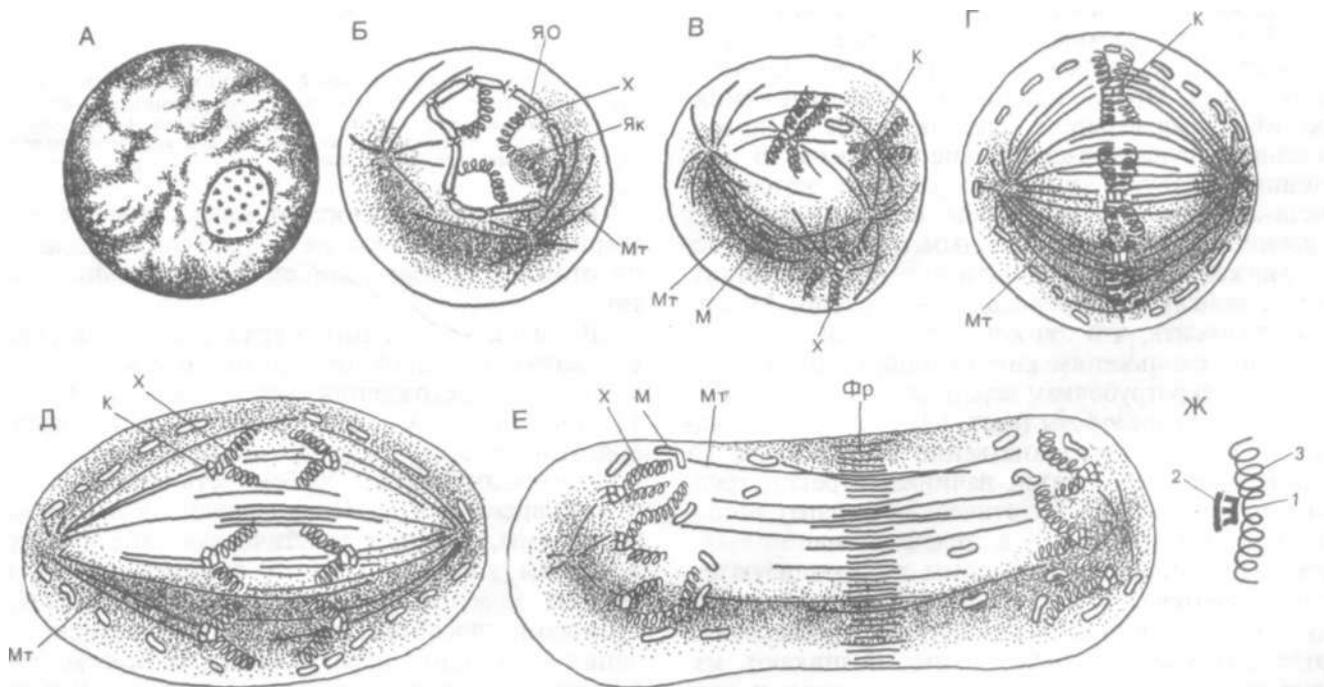


Рис. 52. Общая схема митоза:

А — интерфаза; Б — профаза; В — прометафаза; Г — метафаза; Д — анафаза; Е — телофаза; Ж — метафазная хромосома (1 — первичная перетяжка; 2 — кинетохор; 3 — плечо хромосомы); SO — ядерная оболочка; X — хромосомы; Як — ядрышко; Мт — микротрубочки; М — мембраны (остатки ядерной оболочки и эндоплазматический ретикулум); К — кинетохоры хромосом; Фр — фрагмопласт

двигаться; часть вещества ядрышка входит в состав хромосом и переносится с ними в дочерние ядра. Микротрубочки веретена вступают в контакт с хромосомами, митотический аппарат приобретает форму веретена.

В стадии *метафазы* завершается формирование веретена деления. Хромосомы перестают двигаться и выстраиваются по экватору веретена, образуя метафазную пластинку, или звезду. Теперь хромосомы прочно закреплены на митотическом аппарате. У большинства организмов они закрепляются не по всей длине, а в центромере (первичной перетяжке), где в начале митоза образуется пара *кинетохоров*. Каждый кинетохор с одной стороны скреплен с хромосомой, с другой — от него отходит пучок микротрубочек (кинетохорные нити). В метафазе пучки кинетохорных микротрубочек располагаются параллельно микротрубочкам веретена.

В первой половине митоза каждая хромосома клетки двойная, состоит из двух идентичных копий — хроматид, соединенных в центромере. На каждой хромосоме пара кинетохоров направлена к различным полюсам.

Синтез белка в метафазе снижен на 20—30 % по сравнению с интерфазой. На этой стадии хромосомы очень чувствительны к холоду, колхицину и другим агентам, воздействие которых разрушает веретено деления.

Анафаза (греч. ана — вновь) — ключевой момент митоза, хотя и самая короткая его стадия. В анафазе хроматиды каждой хромосомы одновременно разъединяются и расходятся к противоположным полюсам клетки. Двигутся хроматиды (или дочерние хромосомы) кинетохорами вперед, их плечи отклонены при этом назад. Начинает удлиняться веретено деления, иногда в 2—3 раза. Движение хромосом происходит строго одновременно и очень медленно — 0,2—5 мкм/мин.

Механизм расхождения хромосом в анафазе сложен и в настоящее время изучен только в общих чертах. Предполагают, что он связан с микротрубочками веретена, так как любое их повреждение нарушает расхождение хромосом. В движении участвуют кинетохорные нити, которые в мета- и анафазе нерастяжимы, но и не упруги; их сравнивают с тонким стальным тросиком. По мере движения хромосом нити веретена укорачиваются, но как это происходит — неясно. Можно предположить, что движение хромосом обусловливается скольжением кинетохорных микротрубочек по микротрубочкам веретена.

В стадии *телофазы* (греч. telos — конец) группы хромосом пространственно обособляются у каждого полюса клетки, начинается реконструкция дочерних ядер, митотический аппарат распадается. Все процессы в телофазе напоминают профазу наоборот. Хромосомы деспирализуются, разрыхляются, на них налипают фрагменты будущей ядерной оболочки, которые сливаются и отделяют ядро от цитоплазмы. Возникают маленькие первичные ядрышки, они растут и сливаются в одно или несколько ядрышек интерфазной клетки. Микротрубочки аппарата деления перестраиваются. После обособления дочерних

ядер начинается процесс *цитотомии* (греч. цито и tome — разрез, рассечение), или *цитокинеза*, — разделение материнской клетки на две дочерние. У подавляющего большинства клеток растений цитотомия осуществляется путем образования из микротрубочек веретена структуры *фрагмопласта* (греч. phragmos — перегородка и plastos — оформленный) — внутриклеточной пластинки, зачатка клеточной стенки, как правило, по плоскости совпадающей с экваториальной плоскостью веретена деления. Есть основания считать, что микротрубочки фрагмопласта контролируют направления движения пузырьков Гольджи. Сначала в центральной области веретена деления появляются образующиеся в комплексе Гольджи многочисленные пузырьки, содержащие пектиновые вещества. В результате увеличения их числа и постепенного слияния друг с другом в направлении от центра к периферии клетки возникают длинные плоские мешочки — *мембранные цистерны* (рис. 53), которые, сливаясь с плазматической мембраной, делят материнскую клетку на две идентичные дочерние, вдвое меньше материнской. Затем клетки растут, достигают размеров материнской клетки (интерфаза) и могут снова делиться или начинают специализироваться.



Рис. 53. Образование клеточной пластинки в клетках корня лука (*Allium cepa*) под электронным микроскопом (схемат.): 1 — пузырьки Гольджи; 2 — стенка материнской клетки; 3 — митохондрии; 4 — межклеточная пластинка; 5 — каналы эндоплазматического ретикулума; 6 — телофазное ядро; 7 — диктиосома

Иногда митозом считают только деление ядра (кариокинез), которое не всегда сопровождается цитотомией — образованием двух отдельных клеток.

В жизни клетки митоз сравнительно недолог, в клетках растений он длится около 1—1,5 ч, а процесс расхождения хромосом — от 0,5 до 12 мин. Но митоз — это конечный этап большой подготовительной работы, которую клетка выполняет в интерфазе. Особенность митоза в том, что во время него ДНК, упакованная в плотные хромосомы, передает генетическую информацию дочерним клеткам. Следует отметить три важнейших момента митоза: компактная структура хромосом, способных передвигаться; веретено деления — аппарат передвижения хромосом; расщепление хромосом на две хроматиды. Все это обуславливает формирование дочерних клеток с исходным (как у материнской клетки) диплоидным набором хромосом.

Митоз характерен для соматических клеток и обеспечивает рост растений.

Мейоз (греч. meiosis — уменьшение). Открытие и изучение полового размножения, удвоение числа хромосом при оплодотворении заставило исследователей предположить, что существует обратный процесс — переход на гаплоидное количество хромосом. Если бы организмы формировали гаметы с диплоидным числом хромосом, то при половом воспроизведении каждое поколение удваивало бы их число. При этом невозможно было бы воспроизведение вида и каждое поколение представлялось новыми формами. Природа избежала этого, и половые клетки — гаметы — формируются особым *делением созревания*, в результате которого происходят редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клетки из диплоидного состояния в гаплоидное.

Мейоз открыл В. Флемминг (1882) у животных, Э. Страсбургер (1888) у растений. Происходит мейоз после репликации ДНК в премейотической интерфазе. В зависимости от места в жизненном цикле организма различают три основных типа мейоза: *зиготный*, или *начальный* (у многих грибов и водорослей), происходит в зиготе сразу после оплодотворения и приводит к образованию гаплоидного мицелия и таллома, а затем спор и гамет; *споровый*, или *промежуточный* (у высших растений), происходит перед цветением и приводит к образованию гаплоидного гаметофита, на котором позднее образуются гаметы; *гаметный*, или *конечный* (у всех многоклеточных животных и ряда низших растений), происходит в половых

органах и приводит к образованию гаплоидных гамет.

Мейотический цикл включает два последовательных деления, из которых только одно сопровождается удвоением (репродукцией) хромосом. Первое деление уменьшает число хромосом вдвое, а второе — сходно с обычным митозом.

Внешне мейоз изучен хорошо. У растений и животных он исключительно однообразен, с редкими отклонениями. Рассмотрим ход двух последовательных делений, составляющих мейотический цикл. Он состоит из ряда последовательных фаз, в которых хромосомы претерпевают характерные изменения (рис. 54; см. схему).

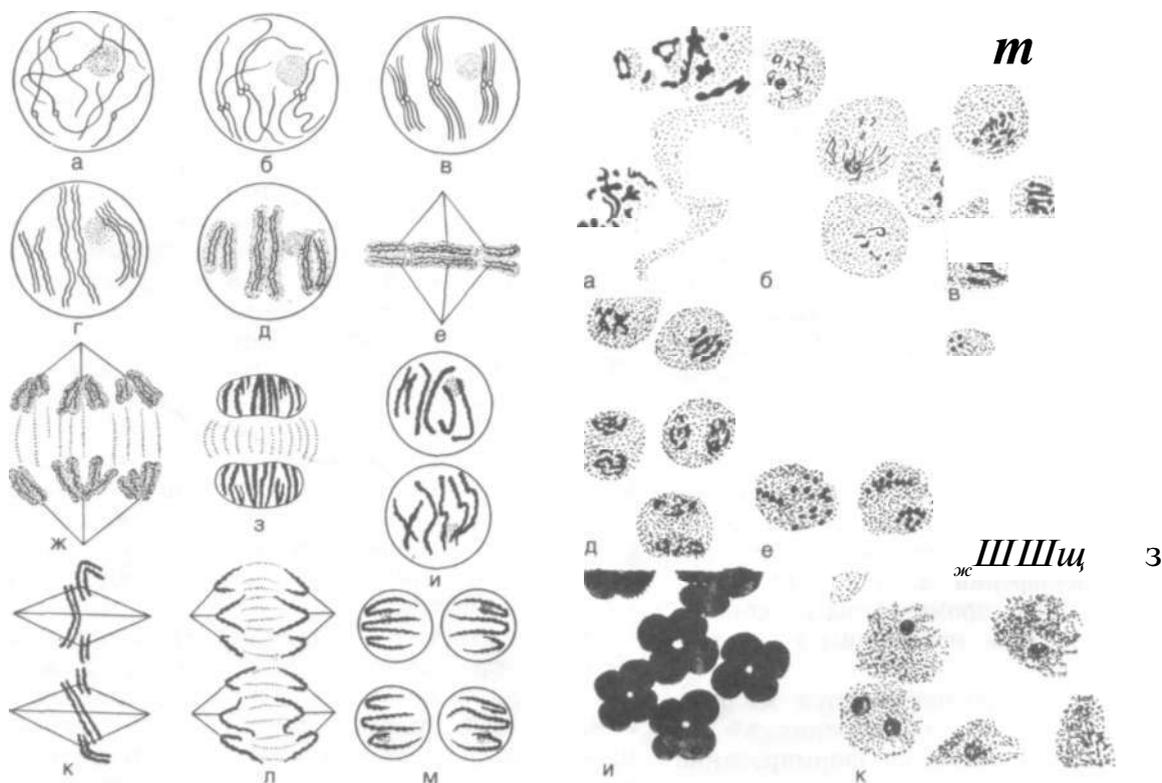
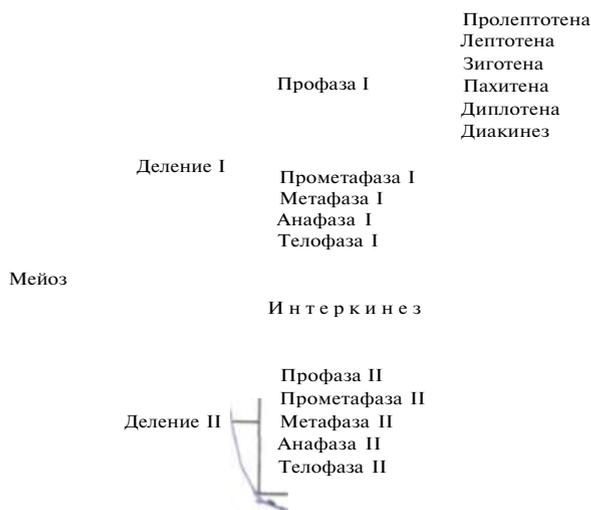


Рис. 54. Мейоз:

А — общая схема: *а* — лептотена; *б* — зиготена; *в* — пахитена; *г* — диплотена; *д* — диакинез; *е* — метафаза I; *ж* — анафаза I; *з* — телофаза I; *и* — интеркинез; *к* — метафаза II; *л* — анафаза II; *м* — телофаза II; *Б* — микрофотографии отдельных фаз мейоза в материнских клетках пыльцы гибрида смородина черная х крыжовник — *Ribes nigrum* х *Grossularia reclinata* (ориг): *а* — конъюгация хромосом в зигонеме профазы I; *б* — диакинез; *в* — метафаза I; *г* — анафаза I; *д* — телофаза I; *е* — метафаза II; *ж* — анафаза II и телофаза II; *и* — тетрады; *к* — микроспоры (пыльца)

Профаза I мейоза является сложной и сильно растянутой во времени. Ее условно разделяют на шесть стадий с характерными особенностями каждой.

1. *Пролептотена* соответствует ранней профазе митоза. Хромосомы очень тонкие и с трудом различимы в обычный микроскоп.

2. *Лептотена* (стадия тонких нитей) — длинные хромосомы с хорошо заметными хромомерами (моноваленты). Число хромосомных нитей соответствует диплоидному числу хромосом. Обычно лептотенные хромосомы обладают полярностью и расположены так, будто выходят из одной части ядра («букет хромосом»).

3. *Зиготена* (стадия сливающихся нитей) начинается с момента попарного сближения и начала *конъюгации* (лат. conjugatio — соединение) гомологичных хромосом. *Гомологичными* (парными, или аллеломорфными) называют хромосомы диплоидного набора, сходные морфологически и по тонкому строению. Одна из гомологичных хромосом принадлежит женской гамете, другая — мужской. Конъюгация может происходить различно: иногда хромосомы сначала соединяются своими концами, а затем конъюгируют по всей длине; либо конъюгация происходит в разных участках по всей длине хромосомных нитей. К концу зиготены все моноваленты (гомологи) объединяются в *биваленты*. Число хромосом редуцируется в 2 раза.

4. *Похицена* (стадия толстых нитей) — довольно продолжительная стадия профазы мейоза. Заканчивается конъюгация хромосом. Гомологичные хромосомы остаются сближенными, но заметно утолщаются и укорачиваются — формируется их тело. Каждая хромосома в составе бивалента уже дуошицирована и состоит из двух хроматид. Пахитенные хромосомы могут закручиваться относительно друг друга и обмениваться гомологичными участками (*кроссинговер* — англ. crossing-over — перекрест).

5. *Диплотена* (стадия двойных нитей) — продолжается укорачивание хромосом и начинается взаимное отталкивание гомологов в области центромера. Разделение хромосом еще неполное, так как сохраняется связь в точках перекреста, или хиазмах. У подавляющего числа организмов в диплотене происходит дальнейшая спирализация хромосом и редукция числа ядрышек. Это наиболее длительный период профазы I.

6. *Диакинез* (стадия обособления двойных нитей) — происходит резкое укорочение хромосом, и биваленты удаляются друг от друга, располагаясь обычно по периферии ядра. Уменьшается число хиазм и до начала прометафазы I хромосомы остаются связанными небольшим количеством хиазм.

Прометафаза I — фрагментируется ядерная оболочка и формируется веретено деления.

Метафаза I — заканчивается формирование ахроматинового веретена. Биваленты начинают двигаться и располагаются в плоскости экватора так, что оба члена каждой гомологичной пары направлены своими центромерами к противоположным полюсам. Усиливается отталкивание

центромер — хромосомы подготовлены к расхождению.

Анафаза I — начинается расхождение гомологичных хромосом к противоположным полюсам клетки. Каждая гомологичная хромосома в это время состоит из двух дочерних хроматид, скрепленных центромерами.

Телофаза I — анафазные хромосомы находятся на полюсах клетки. Поскольку гомологичные хромосомы бивалентов расходятся, у каждого полюса оказывается гаплоидное число хромосом. Затем собирается ядерная оболочка, восстанавливается ядрышко, хромосомы претерпевают обычные для телофазы изменения. В конце телофазы начинается цитотомия, завершающаяся формированием двух дочерних клеток с гаплоидным набором хромосом в ядрах.

Интеркинез — период между первым и вторым делениями мейоза, отличается от обычной интерфазы отсутствием репродукции хромосом. Иногда в этот период хромосомы сохраняют свою морфологическую структуру.

Второе деление мейоза проходит по типу обычного митоза. Его условно делят на следующие стадии: профаза II, прометафаза II, метафаза II, анафаза II и телофаза II. Иногда две первые фазы выпадают. В результате двух последовательных делений мейоза из одной исходной диплоидной клетки образуются четыре (тетрада) гаплоидные генетически разнородные клетки.

Таким образом, мейоз состоит из двух последовательных делений ядра, в процессе которых удвоение количества ДНК происходит один раз. Два деления мейоза, между которыми обычно бывает стадия интеркинеза, сопровождаются редукцией хромосом. При этом при первом делении расходятся гомологичные хромосомы бивалентов, при втором — сестринские хроматиды. Сущность мейоза заключается в образовании четырех ядер, а затем и клеток, содержащих лишь по одной гомологичной хромосоме от каждого из родителей. Однако вследствие кроссинговера эти хромосомы часто не являются исходными, а состоят из отдельных участков материнских и отцовских хромосом. Кроссинговер приводит к существенному преобразованию генного состава хромосом и является важным механизмом, обеспечивающим различные сочетания генетического материала родителей в пределах отдельных хромосом. Мейоз обеспечивает и новое распределение целых хромосом между дочерними клетками. Все это обуславливает разнообразие хромосомного состава, а следовательно, и признаков у последующих поколений и дает материал для эволюции организмов.

Амитоз (греч. а — частица отрицания и митоз). Это прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования структуры хромосом, вне митотического цикла. Амитоз может сопровождаться делением клетки либо ограничиваться делением ядра без деления цитоплазмы, что ведет к образованию двух- и многоядерных клеток. При этом способе деления ядерное вещество не всегда равномерно распределяется между дочерними клетками. Чаще всего амитоз встреча-

ется в клетках патологических или стареющих тканей, но иногда его можно наблюдать и в молодых клетках. Клетка, претерпевающая амитоз, в дальнейшем не способна вступить в нормальный митотический цикл.

Амитотическое деление открыл в 1840 г. Н. Железнов. Встречается редко, обнаружено при делении полиплоидных ядер растущих междоузлий харовых водорослей (М. А. Пешков, 1966), в формирующемся эндосперме семян некоторых растений, в донце луковиц (Х. М. Каролинская, 1951). Прежний взгляд на амитоз как примитивную форму деления ядра, на основе которой развился митоз, не подтвердился. Прямое деление вегетативного ядра некоторых простейших, внешне напоминающее амитоз, представляет собой своеобразную форму деления ядра, возникшую на основе преобразования митоза.

Полиплоидия (греч. *polyploos* — многократный и *eidos* — вид). Это наследственное изменение, заключающееся в кратном увеличении числа наборов хромосом в клетках организма. Возникает в результате нарушения расхождения хромосом в митозе или мейозе под действием экстремальных условий (высокой или низкой температуры, ионизирующих излучений, химических веществ) как в природе, так и в экспериментальных исследованиях. При полиплоидии наблюдаются откло-

нения от диплоидного числа хромосом в соматических клетках и от гаплоидного — в половых; могут возникать клетки, в которых каждая хромосома представлена трижды (3n-триплоиды), четырежды (4n-тетраплоиды), пять раз (5n-пентаплоиды) и т. д.

Различают *автополиплоидию* — кратное увеличение числа наборов хромосом одного вида, характерную, как правило, для видов с вегетативным способом размножения (рис. 55, А, Б), и *аллополиплоидию* — изменение числа наборов хромосом на основе отдаленной гибридизации (рис. 55, В). Полиплоидия имеет важное значение в эволюции культурных и дикорастущих растений. Предполагают, что около трети всех видов растений возникли в результате полиплоидии. Полиплоиды часто характеризуются крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ, устойчивостью к неблагоприятным факторам среды и другими хозяйственно ценными признаками. Они представляют важный источник изменчивости вида и могут быть использованы как исходный материал для селекции.

В 30-е годы в нашей стране возникло оригинальное комплексное направление на стыке ботаники, генетики, цитологии и растениеводства, разрабатывающее теоретические и практические вопросы исходного материала для селекционных

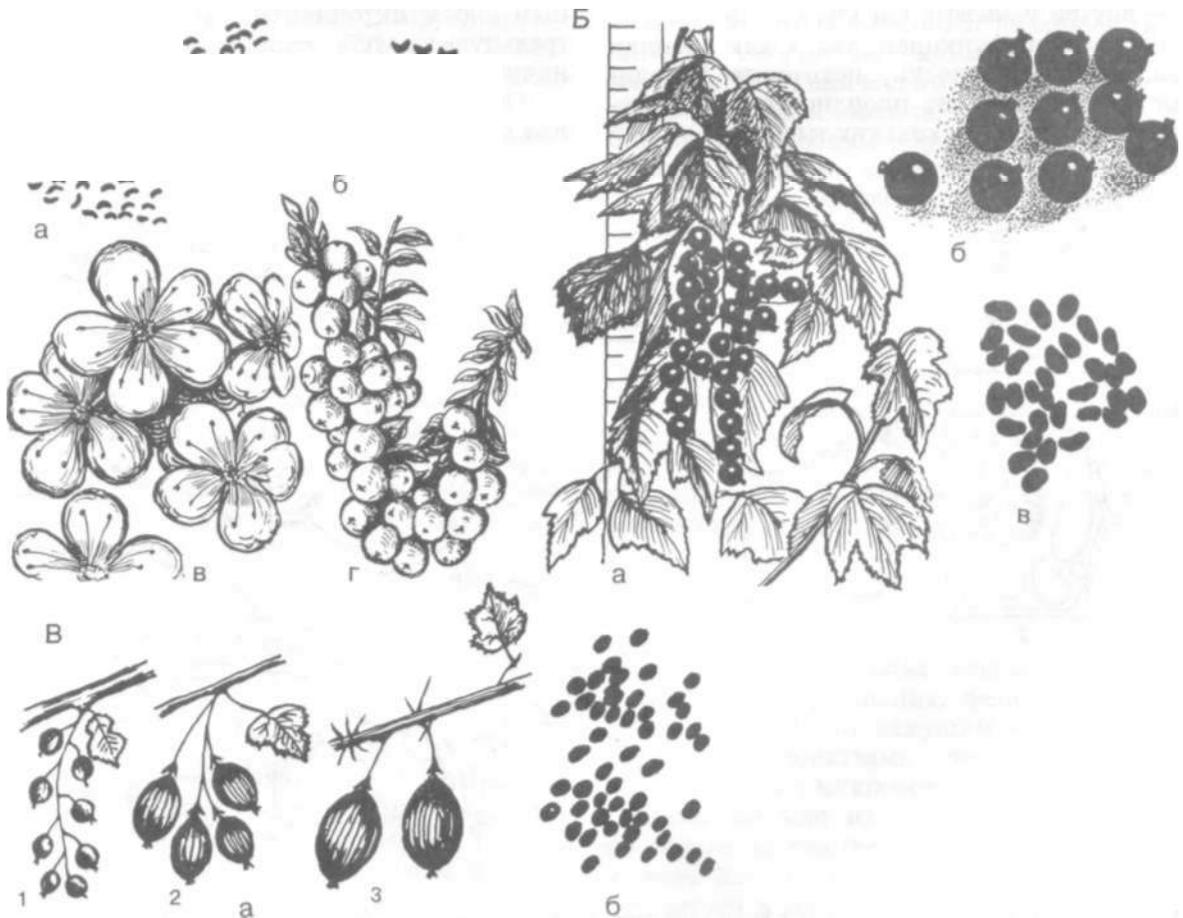


Рис. 55. Экспериментальная полиплоидия (ориг.):

А — автотетраплоид яблони Креб 3/2 (2n(4x) - 68): а, б — метафазные пластинки; в — цветение; г — плодоношение; Б — автотетраплоид смородины черной — *Ribes nigrum*, 2n(4x) - 32: а — куст; б — плоды; в — метафазная пластинка; В — аллополиплоид смородина черная x крыжовник — *Ribes nigrum* x *Grossularia reclinata*, 2n(4x) - 32: а — плодоношение (1 — смородина; 2 — аллополиплоид; 3 — крыжовник); б — хромосомы в анафазе

и генетических исследований. Среди исследователей нового направления значительное место занимала группа ботаников-эволюционистов, возглавляемая Н. И. Вавиловым во Всесоюзном институте прикладной ботаники и новых культур. Разрабатывались два основных направления создания исходного материала — изучение мировых растительных ресурсов и искусственное формирование на основе изучения естественной изменчивости и, как следствие, разработки методов экспериментального формирования, среди которых особое место отводилось проблеме отдаленной гибридизации, явлению полиплоидии.

В настоящее время об осязаемых практических результатах, полученных в области ботанико-цитогенетического растениеводства, использующего экспериментальную полиплоидию и другие новые методы, можно говорить на примере целого ряда зернобобовых, масличных, овощных культур, а в последние 10—15 лет и плодовых растений (Г. А. Бавуто, 1977).

Часто полиплоидными становятся отдельные клетки и ткани одного и того же растения. Это происходит в связи с нарушением ахроматинового веретена деления в митозе, когда количество хромосом неоднократно удваивается, а расхождения хромосом и образования дочерних ядер не происходит. Такой процесс возникновения полиплоидных клеток называют *эндомитозом* (греч. *endon* — внутри и *митоз*). Он характерен для клеток с постоянной функцией, таких как членики сосудов, волокна, волоски, некоторые выделительные клетки. Степень плоидности таких клеток может достигать нескольких тысяч.

Распространенность и механизм эндомитоза пока не совсем ясны.

ВАКУОЛИ И КЛЕТОЧНЫЙ СОК

Вакуоли (фр. *vacuole*, от лат. *vacuus* — пустой) — полости в цитоплазме растительных клеток. В эмбриональных клетках растений возникает много небольших вакуолей, которые имеют вид изолированных зерен или тонких изогнутых нитей, напоминающих формой митохондрии. Содержимое вакуолей — *гидрогель*, с довольно высокой плотностью и вязкостью. Ядро обычно занимает центральное положение. При постепенной дифференциации клетки объем ее сильно увеличивается, тогда как объем цитоплазмы почти не изменяется. Этот *процесс растяжения* клетки связан с поглощением большой массы воды и ростом оболочки. Из цитоплазмы вода вместе с продуктами своей жизнедеятельности всасывается в вакуоли. Мелкие вакуоли растут, сливаются, постепенно заполняя почти весь объем клетки, протопласт занимает постенное положение, превращаясь иногда в тонкий субмикроскопический слой, содержащий видоизмененные по форме органоиды и часто мелкие цитоплазматические вакуоли (рис. 56, А).

Иногда ядро располагается в центре клетки в ядерном кармашке и связано тяжами с постенным слоем цитоплазмы, пронизывающими центральную вакуоль (например, в некоторых тычиночных нитях, волосках).

Окружающая вакуоль мембрана — *тонопласт* — имеет толщину не более 6 нм в отличие

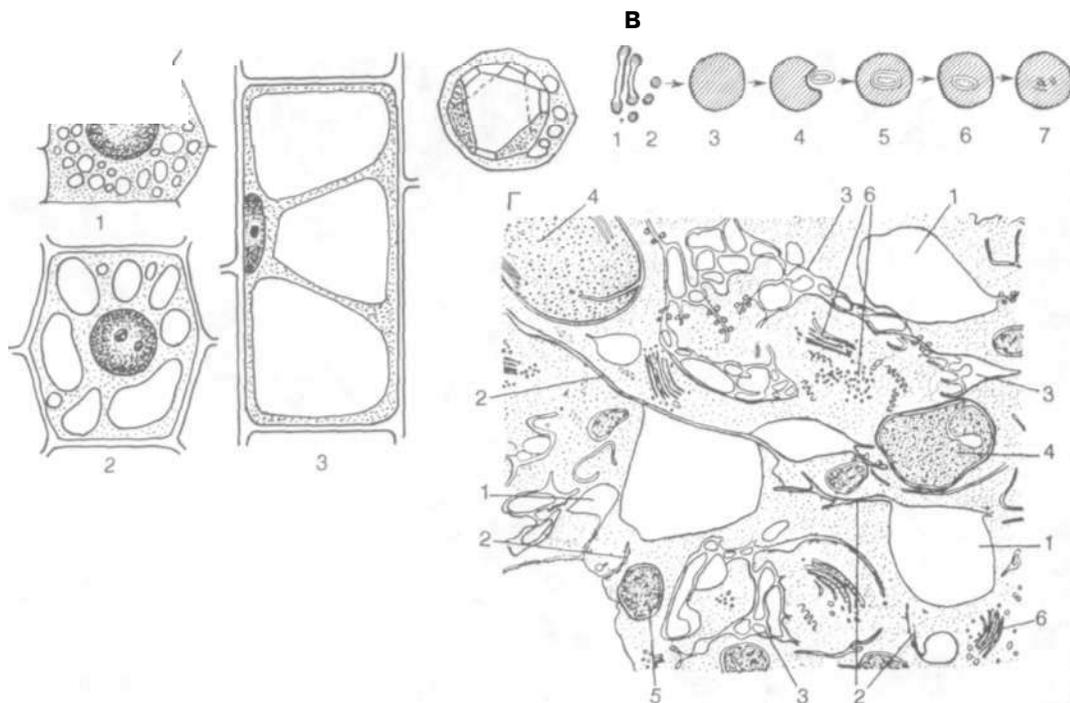


Рис. 56. Вакуоли:

А — образование центральной вакуоли в растительной клетке (1—3); В — алейроновая вакуоль с кристаллоидами белка в эндосперме семян клешевины; В — автофагия (схемат.); 1 — цистерны Гольджи; 2 — пузырьки с гидролитическими ферментами; 3 — вакуоль-лизосома; 4 — поступление участка цитоплазмы в автолитическую вакуоль-лизосому; 5—7 — постепенный процесс разрушения цитоплазмы; Г — развитие вакуолей из элементов эндоплазматического ретикулума в эмбриональных клетках кончика корня пшеницы (схемат., по Бюва, 1963); 1 — вакуоль; 2 — трубчатые удлинения агранулярного эндоплазматического ретикулума; 3 — ретикулярные цистерны; 4 — пропластида; 5 — митохондрия; 6 — диктиосома

от более плотной, более толстой и менее проницаемой плазмалеммы. Вакуоли содержат клеточный сок.

Наличие одной крупной вакуоли, содержащей клеточный сок, является специфическим признаком дифференцированной растительной клетки. Объем центральной вакуоли обычно превышает объем всех других компонентов клетки и часто почти равен объему всей клетки (до 90 %).

Процесс вакуолизации может быть обратимым при переходе клеток из специализированных в эмбриональные, способные делиться. При этом объем протопласта увеличивается, объем клеточного сока уменьшается, крупная вакуоль дробится на мелкие многочисленные вакуоли.

Вся система вакуолей растительной клетки называется *вакуумом*.

Клеточный сок — водный раствор различных веществ, поступивших из протопласта, имеющий слабовязкую консистенцию. В любой клетке основу клеточного сока составляет вода, в которой в виде истинного раствора и реже в виде твердых образований содержатся различные продукты жизнедеятельности клетки.

Реакция клеточного сока обычно слабокислая или нейтральная, реже щелочная (огурец, дыня). Химический состав и консистенция веществ клеточного сока в значительной степени отличаются от протопласта, что обусловлено избирательной проницаемостью тонопласта, который не пропускает одни соединения и транспортирует другие против градиента концентрации. Поэтому основные функции мембраны вакуолей, как и плазмалеммы, барьерные и транспортные.

Клеточный сок живой клетки не обладает внутренней структурой, т. е. является оптически пустым (отсюда название вакуоли). На фиксированных препаратах, окрашенных клеточными красителями, становится заметной определенная структура содержимого вакуолей.

Вещества, содержащиеся в клеточном соке, разнообразны: углеводы, белки, органические кислоты и их соли, аминокислоты, алкалоиды, гликозиды, минеральные ионы, танины, пигменты и ряд других водорастворимых соединений.

Большинство из них входит в группу эргастических веществ, которые накапливаются и используются клеткой в определенные периоды онтогенеза. Многие из этих веществ специфичны только для растительных клеток и могут содержаться в больших количествах.

УГЛЕВОДЫ

Углеводы клеточного сока представлены моносахаридами (глюкоза, фруктоза), дисахаридами (сахароза) и полисахаридами (инулин).

Глюкоза (виноградный сахар) и *фруктоза* часто запасаются в сочных, сладких плодах (виноград). *Сахароза* в значительных количествах накапливается в корнеплодах свеклы, особенно сахарной, в стеблях сахарного тростника. В клеточном соке подземных органов многих сложноцветных —

корневых клубнях георгины, земляной груши — откладывается *инулин* — изомер крахмала, растворимый в воде. У многих растений сем. кактусовых, орхидных, толстянковых в клеточном соке накапливаются полисахариды в виде слизей.

БЕЛКИ

В клетках созревающих семян находятся так называемые *белковые вакуоли*, содержащие в виде коллоидных растворов большое количество белков. Синтез этих белков, вероятно, происходит на рибосомах эндоплазматического ретикулума. При созревании семян и постепенном их обезвоживании из вакуолей удаляется вода, концентрация белка в клеточном соке повышается и он переходит в состояние твердого геля.

Обезвоженные вакуоли семян называют *белковыми телами* или *алейроновыми зёрнами* (см. дальше). Помимо семян, белковые вакуоли встречаются во многих клетках других частей растений.

ОРГАНИЧЕСКИЕ КИСЛОТЫ И ИХ СОЛИ

Чаще встречаются яблочная (в плодах яблони, малины, рябины, листьях табака), щавелевая (в листьях щавеля, кислицы, ревеня), винная (в плодах винограда, томата) и лимонная (в плодах лимона, смородины, крыжовника, земляники) кислоты. К органическим кислотам принадлежит также бензойная кислота, содержащаяся в плодах брусники и клюквы. Органические кислоты находятся в большом количестве в незрелых плодах, придавая им кислый вкус. При созревании плодов эти кислоты используются в процессе дыхания, участвуя в цикле Кребса, либо превращаются в те или иные характерные для данного вида запасные или ароматические вещества.

Органические кислоты отчасти выполняют роль фитонцидов и антибиотиков, защищая растения от поражения грибными, вирусными и бактериальными заболеваниями.

Соли органических кислот вместе с минеральными ионами играют важнейшую роль в осмотических процессах клетки.

ТАННИНЫ

Танины (дубильные вещества) — сложные безазотистые соединения, фенольные производные. Они обладают вяжущим вкусом и антисептическими свойствами, защищая растения от проникновения микробов.

Танины или их безводные производные — *флорафены* (вещества коричневого, красного или желтого цвета) могут накапливаться во всех клетках, входят в содержимое отдельных клеток, пропитывают оболочку, накапливаются в отдельных вместилищах. Обычно клетки, содержащие танины, связаны с проводящими тканями.

В значительных количествах дубильные веще-

ства накапливаются в коре многих деревьев (дуба, каштана, ивы, ели — до 15—20 %, эвкалипта — до 50 %, в листьях чая — 10—20 %), в незрелых плодах айвы, хурмы японской, грецкого ореха, в некоторых патологических выростах (чернильные орешки на листьях дуба).

Дубильные вещества используются в медицине не как вяжущее средство, в текстильной промышленности — для окраски тканей, в кожевенном производстве — для дубления кожи. При этом белки кожи переводятся в нерастворимое состояние и перестают набухать. Кожа становится мягкой, не ослизняющейся в воде (фр. *tanner* — дубить кожу, отсюда и название).

По мнению некоторых ученых, танины выполняют в растениях важные функции. Так, К. Эсау (1980) считает, что танины защищают протопласт от обезвоживания, распада или механического повреждения; связаны с метаболизмом крахмала, с образованием и транспортом Сахаров; поддерживают гомогенность цитоплазмы.

АЛКАЛОИДЫ

Алкалоиды — азотсодержащие соединения щелочного характера, обладающие высокой токсичностью, природного (в основном растительного) происхождения. Выделено и описано в настоящее время около 2000 алкалоидов. Особенно богаты ими растения сем. бобовых, маковых, пасленовых, лютиковых, маревых, сложноцветных. В ходе эволюции высшие растения выработали так называемую метаболическую экскрецию (систему выделения), делающую возможным накопление вторичных соединений в продуцирующем их организме, но вне метаболически активных центров — обычно в вакуолях и клеточной стенке.

Как правило, в растениях содержится несколько алкалоидов, иногда до 15—20, часто близких по строению (в маке снотворном, коре хинного дерева), однако у некоторых растений находят всего один алкалоид (например, риципин в клещевине). Многие алкалоидные растения ядовиты и не поедаются травоядными животными. В алкалоидсодержащих клетках не развиваются споры, микроорганизмы, и растения, содержащие эти клетки, не поражаются грибными и бактериальными заболеваниями. Многие алкалоиды используются в медицине: *хинин* (содержится в коре хинного дерева), *атропин* (в корнях и листьях белладонны), *папаверин*, *морфин* и *кодеин* (в семенах и млечном соке мака), *никотин* (в листьях табака и махорки). Некоторые алкалоидсодержащие растения употребляются как напитки — настой листьев чая, плодов кофе, семян какао, колы. Многие из них обладают наркотическими свойствами и используются для курения и жевания (особенно в странах Востока — мак опийный, кокаиновый куст, бетель).

Многие алкалоиды, особенно сложного строения (например, морфин, хинин), специфичны для определенных родов и даже семейств, что широко используется в систематике (*хемотаксономия*). В большинстве случаев алкалоиды на-

ходятся в растении в виде солей органических и неорганических кислот, содержание их в тканях обычно составляет десятые-сотые доли процента и очень редко — 10—15 % (кора хинного дерева). Изредка встречаются у низших растений. Так, гриб мухомор содержит сильные токсичные алкалоиды *мускорин* и *аманитотоксин*.

Долгое время биологические функции этой группы соединений в растительном организме были не ясны. Чаще их считают конечными продуктами обмена веществ. Однако удалось установить, что алкалоиды активно вовлекаются в обменные процессы (М. Лукнер, 1979), а также являются антифидантами (защищают растения от поедания животными).

ГЛИКОЗИДЫ

Гликозиды — производные углеводов, являются соединением Сахаров со спиртами, альдегидами, фенолами и другими безазотистыми органическими веществами. Накапливаются в клеточном соке как запасные вещества, иногда — как ядовитые. Под действием ферментов и при соприкосновении с воздухом гликозиды легко распадаются на составляющие соединения, выделяя приятный аромат (например, при заварке чая, кофе, какао; скашивании травы). В семенах вишни, сливы, персика, абрикоса, миндаля и других косточковых накапливается гликозид *амигдалин* (при гидролизе дает синильную кислоту); в клеточном соке растений из сем. пасленовых — *соланин*; в вегетативных и генеративных органах донника — *кумарин*. Все они из группы ядовитых гликозидов. В корневище мыльнянки, семенах куколя и других гвоздичных находится гликозид *сапонин*, способный давать пенообразующие растворы.

Многие гликозиды относятся к лекарственным средствам, например содержащиеся в наперстянке, ландыше используются для лечения сердечно-сосудистых заболеваний.

ПИГМЕНТЫ

Наряду с пигментами пластид у растений известны пигменты клеточного сока — *флавоноиды*, относящиеся также к гликозидам, из которых наиболее распространены антоцианы и флавоны.

Антоцианы (греч. *antos* — цветок и *kyanos* — темно-синий, темный) содержатся в клеточном соке цветков, плодов, листьев, окрашивая их в красный, фиолетовый, синий, голубой цвета и их различные сочетания. Цвет пигмента зависит от рН клеточного сока, изменяясь от красного в кислой среде до синего и фиолетового в щелочной. Антоцианы окрашивают лепестки роз, мака, дельфиниума, листья клена краснолистного, различных видов бегоний, традесканций, плоды винограда, паслена, бузины, семена фасоли. «Черные» пятна на лепестках, черные плоды и семена на самом деле темно-фиолетовые. Антоцианом окрашены в красный цвет паренхимные клетки корнеплодов столовой свеклы.

Часто в процессе онтогенеза антоциан меняет свою окраску. У многих бурачниковых бутоны и цветки отличаются по окраске. Окраску меняют и плоды в процессе созревания.

Флавоны (лат. flavus — желтый), а также *ауроны*, *халконы* придают желтый, оранжевый цвет лепесткам многих растений (георгины, льнянки, львиный зев, анютины глазки, коровяк, примула, многие бобовые и сложноцветные), плодам некоторых цитрусовых.

В клеточном соке изредка встречаются и другие пигменты, например *антофеин* красит клеточный сок в темно-бурый цвет (пятна на лепестках конских бобов).

Окраска цветков и плодов, обусловленная пигментами клеточного сока или пластид, имеет большое биологическое значение для опыления цветков насекомыми и для распространения плодов птицами и животными.

МИНЕРАЛЬНЫЕ СОЛИ

Минеральные соли представлены в клеточном соке нитратами, фосфатами, хлоридами и другими соединениями. Высоким содержанием нитратов отличаются крапива, щирца, картофель, подсолнечник, фасоль. В молодых частях растений обычно накапливаются фосфаты — у лука, чеснока. Хлориды характерны для растений, растущих на засоленных почвах. Роль минеральных солей в обменных процессах клетки очень важна.

Состав, концентрация и вязкость клеточного сока видоспецифичны и даже у одного растения в клетках, тканях и органах различны. Не все названные соединения присутствуют в вакуолях одновременно. Некоторые из них (гликозиды, алкалоиды) присущи только определенной группе, другие распространены более широко. На состав и свойства клеточного сока оказывают влияние возраст клетки и самого растения, условия внешней среды. Например, незрелые сочные плоды, обычно зеленые, кислые и часто вяжущие, при созревании меняют окраску и вкус (яблоки, слива, вишня, смородина и т. д.). Это связано с уменьшением органических кислот, дубильных веществ при созревании и накоплении Сахаров, пигментов. В листьях к осени накапливаются антоцианы, придающие вместе с каротиноидами и хлорофиллом всю гамму их окраски.

Таким образом, вакуоли в растительных клетках выполняют ряд важных функций. Прежде всего — это особое *накопительное пространство* для обособления растворимых промежуточных продуктов обмена, например глюкозы, фруктозы, яблочной и лимонной кислот, аминокислот и т. д. Вакуоли являются местом накопления конечных продуктов обмена (экскретов), например пигментов антоцианов и флавонов, токсичных полифенолов, алкалоидов и других вторичных веществ. Они играют главную роль в поглощении воды и в создании осмотически обусловленного *тургорного давления*, которое растягивает упругую клеточную стенку и придает жесткость неодревесневшим частям растения. Выполняют функцию лизосом-

ного пространства для *автофагии*, в него уже при самом образовании вакуолей (преимущественно небольших, цитоплазматических) поступают лизосомные ферменты из пузырьков Гольджи, либо за счет впячивания тонопласта внутрь вакуоли попадающие туда лизосомы образуют вакуоль-лизосому, в которой подвергаются лизису все новые и новые участки цитоплазмы (см. Лизосомы) (рис. 56, Г).

Таким образом, если центральная вакуоль выполняет в основном функции поддержания тургора, изоляции и хранения запасов и отбросов, небольшие вакуоли могут выполнять функцию локального автолиза цитоплазмы, превращаясь в вакуоль-лизосому.

В отношении происхождения вакуолей единой точки зрения пока не существует. Большинство исследователей склоняются к возможности возникновения вакуолей из пузырьвидных расширений эндоплазматического ретикулума (Р. Бюва, 1961—1963; Э. Гюнтер, Л. Кемпфе, Э. Либберт, 1982) (см. рис. 56, Г). Согласно другой гипотезе, некоторые коллоидные продукты, обладающие гидрофильностью, отделяются от цитоплазмы и, поглощая большое количество воды, превращаются в вакуоль, постепенно окружаясь мембраной (К. Мюлеталер, 1960). Возможен и такой путь формирования вакуолей: отчленение от эндоплазматического ретикулума (а возможно, и от аппарата Гольджи) пузырьков, которые, сливаясь друг с другом, дают начало мелким вакуолям. Некоторые авторы рассматривают систему вакуолей как постоянно существующую и самовоспроизводящуюся (П. Данжард, 1956).

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Характерной особенностью живой клетки является способность к постоянному обмену веществ, который складывается, как известно, из реакций синтеза и распада. Синтетическая деятельность растительных клеток чрезвычайно интенсивная, причем синтез может быть первичным и вторичным. При первичном синтезе происходит образование органических веществ из минеральных при участии солнечной энергии. Мы знакомы с таким процессом — это фотосинтез. При вторичном синтезе осуществляется преобразование органических соединений — из сахара образуется крахмал, из аминокислот — белки и т. д. Вторичный синтез происходит без участия света, за счет внутриклеточной энергии, которая высвобождается при окислительных процессах (дыхание). Наряду с реакцией синтеза в клетках идет процесс разложения веществ на более простые соединения, многие из которых не участвуют в дальнейшем метаболизме. В результате появляются конечные продукты распада — *катаболиты*. Все вещества, вырабатываемые протопластом в результате его деятельности, составляют группу внутриклеточных включений.

Вещества, не растворимые в воде, образуют в клетках *оформленные включения* в виде капель, зерен, кристаллов. Растворимые продукты обме-

на, рассмотренные при изучении клеточного сока вакуолей, относятся к *жидким (неоформленным) включениям*. Включения не являются постоянными компонентами, они могут появляться и исчезать в зависимости от физиологического состояния клетки.

По наличию, форме и распределению этих веществ одни виды, роды и семейства часто отличаются от других, поэтому все параметры включений имеют большое значение для сравнительной анатомии.

В соответствии с ролью и значением в жизнедеятельности клетки все включения можно подразделить на три группы: запасные питательные вещества, катаболиты и физиологически активные вещества клетки.

Параплазматические (эргастические) включения — это общее название включений первых двух групп с пограничной мембраной или без нее.

Накопление большого количества *питательных веществ* — специфическая особенность клеток растений. Эти вещества, запасаемые клеткой иногда в значительных количествах (например, в семенах, клубнях, корнеплодах и т. д.), частично используются как энергетический материал, окисляясь в процессе дыхания и поставляя энергию для всех жизненных процессов клетки. Кроме того, из запасных веществ образуются конституционные вещества, идущие на построение тела растений.

Из запасных веществ наибольшее значение имеют крахмальные зерна, липидные капли, отложения белковых веществ.

КРАХМАЛЬНЫЕ ЗЕРНА

Крахмальные зерна — наиболее важные и часто встречающиеся включения клеток растений. В химическом отношении крахмал представляет собой α -1, 4-О-глюкан — полисахарид, сходный с целлюлозой, состоящий из многих остатков глюкозы. Молекулы крахмала имеют вид длинных цепочек, расположенных по радиусам. Крахмальные зерна — единая структурная единица запасного крахмала, который относится к основному типу питательных веществ, запасаемых растениями, а также к основной пище травоядных животных и человека.

Основными крахмалоносными растениями являются хлебные злаки (рожь, пшеница, кукуруза, рис), картофель, банан. Пшеничная мука, например, почти на 3/4 состоит из зерен крахмала, в клубнях картофеля его до 30 %, в семенах риса — 60—80, кукурузы — 65—75, пшеницы — 60—70 %.

Образование крахмальных зерен происходит только в пластидах живых клеток. По происхождению в растениях различают крахмал ассимиляционный (первичный), запасной (вторичный) и транзиторный (передаточный).

Ассимиляционный крахмал синтезируется в зеленых частях растения в виде мельчайших зерен шаровидной или палочковидной формы и является одним из первоначальных продуктов фотосинтеза. Образование осмотически неактивного крахмала предотвращает вредное повышение осмотического давления в фотосинтезирующих клетках. Однако накопление крахмала в зеленых

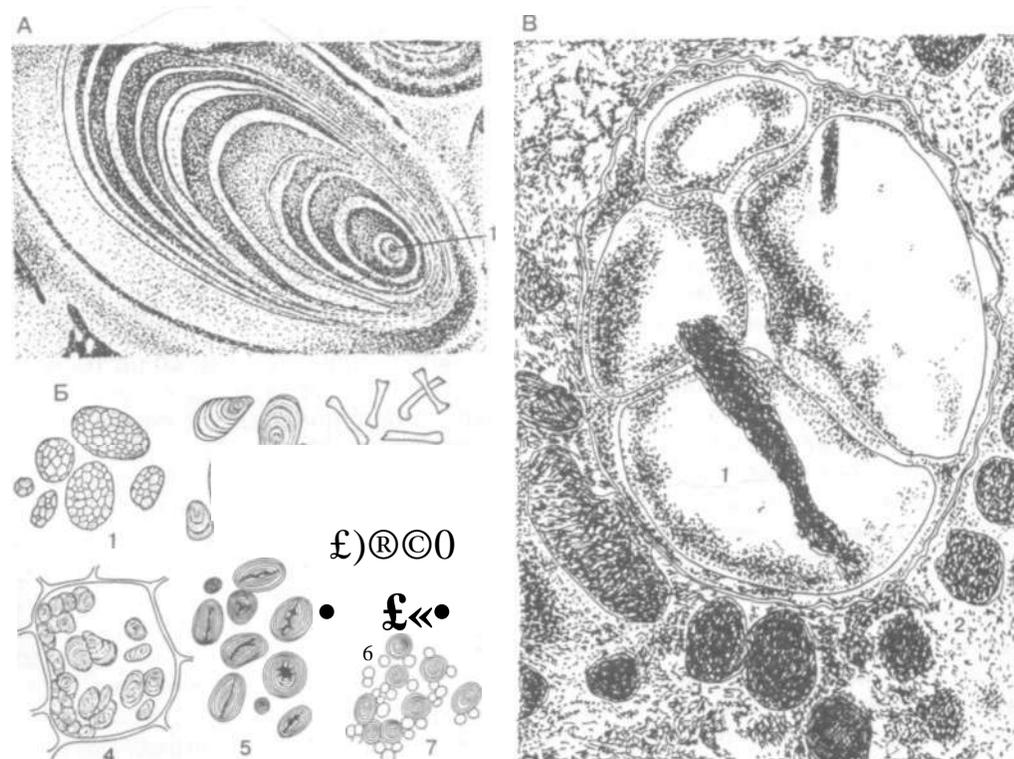


Рис. 57. Крахмальные зерна:

А—образовательный центр (D) и эксцентрическая слоистость крахмального зерна картофеля (по А Фрей-Вислингу, К. Мюлеталеру, 1968); Б — форма и типы крахмальных зерен: 1 — сложные у овса; 2 — картофеля; 3 — молочая; 4 — в клетках черешка герани; 5 — фасоли; 6 — кукурузы; 7 — пшеницы; В — микрофотография среза зерновки ржи на стадии восковой спелости: 1 — крупное крахмальное зерно; 2 — скопление жировых капель (ориг.)

органах растений, как правило, не происходит. Первичный крахмал под действием фермента амилазы переводится в растворимую форму, т. е. гидролизует до сахара, который и транспортируется из клетки в клетку. По пути этот сахар под действием ферментативных процессов временно полимеризуется в крахмал (*транзиторийный*), затем опять в сахар, и так до той клетки и ткани, где он откладывается в запас в амилопластах. В пластидах из притекающих Сахаров в присутствии фермента *амилосинтеазы* (часто без доступа света) образуется *вторичный*, или *запасной*, крахмал в виде крахмальных зерен. Формирование его начинается с возникновения в амилопласте образовательного центра в определенных точках стромы (рис. 57, А).

Рост зерна происходит последовательно путем наложения новых слоев крахмала на старые вокруг центра образования. Слои содержат различное количество воды и имеют разные коэффициенты преломления света, благодаря чему хорошо видны в микроскоп. При равномерном отложении отдельных слоев крахмал образовательного центра формируются крахмальные зерна с концентрической слоистостью (бобовые, злаки). Неравномерное отложение слоев приводит к образованию зерен с эксцентрической слоистостью (рис. 57, А, Б). Различают крахмальные зерна *простые* (имеют один образовательный центр), *сложные* (в его состав входит множество образовательных центров, например у шпината их 30 000, у овса — 90—100; *полусложные* (два образовательных центра, окруженные общими слоями) (рис. 57, Б).

Крахмальные зерна обладают свойством кристаллов, которое придает им упорядоченное расположение молекул крахмала. В поляризованном свете они дают двойное лучепреломление, в результате которого образуется черный крест с пересечением лучей в центре крахмального зерна. С другой стороны, крахмальные зерна обладают свойствами коллоидов.

Форма крахмальных зерен, а также размеры видоспецифичны (рис. 57, Б, В); например: у картофеля 70—100 мкм, кукурузы — 12—18 мкм, у ржи и гаиеницы они двух размеров — мелкие (2—9 мкм) и более крупные (30—45 мкм). Строение крахмальных зерен имеет практическое значение для кондитерской и мукомольной промышленности.

Отложение крахмала широко распространено во всех растительных органах, но особенно богаты им семена, клубни, луковичы, корневища, паренхима корней и стеблей древесных растений.

Крахмал — непрочное соединение. Под действием горячей воды он набухает и превращается в клейстер, под действием низкой температуры — в сахар (зимой под влиянием холода клубни картофеля, листья шпината становятся сладкими).

БЕЛКОВЫЕ ВКЛЮЧЕНИЯ

Белковые включения, накапливающиеся в клетках в качестве запасных питательных веществ, следует отличать от конституционных

белков, составляющих основу протопласта. Запасные белки — протеины — являются простыми белками, состоящими в отличие от конституционных (сложных) только из аминокислот. Для белков запаса характерна инертность: они вступают в реакции с большим трудом.

Запасной (эргастический) белок синтезируется в виде аморфного или кристаллического протеина разнообразной формы в различных органоидах цитоплазмы. Чаще всего он откладывается в нуклеоплазме ядра, иногда в перинуклеарном пространстве (железки листьев тополя, ольхи). Реже кристаллы белка встречаются в гиалоплазме (клубни картофеля, паренхима столбика лилии), строме пластид (лейкопласты клеток корня фасоли, ситовидных элементов однодольных растений), в ретикулярных цистернах (клетки корней многих крестоцветных, железки листа мяты), матриксе микротелец и митохондрий, а также, как известно, в вакуолях.

Размеры белковых кристаллов варьируют в довольно широких пределах — от 0,1 до 10—12 мкм.

В основном белки запасаются в семенах в виде так называемых *алеироновых зерен* (греч. aleuron — мука) или *белковых тел*. Запасные белки этих структур синтезируются рибосомами во время формирования семени и откладываются в вакуоли. При созревании семян, сопровождающемся их обезвоживанием, белковые вакуоли высыхают, белок и фитин (см. дальше) выпадают из раствора в осадок. В результате этого в зрелом сухом семени белковые вакуоли превращаются в белковые тела. Часть белка при этом выкристаллизовывается и располагается на аморфной белковой массе, превращаясь в *кристаллоид* алейронового зерна. В то же время калиево-кальциево-магниева соль инозингексафосфорной кислоты (фитин) белковой вакуоли выделяется на алейроновом зерне в виде шарика — *глобоида*. Иногда на алейроновом зерне образуется несколько кристаллоидов и глобоидов, которые в отличие от обычных протеиновых зерен характерны только для алейроновых зерен. Глобоид, очевидно, является местом хранения запасного фосфора. В клетках сухих семян белковые тела имеют почти сферическую форму, окружены одномолекулярной оболочкой, содержат зернистый или фибриллярный матрикс белковой природы.

Различают три основных типа алейроновых зерен: зерна с глобоидами (семена некоторых бобовых, злаковых); зерна с глобоидами и кристаллоидами (семена льна, клешевины) (рис. 58, А); зерна с кристаллами оксалата кальция (семена зонтичных, винограда). У некоторых растений, например у картофеля, фасоли, образуется одиночный кристаллоид, не окруженный снаружи аморфным белком (рис. 58, Б).

Кристаллоиды в отличие от истинных кристаллов (солей различных кислот) состоят из белков, способных к набуханию в воде. Благодаря этому алейроновые зерна во время прорастания семян обводняются, подвергаются распаду и питают зародыш. При этом сами алейроновые зерна постепенно превращаются в типичные вакуоли,

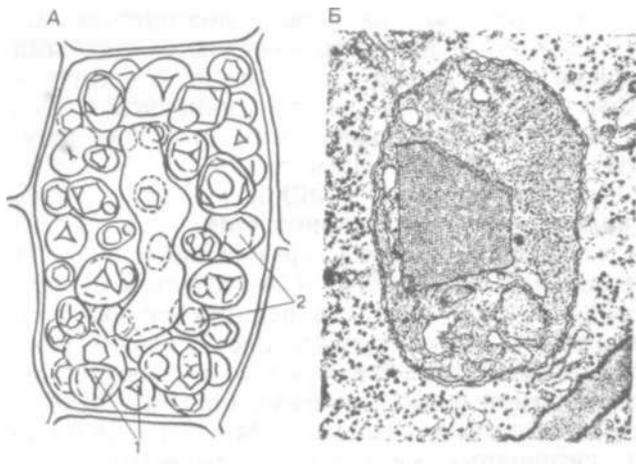


Рис. 58. Белковые включения:
 А — алейроновые зерна в клетке эндосперма семени клешевины (*Ricinus communis*): 1 — кристаллоид; 2 — глобуид; Б — кристалл белка в лейкопласте клетки фасоли (*Phaseolus vulgaris*) (увел. 60 000; по Е. Страсбургеру, 1974)

лишенные белков. Сливаясь друг с другом, эти вакуоли формируют центральную вакуоль.

Содержание белка в растениях различно (процент от массы сухого вещества): в семенах люпина — 35 %, фасоли — 25, гороха — 29, пшеницы — 12, кукурузы — 10, картофеля — 8—10 %. Подавляющая масса белков содержится в белковых телах. Поэтому их содержимое — один из важнейших источников пищи человека и животных.

ЛИПИДНЫЕ КАПЛИ

Липидные капли, или гранулы, содержат различные смеси жиров. Образуются они непосредственно в гиалоплазме, а также в олеопластах, имеют субмикроскопические размеры (диаметр 50—100 нм). Некоторые авторы предполагают их возникновение из элементов эндоплазматического ретикулума (или системы Гольджи). Вначале липидные капли имеют водное содержимое (иногда с ферментами), сходное с содержимым лизосом, которое постепенно вытесняется отложениями жиров. Затем гранулы окружаются мембраной (одиночным слоем липидов). При усиленном отложении жиров гранулы могут сливаться, образуя крупные капли. В световой микроскоп они видны как сильно преломляющие свет точки. Часто липидные капли называют *сферосомами*, что связано с их специфической формой.

Жирные масла в виде липидных капель откладываются в запас почти во всех клетках и являются основной формой запасных веществ большинства растений. Больше всего их в семенах, плодах, древесной паренхиме ряда многолетних растений. Количество запасного жира у растений очень непостоянно, но масличные культуры содержат его в достаточно большом количестве. В среднем в семенах арахиса более 50 % масла от массы сухого вещества, у ореха грецкого — 60—70, у тунга — 60—65, у подсолнечника — 46—50, у льна — 36—40, у хлопчатника — 20—23, у конопли — 31—35 %. В зародышах кукурузы и овса

содержится 40—46 %, а в зерновке пшеницы — 2 % жировых запасов.

Жиры — наиболее экономная форма запасных питательных веществ, очень богатых энергией. Вот почему они и накапливаются преимущественно в зачатках будущих организмов (семенах, спорах, конусах нарастания). При окислении 1 г жира на единицу массы выделяется 38,9 кДж (9,3 ккал) энергии, тогда как при сгорании 1 г крахмала — 17,6 кДж (4,1 ккал), 1 г белка — 23,8 кДж (5,7 ккал). К. А. Тимирязев назвал запасы жира «наивыгодной формой консервации солнечных лучей».

По химическому составу жиры представляют собой сложные эфиры — соединения жирных кислот с глицерином. Они состоят из тех же химических элементов, что и углеводы, но отличаются от них меньшим содержанием кислорода ($C_{55}H_{102}O_2$). Растворимы в эфире, хлороформе, бензине, толуоле, ксилоле и т. д. С трудом растворяются в спирте и совершенно нерастворимы в воде.

У большинства растений жирные масла жидкие (липидные капли). Они очень слабо связаны с цитоплазмой и в случае механического повреждения клетки вытекают из нее в первую очередь, тем самым до некоторой степени сохраняя цитоплазму. Твердые жиры характерны для семян шоколадного дерева и кокосовой пальмы.

Растительные масла широко применяются в лакокрасочной, мыловаренной промышленности, в качестве смазочных материалов, общеизвестно их использование в пищевой промышленности.

КРИСТАЛЛЫ

Кристаллы представляют собой структурные компоненты клетки, состоящие из солей многих органических и неорганических кислот. Они часто имеют специфическое строение и в отдельных случаях служат систематическим признаком.

Кристаллы, содержащиеся в растениях, представлены чаще всего солями щавелевой кислоты, или *оксалатами кальция* (от лат. названия рода кислица — *Oxalis*, в клетках которой содержится много данных солей), которые локализируются исключительно в вакуолях. Образование кристаллов является одним из многих путей накопления кальция в тканях растений.

У растений встречается несколько видов кристаллов оксалата кальция (рис. 59): *одиночные кристаллы* ромбоэдрической, октаэдрической или удлиненной формы (сухие наружные чешуи лука, чеснока); *стилоиды* (греч. *stylos* — колонна, столб) — колонновидные кристаллы (листья ириса); прямоугольные или пирамидальные *призмы* (флоэма клена, липы, дуба, листья бегонии); *рафиды* (греч. *rhaphe* — игла и *eidos* — вид) — кристаллы в виде пучков игл (листья винограда, стебли традесканции); *друзы* (нем. *Druze* — щетка) — шаровидные образования, состоящие из многих мелких, сросшихся кристаллов (корневище ревеня, корень ипомеи, листья руты,

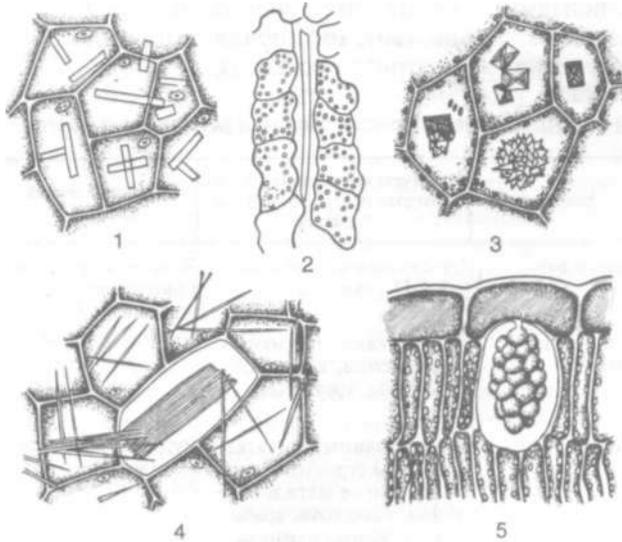


Рис. 59. Кристаллы минеральных солей в клетках: 1 — одиночные кристаллы в чешуе лука (*Allium cepa*); 2 — стилоиды в мезофилле ириса (*Iris* sp.); 3 — призмы и друзы в черешке бегонии (*Begonia rex*); 4 — рафиды в листьях традесканции виргинской (*Tradescantia virginica*); 5 — цистолит в коже инжира (*Ficus carica*)

плоды жимолости, кора многих деревьев); *кристаллический песок* — очень мелкие кристаллы, встречающиеся обычно в виде больших скоплений (паренхимные клетки бузины, многих пасленовых). Благодаря образованию кристаллов оксалата кальция происходит нейтрализация щавелевой кислоты, обладающей ядовитыми свойствами.

Накопление кристаллов влияет на рост и форму клеток. При сильном разрастании клетки кристаллы превращаются в *идиобласты* (греч. *idíbs* — особый, своеобразный) — одиночные клетки, включенные в какую-либо ткань, отличающиеся от клеток окружающей ткани формой, размерами, функцией. Крупные кристаллы обычно деформируют клетку, часто приводят к ее гибели.

Кроме щавелевокислого кальция, у некоторых растений образуется углекислый кальций (*карбонат кальция*), который пропитывает выросты клеточной оболочки, вдающиеся в полость клетки. В результате образуются своеобразные гроздевидные образования — *цистолиты* (греч. *kystis* — пузырь и *lithos* — камень). Характерны для растений сем. крапивных, тутовых. Кристаллические включения иногда состоят из кремнезема, который откладывается в клеточной оболочке.

Будучи солями, кристаллы играют важную роль в поддержании осмотического давления и кислотно-щелочного равновесия в клетке. Они часто встречаются у растений засушливых мест обитания, солончаков. Вероятно, кристаллы способствуют увеличению осмотического давления клеточного сока, что в свою очередь увеличивает сосущую силу клетки. С другой стороны, эпидермис, несущий кристаллы в своих клетках, становится блестящим, в результате чего сильнее отражает солнечные лучи, предохраняя растения от перегрева и, следовательно, от излишнего испарения.

В отличие от животных, которые выделяют избыток ионов во внешнюю среду вместе с мо-

чай, растения, не имеющие развитых органов выделения, накапливают их в тканях. Поэтому кристаллы солей считают конечными продуктами обмена веществ, особой формой выведения из обмена веществ излишков кальция, кремния. В связи с этим кристаллы накапливаются в больших количествах в тех тканях и органах, которые растения периодически сбрасывают (листья, кора). Однако в некоторых случаях кристаллы могут исчезать из вакуолей: растворяться и вновь участвовать в обмене веществ, как это наблюдается в плодах апельсина и некоторых других растений.

Помимо кристаллов, к катаболитам относятся алкалоиды, гликозиды, дубильные вещества, эфирные масла, смолы, каучук, млечный сок и другие продукты накопления выделительных тканей.

Физиологически активные вещества клетки, вырабатываемые протопластом, включают ферменты, витамины, фитогормоны, антибиотики, фитонциды, ингибиторы. Их изучают в курсе физиологии растений.

ОБОЛОЧКА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Клетки растений окружены плотной оболочкой (клеточной стенкой — *membrana cellulae*), выстланной изнутри плазмалеммой. Наличие оболочки отличает растительные клетки от животных, о которых говорят как о голых клетках. Именно наличие или отсутствие оболочки является основным критерием принадлежности того или иного рода простейших (*Protobionta*) к растительному или животному миру. Так, жгутиковые, имеющие оболочку, относятся к *Protophyta*, а без оболочки (голые жгутиковые) — к *Protozoa*. Этот признак даже более надежный, чем наличие или отсутствие хлорофилла, так как, подвергаясь мутациям, растительные клетки теряют иногда автотрофный образ жизни, становясь гетеротрофными. В качестве примера клеток, не имеющих оболочек, можно назвать подвижные споры водорослей и грибов, а также половые клетки низших и высших растений. Однако гаметы высших растений в течение всего периода их существования погружены в цитоплазму других клеток, а некоторые из них имеют оболочки малоизученного химического состава.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Оболочка защищает протопласт, придает клетке форму; у наземного растения, иногда значительно возвышающегося над поверхностью почвы и не имеющего внутреннего скелета, оболочки играют роль механического каркаса, опоры тела растения. Это объясняется следующим: оболочки соседних клеток соединены межклеточными веществами, образующими срединную пластинку, а с возрастом они пропитываются веществами различного состава, что намного повышает прочность клеточной стенки.

Являясь производной протопласта, оболочка растёт, только находясь в контакте с ним. Это наблюдается и в клетках с хорошо развитой вакуолью, и в клетках в состоянии плазмолиза — тончайшие субмикроскопические нити протопласта поддерживают эту связь.

Целый ряд клеток, теряя живое содержимое, выполняет свою функцию за счет сохраняющейся прочной оболочки. Это волокна механической ткани, членики сосудов, опробковевшие клетки коры и другие специализированные элементы тела растений.

По своим свойствам клеточная оболочка отличается от плазматической мембраны — плазмалеммы. Она, как правило, бесцветна и прозрачна, состоит главным образом из полисахаридов и в противоположность полупроницаемой плазмалемме полностью проницаема. В связи с этим оболочкам принадлежит важная роль в таких процессах жизнедеятельности, как поглощение, передвижение веществ, транспирация и выделение. Благодаря тургорному давлению центральной вакуоли оболочка упруго натянута и придает клетке жесткость.

В истории биологии оболочка растительных клеток сыграла особую роль, дав начало самому термину «клетка». Когда Р. Гук в 1665 г. с помощью сконструированного им светового микроскопа обнаружил клеточные оболочки на срезе бутылочной пробки, он сравнил текстуру наблюдаемой ткани с пчелиными сотами и ограниченными стенками полости назвал ячейками (англ. cell, которое переводится на русский язык и как «ячейка», и как «клетка»). Клеточная оболочка была открыта раньше, чем протопласт. Материал оболочек, состоящий в основном из целлюлозы, широко используется промышленностью. Свойства древесины, бумаги, текстиля во многом зависят от структуры и химического состава оболочки, и знание их позволяет улучшать технологию производства, качество продукции.

Строение ископаемых растений изучается путем исследования их оболочек. Структурные особенности оболочки — один из морфологических признаков, используемых при классификации тканей.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ОБОЛОЧКИ

Оболочка растительных клеток состоит в основном из полисахаридов, мономеров которых — сахара — связаны между собой гликозидной связью (-0-) в виде цепочек (волокнистые структуры). Называют полисахариды по составу образующих их мономеров с прибавлением «-ан». Например, полисахарид глюкан состоит из остатков сахара глюкозы, ксилан — ксилозы, галактан — галактозы и т.д.

В состав оболочки могут входить также вода, белки, минеральные соли, липиды, пигменты, суберин, лигнин. Главными химическими ком-

понентами оболочки являются целлюлоза (скелетное вещество), гемицеллюлозы и пектиновые вещества (матрикс) (табл. 2).

Табл. 2. Химический состав оболочки растительных клеток

Вещества	Химические компоненты, из которых построено данное вещество	Специфический краситель
Целлюлоза	1,4-связанные остатки р- 1,4-Б-глюкозы	Хлор — цинк — иод (фиолетовое окрашивание)
Гемицеллюлозы	Изомер глюкозы, манноза, галактоза, ксилоза, арабиноза, уроновые кислоты	Нет
Пектиновые вещества	1→4-связанные остатки а-D-галактуроновой кислоты или ее метилового эфира, галактоза, арабиноза, ксилоза, рамноза	Рутений красный, метиловый синий
Структурный белок (гликопротеид)	Белок + остатки сахара арабинозы	
Лигнин	Группа высокополимерных аморфных соединений ароматического ряда	Флороглюцин и соляная кислота (различные оттенки красного, бордового цветов)
Суберин	Эфир высокополимерных насыщенных и ненасыщенных жирных кислот и оксикислот	Судан III (красный цвет), хлор — цинк — иод и серная кислота с иодом (бурый цвет)
Кутикулярные вещества	Смесь различных воскоподобных веществ, образованных путем полимеризации жирных кислот	Судан III (оранжевое окрашивание)
Слизи, камеди	Полимерные соединения, близкие к пектинам	
Минеральные соли	Кремнезем, карбонат кальция	
Пигменты		
Вода		

Целлюлоза, или клетчатка. Один из самых распространенных природных полимеров, являющийся опорным скелетным полисахаридом оболочки растительных клеток, в структурный остов которой погружены вещества матрикса. Из 30 млрд т углерода, которые высшие растения ежегодно превращают в органические соединения, около 1/3 приходится на целлюлозу. Линейные молекулы целлюлозы построены из 1,4-связанных остатков р-D-глюкозы.

Число глюкозных остатков в р-1,4-Б-глюкане, обуславливающих длину молекул целлюлозы и свойства оболочки, у видов растений различное.

Целлюлоза обладает двойным лучепреломлением, характерным для кристаллов, однако она — не типичный кристалл, так как способна к набуханию. Двойное лучепреломление объясняется тем, что волокнистые молекулы целлюлозы располагаются группами по несколько десятков, параллельно друг другу, образуя вытянутую трехмерную решетку. Максимальный диаметр одной молекулы целлюлозы 0,8 нм, она не различима даже в электронный микроскоп.

Соединяясь, молекулы образуют *элементарные фибриллы*, или *мицеллы*, диаметром до 8–10 нм, которые можно видеть в электронный микроскоп. Каждая мицелла содержит до 100 молекул целлюлозы. Элементарные мицеллы, объединяющиеся в кристаллические группировки ковалентными и водородными связями, составляют основу *микрофибрилл* — тончайших волокон, создающих структурный каркас оболочки. Волокна микрофибрилл содержат до 2000 молекул целлюлозы и имеют диаметр до 15–30 нм. Микрофибриллы содержат участки с более рыхлым расположением, не имеющим трехмерной ориентации целлюлозных молекул, так называемые *паракристаллические зоны*. Оболочки клеток различных растений отличаются соотношением кристаллических и паракристаллических участков, что обуславливает физические и механические свойства целлюлозного сырья.

Микрофибриллы иногда объединяются в *макрофибриллы*, которые содержат до 500 000 молекул целлюлозы, имеют толщину 0,3–0,5 мкм и хорошо различимы в световой микроскоп (рис. 60).

Биосинтез целлюлозы у высших растений

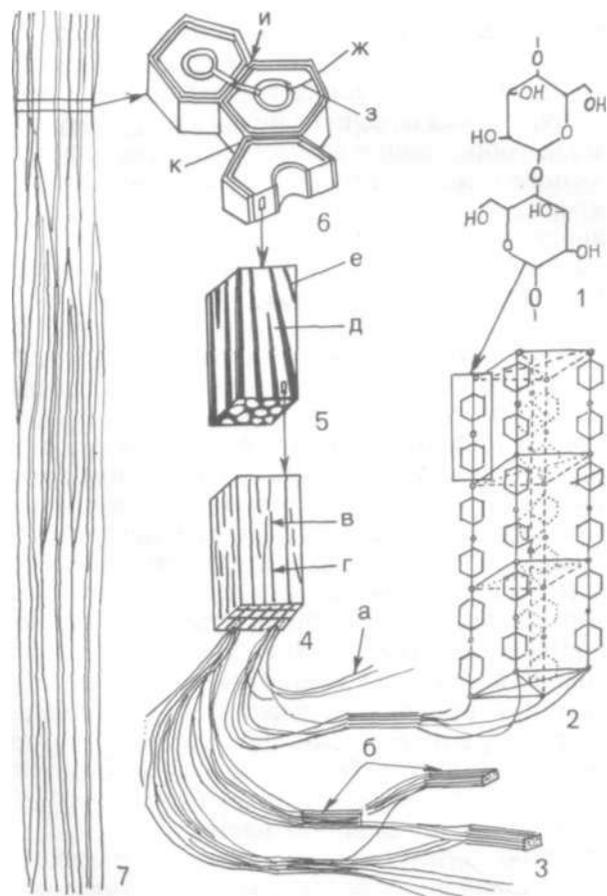


Рис. 60. Структура клеточной оболочки на различных уровнях организации (по К. Эсау, 1980):

1 — фрагмент молекулы целлюлозы (два глюкозных остатка, связанных атомом кислорода); 2 — участок мицеллы с трехмерной пространственной ориентацией молекул целлюлозы; 3 — микрофибриллы, состоящие из цепочек молекул целлюлозы (а), упорядочение расположенных в мицеллах (б); 4 — участок макрофибриллы с микрофибриллами (в) и нецеллюлозными веществами (г) между ними (д); 5 — фрагмент среднего слоя вторичной оболочки, в котором видны макрофибриллы (е — белые полосы) целлюлозы и межфибрилярное пространство (*с — черные полосы), заполненное нецеллюлозными веществами; 6 — поперечный слой клеток механической ткани (склеренхимных волокон); видны слой первичной (з) и три слоя вторичной (и) оболочки. Клетки соединены срединной пластинкой (к); 7 — тяж склеренхимных волокон

осуществляется наращиванием остатков глюкозы из уридиндифосфатглюкозы или гуанозиндифосфатглюкозы на молекулу целлюлозы-«затравки».

Целлюлоза относится к химически инертным веществам, не растворяется в воде, органических растворителях, разведенных кислотах и даже в концентрированных щелочах. Расщепление целлюлозы до глюкозы происходит под действием двух ферментов — *целлюлозы* и *целлобиазы*, находящихся в желудочно-кишечном тракте травоядных животных.

Микрофибриллы целлюлозы эластичны и по прочности на разрыв сходны со сталью. Эти свойства обуславливают практическое значение целлюлозы и ее продуктов в народном хозяйстве. Так, мировая продукция хлопкового волокна из волокон семян хлопчатника, содержащего до 98 % целлюлозы, составляет $1,5 \cdot 10^7$ т в год. Из целлюлозы получают бумагу, ацетатный шелк и вискозу, целлофан, бездымный порох.

Целлюлоза входит в состав оболочек не у всех растительных организмов. В разнообразной группе зеленых водорослей, от которых, вероятно, берут начало высшие растения, встречаются различные вещества оболочек. Помимо целлюлозы (*Valonia*), полисахариды с фибриллярным строением найдены у *Bryopsida*, *Caulerpa* ((3-1,3-поликсилян), *Hydrodictyon* (глюкоманнан), у *Acetabularia* (кристаллический маннан А) и т. д. Создается впечатление, что природа экспериментировала с разнообразными типами полисахаридов, пока отбор не показал, что именно цепи целлюлозы могут служить наилучшим материалом для укрепления клеточных оболочек в борьбе растений за переход к наземному образу жизни.

В клеточных оболочках большинства грибов вместо целлюлозы содержится *хитин* — полимер, построенный из остатков глюкозамина. Он еще труднее растворим и еще более устойчив к гидролизу, чем целлюлоза. Разрушается под действием фермента *хитиназы*, вырабатываемого некоторыми микроорганизмами. Волокнистый компонент оболочек дрожжевых клеток представлен полиглюканом.

Фибриллярная система погружена в непрерывный аморфный *матрикс оболочки*, обычно представляющий собой пластичный гель, насыщенный водой. Вещества матрикса определяют такие свойства оболочки, как сильная набухаемость, высокая проницаемость для воды и растворенных в ней молекул и ионов, катионообменные свойства. Матрикс состоит из сложной смеси полимеров, среди которых преобладают полисахариды различной молекулярной массы. Условно их разделяют на две группы — гемицеллюлозы и пектиновые вещества.

Гемицеллюлозы, или полуклетчатки. Группа полисахаридов, в основе которых лежит не глюкоза, как у целлюлозы, а другие сахара — мономеры, наиболее распространенными из которых являются ксилоза, изомер глюкозы, манноза, в меньшей степени галактоза и арабиноза. При гидролизе гемицеллюлозы дают также уруновые кислоты (галактуроновая, глюкуроновая). Гемицеллюлозы часто бывают смешанными: одна мо-

лекула содержит остатки сахара не одного типа, а нескольких, например арабиногалактаны, глюкуронозиланы, глюкоманнаны, галактоглюкоманнаны и т. д.

Общее содержание гемицеллюлозы в растениях может достигать 40 %, состав их зависит от вида растений и может быть различным для разных его частей. Большинство гемицеллюлоз имеет относительно невысокую степень полимеризации (50—200 моносахаридных остатков), их волокнистые цепочки характеризуются надмолекулярной структурой, менее упорядоченной, не имеющей строгой пространственной ориентации. Гемицеллюлозы также являются очень стойкими веществами, но поддаются гидролизу несколько легче, чем целлюлоза, слабо набухают.

В оболочке гемицеллюлозы, подобно целлюлозе, выполняют механическую функцию, некоторые могут откладываться в оболочках клеток семян, плодов в виде запасных веществ и в дальнейшем, подвергаясь гидролизу, использоваться формирующимся зародышем.

Пектиновые вещества (пектины). Кислые полисахариды, основой молекул которых служат цепи из 1-→4-связанных остатков α-D-галактуроновой кислоты или ее метилового спирта. Наиболее распространенным пектиновым веществом является α-1,4-полигалактуроновая кислота (галактуронан), называемая также пектиновой кислотой или протопектином. Мономер ее — продукт окисления сахара галактозы. Пектиновые вещества образуют не нитчатые, а сильно разветвленные молекулы, не имеющие пространственной ориентации и находящиеся в аморфном состоянии. Боковые цепочки, как правило, построены из остатков нейтральных моносахаридов — D-галактозы, L-арабинозы, D-ксилозы, L-рамнозы. Как и у гемицеллюлоз, в состав молекул пектинов могут входить несколько мономеров в различных сочетаниях. Производные метилового спирта галактуронана образуют растворимый в воде пектин. Оставшиеся карбоксильные группы COOH, взаимодействуя с ионами Ca и Mg, способны образовывать не растворимые в воде соли (пектаты).

Пектины сильно набухают в воде, образуют слизи и гели, иногда растворяются в воде и легко разрушаются под действием щелочей и кислот. С гемицеллюлозами пектиновые вещества связаны постепенными переходами.

Вещества матрикса не просто вкраплены в промежутки целлюлозного каркаса. Они активно взаимодействуют друг с другом и микрофибриллами целлюлозы, образуя ковалентные, водородные, гликозидные связи, что повышает прочность оболочки. Часто клеточную стенку сравнивают с железобетоном, где матрикс, подобно бетону, заполняет «железную» арматуру из целлюлозы. Высокая гидрофильность матрикса способствует легкой проницаемости оболочки для воды и растворенных в ней молекул и ионов. По клеточным оболочкам в связи с этим идет пассивный транспорт веществ — передвижение веществ от клетки к клетке путем диффузии по градиенту концентрации.

Кроме полисахаридов, в матриксе оболочек целого ряда клеток может находиться особый структурный белок (несколько процентов), являющийся гликопротеидом, так как он связан с остатками сахара арабинозы. В живых, особенно молодых клетках, оболочка всегда пропитана водой (80—90 %) и находится в набухшем состоянии. С возрастом оболочки многих клеток могут инкрустироваться различными веществами, повышающими ее прочность и придающими ей специфические свойства (см. дальше).

ЗАЛОЖЕНИЕ И РОСТ ОБОЛОЧКИ

Механизм образования оболочки был частично изложен в теме «Митоз». Вспомним последовательные его этапы.

Деление ядра (митоз) завершается делением клетки (цитотомия, или цитокинез), в процессе которого между двумя образующимися клетками закладывается оболочка. Появившаяся перегородка между дочерними клетками носит название *клеточной пластинки* (см. рис. 53). Ее формирование осуществляет структура *фрагмопласта*, который появляется в экваториальной плоскости делящейся клетки после расхождения хромосом в анафазе. Через фрагмопласт проходят нити веретена, тянущиеся от одного полюса к другому, т. е. волокна, образующие фрагмопласт, формируются на основе нитей митотического веретена. Вначале фрагмопласт имеет очертания веретена, затем приобретает форму двояковыпуклой линзы.

Первым признаком возникновения новой клеточной стенки служит появление в анафазе в экваториальной плоскости клетки мелких пузырьков, постепенно сливающихся в более крупные. Установлено, что пузырьки (пектиновые вакуоли) отделяются от комплекса Гольджи, мигрируют к экватору клетки и скапливаются по краям фрагмопласта. Клеточная пластинка закладывается из материала сливающихся пузырьков как свободно плавающая ламелла в центре фрагмопласта, развивается по направлению к периферии за счет включающихся в нее новых и старых пузырьков Гольджи, достигает продольной стенки материнской клетки и сливается с ней. Две образовавшиеся дочерние клетки оказываются разделенными, а фрагмопласт перестает функционировать (рис. 61, А, Б, В). Важно отметить, что при слиянии пузырьков мембрана, окружающая их, включается в плазмалемму теперь уже обособленных протопластов дочерних клеток.

Клеточная пластинка прижизненно окрашивается основными красителями — метиленовым синим или рутением красным, что служит указанием на содержание кислых соединений, таких как пектиновые вещества, главным образом пектаты Ca и Mg, находящиеся в состоянии геля. Поэтому она очень *пластична*, способна значительно растягиваться при росте дочерних клеток. Во взрослой клетке клеточная пластинка сохраняется, но претерпевает специфические изменения, и ее называют *срединной* или *межклеточной пластинкой*, т. е. пластинкой, общей для двух

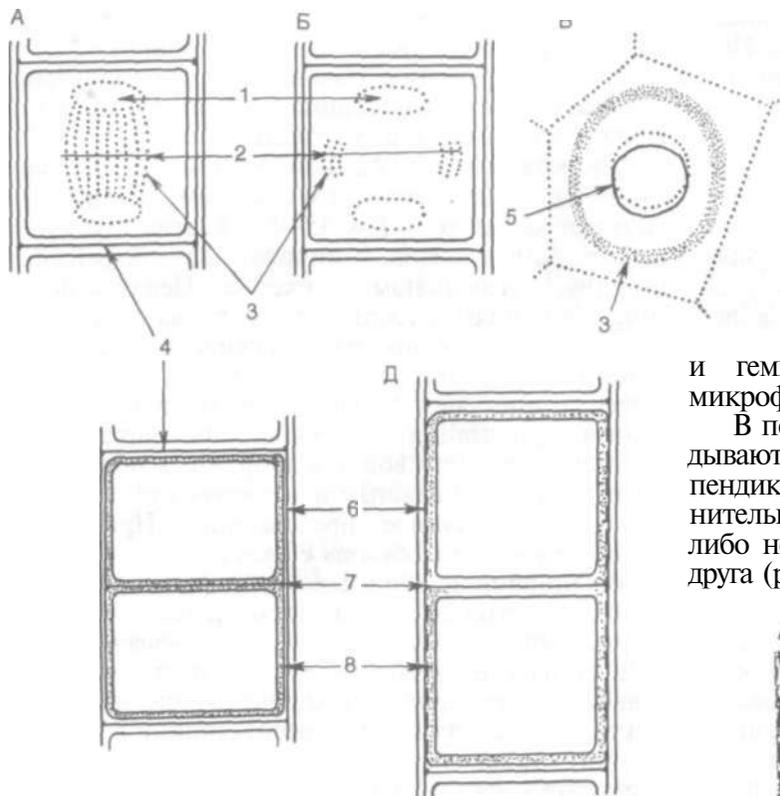


Рис. 61. Образование оболочки во время клеточного деления (схемат., по К. Эсау, 1980): А — образование клеточной пластинки в экваториальной плоскости фрагмопласта в телофазе; Б, В — фрагмопласт раздвигается клеточной пластинкой и располагается по ее краям (Б — вид сбоку, В — вид с поверхности); 1 — деление клетки закончилось и каждая клетка сформировала собственную первичную оболочку (показана заштрихованным слоем); Д — дочерние клетки выросли, их оболочки стали толще, а оболочка материнской клетки разорвалась по вертикальным сторонам клетки; 1 — ядро; 2 — клеточная пластинка; 3 — фрагмопласт, 4, 7 — срединные пластинки; 5 — ядра; 6 — оболочка материнской клетки; 8 — оболочка дочерней клетки

и гемицеллюлозами) начинают откладываться микрофибриллы целлюлозы.

В первичной оболочке микрофибриллы откладываются беспорядочно, преимущественно перпендикулярно продольной оси клетки, их сравнительно мало и они образуют либо рыхлую сеть, либо не соприкасаются и далеко удалены друг от друга (рис. 62, А). Основу первичной оболочки в

соседних клеток (рис. 61, Г, Д). Срединная пластинка очень тонкая и почти неразличимая.

Рост оболочки клетки, которая откладывается протопластом изнутри на стенки после формирования дочерних клеток, разделенных клеточной пластинкой, связан с количеством микрофибрилл целлюлозы и их ориентацией. Это обуславливает более или менее выраженную слоистость оболочки. Механизм формирования всех слоев оболочки универсален: пузырьки со строительным материалом отчлениваются от тела Гольджи, их содержимое идет на образование оболочки, а мембрана пополняет плазмалемму. В каждом протопласте рост оболочки происходит снаружи внутрь, поэтому самый старый слой данной оболочки занимает самое наружное положение, а наиболее молодой — самое внутреннее, непосредственно над протопластом. Слои, образовавшиеся первыми, составляют первичную оболочку, дополнительные слои, которые откладываются во многих типах клеток, — вторичную оболочку.

Первичная оболочка. После образования клеточной пластинки протопласт каждой дочерней клетки начинает откладывать изнутри собственную оболочку на поверхность всех клеточных стенок (см. рис. 61, Г, Д). Этот процесс идет параллельно с вступлением клеток в фазу растяжения. Объем клетки быстро увеличивается (иногда в десятки раз) за счет формирования центральной вакуоли. Тургорное давление начинает растягивать оболочку, которая при этом разрушалась бы, если бы на поверхность клеточной пластинки и клеточных стенок, принадлежащих ранее материнской клетке, не поступал новый строительный материал для формирования первичной оболочки. Прочность оболочки обусловлена тем, что наряду с аморфными полисахаридами (пектинами

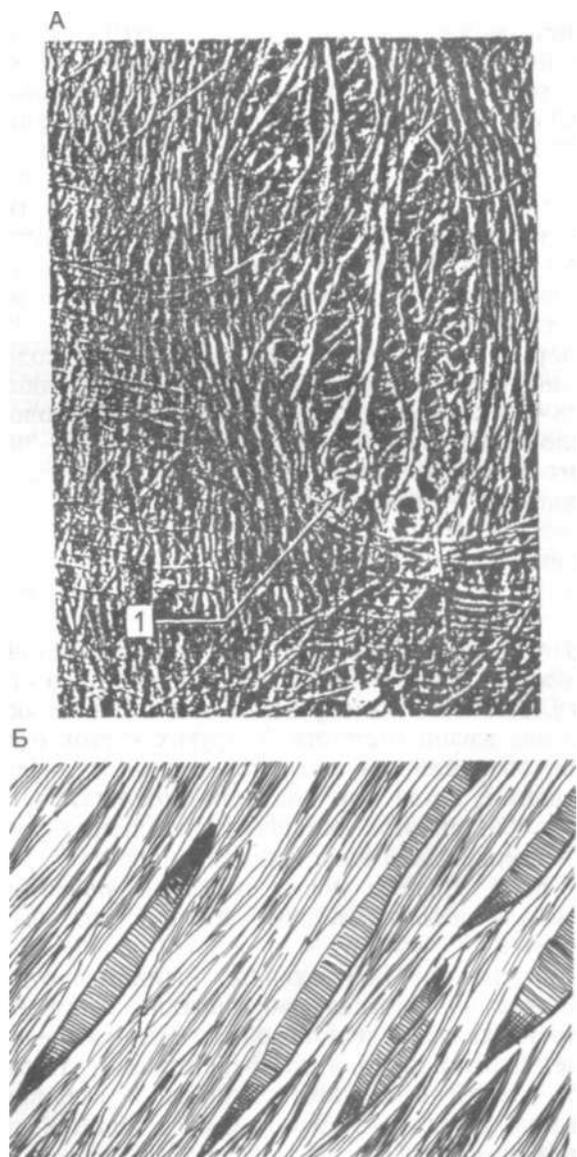


Рис. 62. Электронная микрофотография оболочки на различных стадиях развития:

А — первичная оболочка паренхимной клетки колеоптиля овса (*Avena sativa*). Микрофибриллы расположены беспорядочно; 1 — плазмодесменные каналы. Увел. 15 000 (по Вонгер, 1958); Б — вторичная оболочка клетки водоросли *Valonia*. Микрофибриллы в разных слоях ориентированы параллельно. Увел. 10 000 (по Ф. Стюарду и К. Мюлеталеру, 1953)

растущей клетке составляет аморфный коллоидный матрикс с высоким содержанием воды. Поэтому первичная оболочка в фазе растяжения легко меняет форму, обладает *пластичностью*.

Новые микрофибриллы последовательно накладываются изнутри на уже отложенные (рост наложением). Закреплены они только водородными связями, так что могут скользить при росте стенки. Одни авторы считают, что микрофибриллы не переплетаются, другие отмечают, что они переплетаются, но при этом преобладает расположение по виткам пологой спирали, которая при росте клетки становится более крутой. В процессе роста первичной оболочки происходит пластическое растяжение матрикса. Первоначальная ориентация микрофибрилл перпендикулярно продольной оси клетки может меняться в связи с отложением изнутри новых микрофибрилл и действием матрикса. Переориентация происходит пассивно и приводит в конце концов к образованию неправильной рыхлой сети. Этот процесс может повторяться многократно на протяжении всего периода роста оболочки. Такой тип роста иногда называют *многосетчатым*. Предполагают, что в ориентации целлюлозных фибрилл особую роль играют микротрубочки.

Рост клетки в фазе растяжения не всегда идет равномерно во все стороны. Молодые клетки, вначале изодиаметрической формы, могут расти в одном направлении, при этом формируются цилиндрические и призматические клетки, или клетки-волокна.

Первичная оболочка растущих клеток содержит до 60—95 % воды, не более 2—20 % целлюлозы, 8—10 % белка. Длина молекул целлюлозы (число остатков глюкозы) около 2000. До 60—70 % сухого вещества занимают вещества матрикса (у двудольных — примерно в равном соотношении пектины и гемицеллюлозы, у однодольных — в основном гемицеллюлозы). Толщина не превышает 0,5 мкм, первичная оболочка довольно прочна для растворенных веществ.

Вторичная оболочка. Многие клетки, заканчивая рост, перестают откладывать первичную оболочку. Такие клетки окружены тонкой оболочкой до конца жизни растения. У других клеток отложение оболочки продолжается и в фазе дифференциации, когда они достигают окончательных размеров. При этом оболочка постепенно утолщается, сокращая объем, занятый полостью клетки. Такой процесс носит название *вторичного утолщения оболочки*, а саму оболочку называют *вторичной*.

Для ряда клеток (трахеиды, членики сосудов, механические волокна) образование вторичной оболочки является основным моментом их высокоспециализированной дифференциации. Протопласт клетки при этом отмирает и основную функцию клетки выполняют за счет мощной вторичной оболочки.

Большинство живых физиологически активных клеток имеет только первичную оболочку, однако некоторые из них (паренхимные клетки древесины, флоэмы хвойных растений) обладают хорошо развитой вторичной оболочкой. Ее часто

рассматривают как дополнительную часть оболочки, выполняющую в основном опорную, механическую функцию. Очень редко ей присуща функция запаса питательных веществ (например, в эндосперме некоторых семян).

Свойства вторичной оболочки определяются ее строением и химическим составом. В ней преобладает целлюлоза (до 45—55 % массы сухого вещества), воды мало, гемицеллюлоз — 25—30 %, пектины в небольшом количестве. Целлюлозные микрофибриллы располагаются параллельно по крутым спиралям, противоположное направление которых в соседних слоях повышает прочность. Преобладание целлюлозы, строгая пространственная ориентация микрофибрилл определяют высокие опорные свойства вторичных оболочек, прочность на растяжение и *эластичность*, а также их сильное двойное преломление. При этом клетка *теряет способность к росту*.

Во вторичной оболочке микрофибриллы также откладываются наложением новых слоев на старые. Это происходит в период дифференциации, когда клетка закончила свой рост, первоначальное параллельное их расположение не нарушается и последующей переориентации не происходит (рис. 62, Б). Фибриллы целлюлозы ориентируются во вторичной оболочке различным образом, определяя ее *текстуру* (рис. 63).

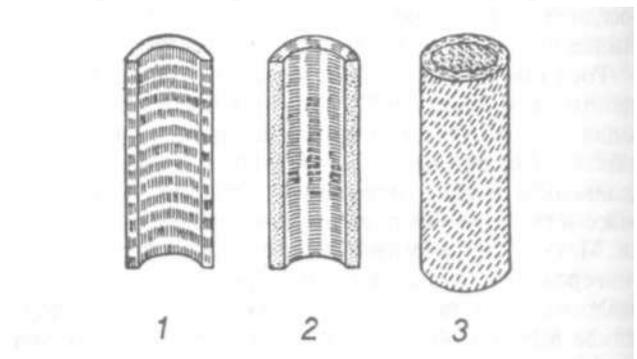


Рис. 63. Типы текстуры оболочки клеток:

1 — кольчатая; 2 — волокнистая; 3 — спиральная (по Kausman, 1963)

Параллельное их расположение к продольной оси клетки (см. рис. 61, Б) приводит к возникновению *поперечной*, или *кольчатой*, *текстуры* (рис. 63, Д), характерной для водопроводящих элементов ксилемы. Такой тип текстуры не препятствует растяжению клетки в продольном направлении и одновременно укрепляет оболочку в поперечном направлении от сдавливания соседними клетками. Перпендикулярное расположение микрофибрилл целлюлозы обуславливает *продольную*, или *волокнистую*, *текстуру*. Она характерна для многих волокон механической ткани, которые обладают исключительной прочностью в продольном направлении, но могут эластично растягиваться в поперечном. Нередко волокна целлюлозы располагаются под некоторым углом к продольной оси, при этом возникает *спиральная текстура* оболочки, характерная для лубяных, древесных волокон и волосков хлопчатника. Клетки с такой текстурой оболочки обладают прочностью как на сжатие, так и на растяжение и изгиб, но в то же время могут эластично (обратно) растягиваться.

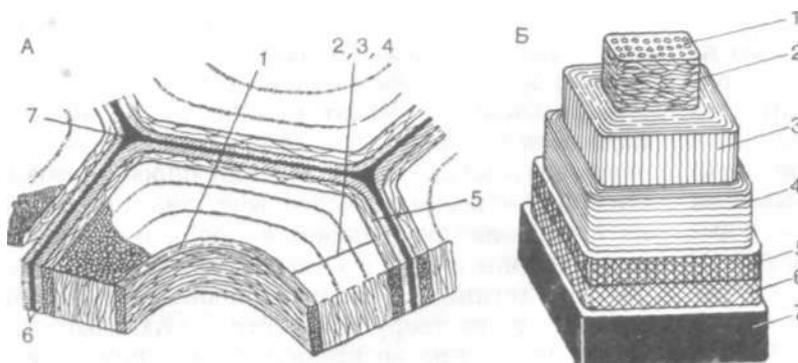


Рис. 64. Строение (слоистость) оболочки растительной клетки (схемат.):
 А — древесное волокно (поперечный срез); Б — участок оболочки трахеиды; 1 — внутренний слой вторичной оболочки S₁ с бородавчатой скульптурой; 2—4 — средний слой вторичной оболочки S₂ с различной ориентацией фибрилл целлюлозы; 5 — наружный слой вторичной оболочки S₃; 6 — первичная оболочка; 7 — срединная пластинка

Ориентация целлюлозных микрофибрилл многократно меняется под определенным углом к продольной оси клетки, в связи с чем возникает слоистость оболочки и повышаются ее механические свойства (см. рис. 63).

У клеток с достаточно хорошо сформированной вторичной оболочкой различают три концентрических слоя, которые отличаются по мощности, количеству микрофибрилл и веществ матрикса (рис. 64). Непосредственно к первичной оболочке примыкает *наружный, или переходный, слой* (слой S₃). Он обычно тонкий, состоит преимущественно из пектиновых веществ и часто неразличим, сливаясь с первичной оболочкой. Далее идет *средний слой* (S₂) — основной наиболее мощный компонент, несущий опорную функцию и определяющий свойства вторичной оболочки. В его состав входит целлюлоза, иногда запасная гемицеллюлоза (в семенах), пектиновые вещества отсутствуют. Именно в среднем слое различная ориентация микрофибрилл целлюлозы создает различные типы текстуры, а также хорошо заметную слоистость, штриховатость (например, исчерченные на поверхности очень тонкими косыми штрихами клетки древесины ели). Узкий слой, граничащий с полостью клетки, называют *внутренним* (S₁). Он очень тонкий, до 0,1 мкм, отличается повышенным содержанием гемицеллюлоз. На поверхности слоя S₁ часто образуется определенный скульптурный рисунок — из остатков отмершего протопласта. Внутренний слой часто называют третичной оболочкой, отмечая его исключительную стойкость по отношению к веществам, разрушающим оболочку.

Трехслойное строение вторичной оболочки типично для элементов древесины многих голо-семенных. Иногда третий слой отсутствует либо вообще вторичная оболочка оказывается однородной.

Слоистость оболочки (в некоторых случаях наблюдается до 25 слоев) объясняют ритмичностью роста клетки. Каждый слой соответствует суточному отложению и зависит от чередования дня и ночи. При непрерывном, круглосуточном освещении слоистость вторичных оболочек, как правило, не наблюдается.

Вторичная оболочка не всегда откладывается равномерным сплошным слоем. Например, водо-проводящие элементы древесины, с одной стороны, должны быть прочными, с другой — проницаемы для воды. Во взрослом состоянии эти клетки мертвы, лишены тургора и не имеют по-

этому давления изнутри. Сохранение одновременно механической прочности и водопроницаемости достигается за счет отложения вторичной оболочки отдельными участками — в виде колец, спиралей, точек и т. д. (см. Проводящие ткани; рис. 97). Такие мертвые клетки могут вытягиваться, поспевая за ростом соседних живых клеток.

ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА И ФИЗИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ОБОЛОЧКИ

Многие клетки на протяжении всей жизни сохраняют целлюлозные оболочки. Это свойственно живым, физиологически активным клеткам, набухшие целлюлозные оболочки которых гибки и растяжимы. В зависимости от функциональных особенностей ряда клеток вторичные оболочки претерпевают значительные физико-химические изменения. В основе лежит или отложение в оболочку новых веществ — процесс инкрустации (одревеснение, опробковение, минерализация, кутинизация), или химические изменения уже отложенного вещества (ослизнение). Инкрустация связана с внедрением между микрофибриллами целлюлозы (в матрикс) новых химических веществ, изменяющих свойства оболочки. Предполагают, что протопласт выделяет компоненты инкрустирующих веществ, которые синтезируются уже в оболочке.

Видоизменения оболочки разнообразны. Рассмотрим важнейшие из них.

Одревеснение, или лигнификация. С возрастом, в связи с выполнением механической и водо-водящей функции, стенки некоторых клеток пропитываются *лигнином* (лат. lignum — дерево, древесина), в результате чего одревесневают. Химическая природа лигнина сложна и еще окончательно не выяснена. Это аморфное вещество, представляющее собой трехмерный полимер фенольной природы. Встречается в нескольких формах, в воде не растворяется; содержит до 60—65 % углерода, поэтому одревесневшие части растения хорошо горят. Среди инкрустирующих веществ лигнин занимает первое место, участвуя в создании опорных элементов клеток и тканей. Откладываясь в оболочке, лигнин химически связывается с микрофибриллами целлюлозы или веществами матрикса. Лигнифицированная обо-

лочка по прочности не уступает железобетону, где целлюлоза, обладающая большой прочностью на растяжение, выполняет роль стальной арматуры, а лигнин, чрезвычайно прочный на сжатие, — роль бетона. Такая оболочка теряет пластичность, становится менее упругой и относительно хрупкой. Большая прочность на сжатие, вызываемая отложением лигнина, позволяет растению образовывать массивные наземные структуры (мощные стволы, ветви и т. д.).

Одревеснение наиболее типично для клеток вторичной ксилемы, но может встречаться в самых различных тканях, вплоть до частей цветка.

Помимо прочности, лигнифицированная оболочка обладает антисептическими свойствами и защищает клетку от проникновения вредных микроорганизмов. Тот факт, что одревеснение часто встречается у растений засушливых мест обитания (склерофитов), объясняется минимальным испарением воды через пропитанные лигнином оболочки.

Обычно лигнификация вызывает отмирание живого содержимого клетки, в таком состоянии одревесневшие стенки предотвращают сдавливание клеток, потерявших тургор. Однако многие одревесневшие клетки являются физиологически активными (например, живые клетки древесной паренхимы, каменистые клетки мякоти плодов айвы), помогают этому многочисленные поры, пронизывающие лигнифицированную оболочку. Одревеснение, как правило, — процесс необратимый, сохраняющийся до конца жизни клетки. Очень редко наблюдается естественное раздревеснение, обусловленное деятельностью ферментов. Например, жесткие незрелые плоды айвы при хранении становятся мягкими в результате раздревеснения оболочек каменистых клеток.

Отложение лигнина наблюдается только в живой клетке, оно начинается обычно одновременно с началом вторичного утолщения клеток и происходит прежде всего в первичной оболочке. Затем процесс распространяется наружу — на срединную пластинку и внутрь — в формирующуюся вторичную оболочку. До 60—90 % лигнина откладывается в срединной оболочке и только 10—40 % — во вторичной оболочке.

У древесных растений основная масса клеток, инкрустированных лигнином, располагается в центре осевых органов — стебля и корня, поэтому деревья свободно сохраняют вертикальное положение, устойчивы к бурям, шквальным ветрам и т. д.

Химически чистый лигнин вместе с целлюлозой — ценное сырье для изготовления различных тканей, бумаги, взрывчатых веществ и т. д.

Опробковение. Часто стенки клеток на поверхности стебля или корня пропитываются *суберином* (лат. suber — пробка), или опробковевают. Суберин — весьма стойкое вещество, состоящее из глицерина, феллоновой и пробковой кислот, не растворим в воде и спирте и устойчив в отличие от лигнина к концентрированной серной кислоте и раствору Швейцера. Откладывается преимущественно во вторичной оболочке в виде пластинок (ламелл), не связанных с целлюлозой. При этом на границе с полостью клетки откладывается чисто целлюлозный слой вторичной оболочки. Субериновая прослойка может быть непрерывной, покрывая целиком клетку (живое содержимое при этом отмирает), или откладываться участками, не влияя на жизнедеятельность клетки.

Опробковевшая стенка не пропускает ни газы, ни жидкость, не проводит тепло и электричество, в связи с этим она особенно сильно развита у клеток вторичной покровной ткани (пробка).

Опробковение имеет большое биологическое значение. Оно наблюдается при заживлении ран, формировании отделительного слоя у основания черешка перед листопадом, при образовании пробковых бородачек на поверхности плодов при хранении (яблоки, груши).

Кутинизация. Это пропитывание клеточных оболочек особым веществом — *кутином*. Он представляет собой смесь высших карбоновых оксикислот и их эфиров. Близкий по химической природе к суберину, кутин отличается от него низким содержанием ненасыщенных жирных кислот и более высокой степенью полимеризации. В отличие от одревеснения и опробковения кутинизации подвергается только та часть оболочки клетки, которая непосредственно соприкасается с атмосферой. Сплошной пленкой жирового вещества кутин покрывает поверхность наземных органов (листьев, стеблей, плодов) многих растений.

Кутин обычно откладывается в оболочку вместе с *воском* — близким к кутину соединением. Однако воск легко извлекается растворителями жиров и легко плавится. Вся толща отложения кутана и воска поверх эпидермиса называется *кутикулой* (лат. cuticula — кожа) (рис. 65).

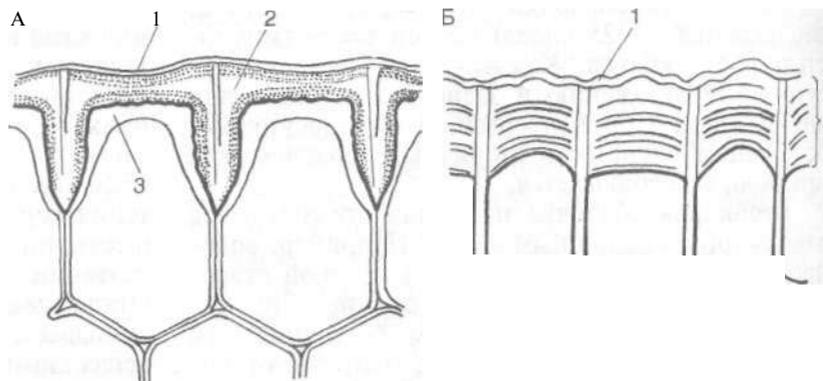


Рис. 65. Кутилизированная оболочка (на поперечных срезах):
А — эпидермиса листа алоэ (*Aloe acinacifolia*); Б — мясистой чешуи лука (*Allium cepa*); 1 — кутикула; 2 — кутикулярные слои; 3 — целлюлозный слой

В типичном случае кутикулированная оболочка имеет следующее строение. Снаружи откладывается чистый кутин, образуя сплошной слой кутикулы различной толщины. Далее вглубь расположены так называемые *кутикулярные слои*, имеющие слоистую структуру и включающие целлюлозу, пектин, кутин, воск и другие инкрустирующие вещества. Слой оболочки, прилегающий к полости клетки, кутина не содержит (см. рис. 65). Толщу кутина пронизывает сеть гидрофильных пектиновых капилляров, по которым в оболочку поступают синтезируемые в протопласте (главным образом комплексом Гольджи) основные и инкрустирующие компоненты.

Воск может откладываться не только внутри, но и снаружи оболочки в виде мелких зернышек, палочек или сплошных ламелл, образуя восковой налет.

Степень развития кутикулы, характер распределения в ней воска и гидрофильных капилляров зависят от условия обитания и возраста растений. Мощная, плотно покрытая кристаллами воска кутикула — характерный признак растений засушливых мест обитания. Кутикула не пропускает жидкость и затрудняет диффузию газов, через нее в полость клетки не проникают микроорганизмы, от нее отражаются солнечные лучи. Эти свойства кутикулированных клеток позволяют им хорошо защищать нижележащие ткани от излишнего испарения, грибных, бактериальных и вирусных заболеваний. Восковым налетом часто покрывают плоды (слива, алыча), особенно при длительном хранении (яблоки, груши). Кутикула служит поверхностным радиационным экраном, так как поглощает ультрафиолетовые лучи.

Благодаря прочности кутина пропитанные им стенки хорошо сохраняются в геологических отложениях. Исключительной сложностью и разнообразием отличаются кутикулярные слои у пыльцевых зерен и спор, образуя так называемую *спородерму*. В состав спородермы часто входит особое вещество — *спорополленин*, очень близкий по химической природе суберину и кутину, но отличающийся еще большей стойкостью. Это обуславливает хорошее сохранение пыльцы и спор в ископаемых остатках.

Рельеф кутикулы повторяет и часто усиливает рельеф наружных стенок эпидермиса, в результате чего создается структура поверхности, специфичная для видов и являющаяся диагностическим признаком.

Минерализация. В оболочках клеток с возрастом могут откладываться не только органические, но и минеральные вещества, в основном кремнезем и углекислый кальций. Заполняя пространство между микрофибриллами оболочки в матриксе, эти аморфные вещества придают оболочке твердость и хрупкость, защищают растения от поедания животными (улитками, слизнями), гниения во влажных условиях, но снижают их кормовую ценность. Отложение кремнезема наблюдается в основном в клетках кожицы и волосков хвощей, осок, злаков. На корм рекомендуется скашивать их до цветения, после которого начинается усиленное отложение кремнезема.

Углекислый кальций у высших растений откладывается главным образом в волосках, которые становятся хрупкими (например, в сем. тыквенных, крестоцветных, бурачниковых, крапивных). Отложения карбоната кальция формируют *цистолиты*. В незначительной степени инкрустация стенок бывает у всех жизнедеятельных клеток.

Ослизнение. Этот процесс связан с образованием слизей и близких к ним камедей, отличающихся способностью к сильному набуханию в воде.

Слизи — гидрофильные полисахариды, присутствующие в семенах, корнях и коре и накапливающиеся преимущественно в полостях клетки или слизевых ходах. Ослизнение, по-видимому, происходит в результате химического видоизменения веществ оболочки, а также вследствие выделения слизи протопластом в процессе роста стенки. Ослизнению могут подвергаться как пектиновые вещества оболочки (пектиновые слизи, часто встречающиеся в сем. розовых, мальвовых, липовых, крестоцветных, лилейных), так и целлюлоза (реже наблюдаются целлюлозные слизи, например у сем. орхидных). В семенах горчицы, подорожника, некоторых бобовых образуются смешанные пектино-целлюлозные слизи. Более детальная классификация по типам входящих Сахаров позволяет выделить *нейтральные слизи* (например, глюкоманны, галактоманны), имеющие сходство с гемицеллюлозами; *кислые* — содержат уроновые кислоты и по структуре приближаются к камедям. Иногда слизь откладывается в оболочке в твердом состоянии и, пропитываясь водой, сильно набухает, что часто наблюдается на наружных стенках клеток кожуры семян (лен, тыквенные, айва и др.). Благодаря ослизнению кожуры семян зародыш в процессе прорастания получает необходимое количество воды. Семена с ослизненной кожурой прилипают к частицам почвы, что укрепляет всходы проростков. Ослизнение характерно для клеток корневого чехлика, которые слущиваются и вместе со слизью образуют в почве канал для растущего кончика корня. Слизь часто образуется при повреждении тканей растения. В этом случае они выполняют защитную функцию, закрывая рану с поверхности и предохраняя ткань от инфекции.

Накопление слизи в тканях растений (например, кактусов, молочаев) повышает их засухоустойчивость.

Ослизнение широко распространено у водорослей, так как оно необходимо при освобождении спор и гамет из органов размножения.

Камеди (гуммы) — гетерополисахариды или их смеси, в состав которых, кроме нейтральных моносахаридов, входит обычно одна или несколько уроновых кислот; структурно напоминают пектиновые вещества и гемицеллюлозы. Выделяясь в виде вязких растворов при механическом или инфекционном повреждении растений, камеди застывают в стекловидную массу (например, у вишни, черешни). Иногда образование камеди происходит не на поверхности органов, а во внутренних вместилищах.

Камедь выделяется вызывается ферментативными процессами. Некоторые камеди (гуммиарабик, трагантовая камедь астрагалов, вишневая камедь) получают в значительных количествах и используют в пищевой и фармацевтической промышленности, в производстве бумаги, для изготовления клея.

Между слизями и камедями трудно найти четкие различия. Камеди в набухшем состоянии клейки и могут вытягиваться в нити, тогда как слизи сильно расплываются (иногда до полного растворения) и в нити не вытягиваются.

Накопление гемицеллюлоз происходит в стенках стареющих клеток у целого ряда растений. Такие оболочки кажутся как бы набухшими в полость клетки. Гемицеллюлозы в этом случае играют роль запасных веществ.

МАЦЕРАЦИЯ. МЕЖКЛЕТНИКИ

Общая для двух соседних клеток склеивающая их срединная пластинка в процессе онтогенеза может разрушаться, клетки при этом разъединяются. Этот процесс носит название *мацерации* (лат. *maceratio*, от *macero* — размягчаю, размачиваю), он связан с растворением пектиновых веществ срединной пластинки ферментом пектиназа с последующим вымыванием продуктов распада. У растений в естественных условиях мацерация происходит в мякоти созревающих сочных плодов (яблок, груш, томатов, бананов, персика, дыни и т. д.). Запасающая ткань плодов при этом распадается на отдельные клетки, зрелые (и особенно перезрелые) плоды имеют мучнистый характер. Этот же процесс происходит при раскрытии сухих плодов (коробочка мака, бобы гороха, фасоли, стручки крестоцветных и т. д.), в отделительном слое перед опадением листьев, в плодоножках и лепестках перед их опадением.

Искусственная мацерация (с помощью микроорганизмов) широко используется в промышленности, например при обработке (мочке) волокнистых растений (лен, конопля).

У растений с возрастом наблюдается частичная мацерация клеток, при которой срединная пластинка растворяется не полностью, а участками, чаще всего по углам. Под действием тургорного давления клетки округляются и между ними образуются полости — *межклетники*. Постепенно они увеличиваются в размерах, из трех-, четырехугольных узких щелей превращаются в цилиндрические или многогранные каналы, вытянутые вдоль продольной оси органа.

Частичное разрушение срединной пластинки — не единственный путь образования межклетников. В общем они могут формироваться в процессе гистогенеза как при раздвижении соседних клеток — *схизогенные межклетники*, так и при их разрыве и последующем отмирании — *рексигенные* или при растворении группы клеток — *лизигенные*. Возможно также их смешанное образование. Сливаясь друг с другом и образуя единую систему каналов, сообщающуюся с внешней средой через устьица, межклетники улучшают

газообмен в клетках, могут быть вместилищами разнообразных продуктов выщелачивания (слизей, камедей, смол, млечного сока, эфирных масел и т. д.); в них поступают пары воды при транспирации. Многие растения (водные, заболоченных участков и т. д.) содержат паренхимную ткань с крупными межклетниками, наполненными воздухом (см. Аэренхима).

МЕЖКЛЕТОЧНЫЕ СВЯЗИ

Процесс мацерации убедительно доказывает, что каждая клетка окружена собственной оболочкой и является самостоятельной структурной единицей в многоклеточном теле высшего растения (и самостоятельным одноклеточным организмом на низших ступенях эволюции). Однако обособленность клеток не означает их полную изолированность друг от друга. Клетки сообщаются между собой за счет структур дифференцирующей клеточной оболочки — плазмодесм, пор и перфораций.

Плазмодесмы (греч. *плазма* и *desmos* — лента, связь). Представляют собой цитоплазматические нити, соединяющие протопласты соседних растительных клеток (рис. 66). Впервые описаны в 1877 г. русским ученым И. Н. Горожанкиным, затем Э. Танглем (1879), а свое название получили от Э. Страсбургера (1882).

Диаметр плазмодесм лежит на границе разре-

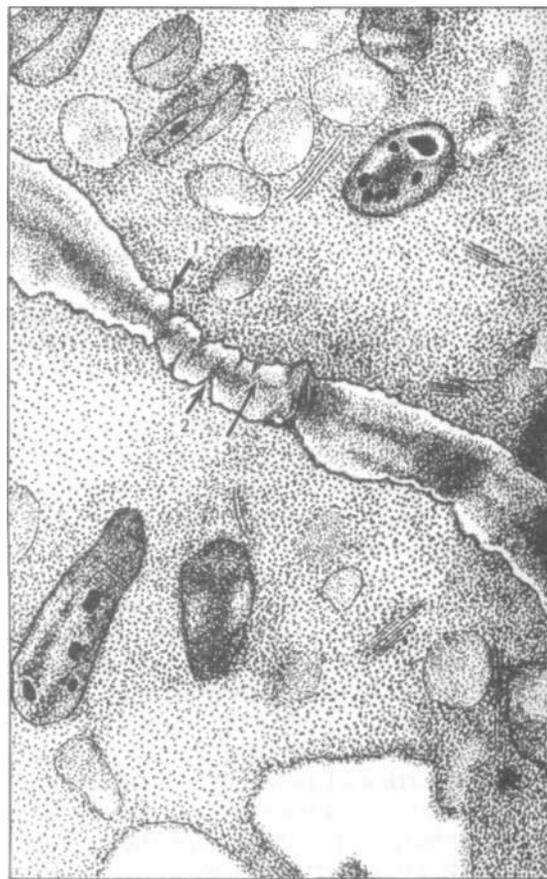


Рис. 66. Плазмодесмы на продольном срезе меристемы корня кукурузы (*Zea mays*):

1 — замыкающая пленка поры; 2 — плазмодесмы; 3 — срединная пластинка

шения светового микроскопа, поэтому наблюдать их без особой предварительной обработки, вызывающей разбухание оболочки, можно очень редко, например в запасающей ткани семян пальмы, хурмы, конского каштана.

Электронно-микроскопические исследования позволили обнаружить плазмодесмы почти у всех растений и во всех тканях. Количество их варьирует в разных клетках и растениях в пределах нескольких сот и даже тысяч (например, в клетках кончика лука — до 10 000—20 000 на одну клетку, в паренхимных клетках омелы — 6000—24 000 и т. д.). Поперечник плазмодесмы составляет 20—70 нм (чаще 30—40 нм).

Образование плазмодесм начинается в период заложения клеточной пластинки: между сливающимися пектиновыми вакуолями фрагмопласта остаются перешейки, где цитоплазма между дочерними клетками не разъединяется. Эти перешейки и представляют собой будущие плазмодесмы (см. рис. 66). В период образования клеточной пластинки, а затем и первичной оболочки будущие плазмодесмы, расположенные группами, приурочены в основном к замыкающим пленкам пор (см. дальше). Располагаются в канальцах, полость которых выстлана наружной мембраной плазмодесм — плазмалеммой, чем достигается непрерывность цитоплазмы всего организма. Через них проходит по меньшей мере один трубчатый тяж эндоплазматического ретикулума — *демотрубочка*, непосредственно переходящая в цистерны ретикулума, расположенные напротив отверстий плазмодесм. Остальная часть канала заполнена матриксом цитоплазмы. При образовании вторичной оболочки плазмодесмы, располагающиеся группами, объединяются в виде *норовых полей*, но только в живых клетках, оболочки мертвых клеток плазмодесм не несут.

Таким образом, плазмодесмы связывают между собой протопласты различных клеток в единое целое — *симпласт*. С помощью плазмодесм различные вещества передаются в виде растворов от клетки к клетке, происходит передача раздражений и гормонов. Вероятно, таким путем в различные ткани проникают вирусы. Транспорт веществ через плазмодесмы получил название симпластического в отличие от апопластического транспорта по оболочкам и межклетникам.

Поры (греч. poros — отверстие). В фазе растяжения на всех стенках первичной оболочки можно видеть участки, пронизанные плазмодесмами, в которых отложение оболочки происходит менее интенсивно. В связи с этим появляются многочисленные углубления различных размеров, которые и называются *первичными поровыми полями* (рис. 67, А). Их бывает очень много, особенно в оболочках эмбриональных клеток, иногда целиком одна из стенок превращается в поровое поле.

При вторичном утолщении оболочки отложение ее слоев, как правило, не происходит в участке первичных поровых полей, а нередко и в других точках. Возникают неутолщенные места (прорывы) вторичной оболочки, которые называются *порами* (рис. 67, Б). Следовательно, поры характерны только для клеток со вторичной обо-

лочкой. Если она слабо развита, поры представлены мелкими углублениями, в типичном случае — имеют вид трубчато радиальных каналов, тянущихся через мощную вторичную оболочку от полости клетки к первичной стенке. Их можно хорошо рассмотреть у каменистых клеток (см. Механические ткани), находящихся во многих плодах (рис. 67, Б).

Поры двух смежных клеток обычно располагаются друг против друга — *пары пор*. Каждая пара, входящая в состав данной пары, имеет *норовую камеру*, обе камеры отделяются друг от друга тонким участком оболочки — *замыкающей пленкой поры*, или *норовой мембраной*, состоящей из двух первичных оболочек и срединной пластинки (рис. 67, Б).

При формировании пор в замыкающей пленке сохраняются плазмодесмы, обеспечивающие связь между цитоплазмой, заполняющей камеры пор двух соседних клеток. По мере утолщения вторичной оболочки камеры превращаются в каналы. Уменьшение внутренней окружности растущей оболочки может вызвать слияние соседних поровых каналов, образуются так называемые *ветвистые поры* (рис. 67, Б). Если клетка теряет живое содержимое в процессе дифференциации, плазмодесмы и цитоплазма в камерах исчезают.

Поры чаще встречаются в стенках оболочек, разделяющих соседние клетки. Реже они встречаются в наружных, граничащих с атмосферой оболочках клеток стебля и листьев (некоторые злаки, лианы).

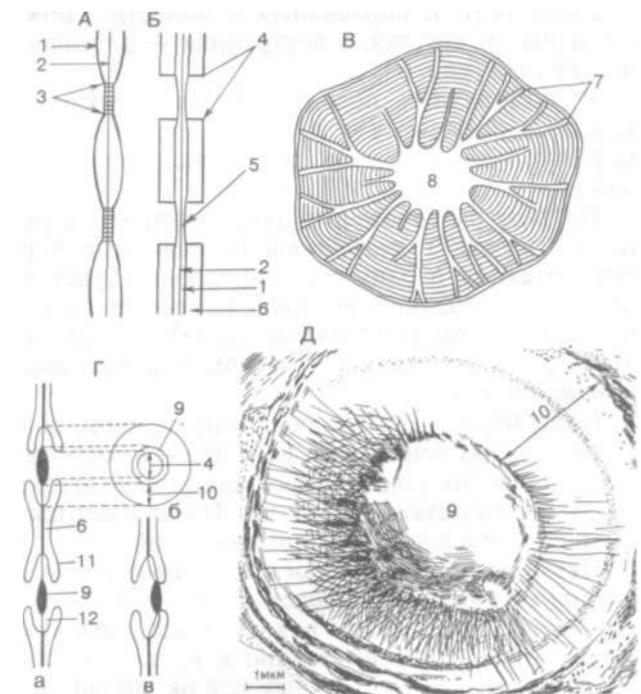


Рис. 67. Поры:

А — первичные поровые поля (схемах); Б — образование пары пор (схемах); В — простые поры в каменистых клетках плодов айвы (*Cydonia oblonga*); Г — две окаймленные пары пор (а — вид сбоку, б — вид окаймленной поры с поверхности; в — закрытая окаймленная пара); Д — окаймленная пара в трахеидах весенней древесины сосны (*Pinus pungens*); Е — первичная оболочка; Ж — срединная пластинка; З — первичное поровое поле с плазмодесмами; И — апертура пор; К — замыкающая пленка поры; Л — вторичная оболочка; М — ветвистые поры; Н — полость клетки; О — торус; П — маргинальная зона; Р — окаймление; С — полость поры

Поры различают по размерам и тонкой структуре. Вторичная оболочка может резко прерываться у краев камеры поры, диаметр которой благодаря этому почти не изменяется по всей толще вторичной оболочки. Поры этого типа называются *простыми*, а комбинация двух простых пор — *простой парой пор* (см. рис. 67, В). Вторичная оболочка может нависать над камерой поры в виде свода, образуя ее *окаймление*. Такие поры получили название *окаймленных* или *окаймленной пары пор* (рис. 67, Г, Д). Поровая камера, ограниченная окаймлением, открывается в полость клетки через отверстие в окаймлении — *апертуру поры*.

В трахеидах голосеменных растений, главным образом у представителей сем. сосновых (Pinaceae), замыкающая пленка, разделяющая окаймленную пару пор, имеет высокоспециализированную структуру (рис. 67, Г). Утолщение в средней части замыкающей пленки образует *торус*, остальная часть — *краевая*, или *маргинальная зона* — состоит из радиально отходящих от торуса пучков микрофибрилл. Замыкающая пленка в маргинальной зоне эластична и при давлении на нее содержимого трахеид смещается к одной или другой стороне окаймления, закрывая с помощью торуса апертуру поры. В таком состоянии пора называется *закрытой*, не функционирующей в проведении веществ (рис. 67, Г, В).

Если вторичная оболочка очень мощная, окаймленная пора утолщается. Довольно маленькая камера такой поры соединяется с полостью клетки узким *каналом поры*, который у многих пор напоминает сжатую воронку. Наружная апертура (отверстие), обращенная к полости клетки, небольшая и круглая, а внутренняя — длинная и щелевидная (рис. 67, Г).

У листопадных пород деревьев замыкающая пленка окаймленных пор лишена торуса и обладает такой же текстурой, как и первичная оболочка.

По типу расположения окаймленных пор различают клетки с *лестничной* (щелевидные поры располагаются в один ряд напоподобие ступенек), *супротивной* (мелкие многочисленные поры расположены в горизонтальных рядах) и *очередной* (поры расположены в шахматном порядке) *поровостью* (см. Сосуды).

Поры играют важную роль в проведении воды и питательных веществ по всем тканям растений, являясь своего рода микрофильтром благодаря тонкости замыкающей пленки. Поры имеются в клеточной оболочке и низших растений.

Перфорации (лат. perforatio — пробуривание, проникновение). Представляют собой *сквозные отверстия* (дырки) в клеточных оболочках. Встречаются преимущественно в клеточных оболочках сосудов и ситовидных трубок растений. В сосудах перфорации возникают на месте окаймленных пор в оболочках между смежными проводящими элементами. Они могут быть *множественными* (например, *лестничными* — в сосудах папоротников), *эфедроидными* (состоят из группы округлых отверстий у гнетовых) и *простыми* (одно общее отверстие на поперечных стенках

членников сосудов у многих цветковых растений). По перфорациям свободно продвигаются питательные растворы. Подробнее образование и структура перфораций рассматриваются в разделе «Проводящие ткани».

* * *

Заканчивая изложение главы «Растительная клетка», следует подчеркнуть, что именно на клеточном и тканевом уровнях организации, изучаемых структурной ботаникой, складываются специфические, далеко еще не понятые свойства живых организмов, познание которых и является важнейшей предпосылкой для управления развитием растений.

В литературе последних лет (1987—1996)* отмечается, что бурного расцвета структурная ботаника сейчас не переживает. И все же определенные достижения и даже открытия в этой области за последние годы были и предвидятся в будущем, и наиболее серьезные — в цитологии (морфологии клетки).

Из открытий в области цитологии следует назвать обоснование представления о полуавтономности не только пластид и митохондрий, но и о симбиотическом происхождении *пероксиом*, подобно митохондриям и пластидам.

Установлено, что *плазмодесмы*, которые, как всегда считалось, представляют мостики цитоплазмы между двумя дочерними клетками, оставшиеся в разделившей их перегородке при *цитокинезе*, могут возникать и между недочерними клетками и даже между клетками разных видов и родов растений — при прививках, у *химмер* (греч. Chimaira — мифическое чудовище с головой льва, туловищем козы и хвостом дракона; организм-мозаик, который сочетает в себе клетки, ткани и органы разных организмов), в зоне контакта клеток паразита и растения-хозяина. Встает вопрос: как может цитоплазма каждой смежной клетки «пробуривать» в толстой прочной оболочке навстречу друг другу тончайшие отверстия с идеальным отверстием в центре, каков механизм образования этих многочисленных структур? Получены данные, что диаметр плазмодесм на входе может обратимо меняться, при этом регулируется скорость тока веществ между клетками.

При исследовании клеточной оболочки важные достижения получены при помощи комплекса современных методов. Сформулировано представление о *геликоидной текстуре* микрофибрилл целлюлозы в оболочке, согласно которому фибриллы откладываются по спирали в виде многочисленных очень узких слоев, причем в соседних слоях происходит изменение спирали на небольшой угол, в результате во всей оболочке слои как бы вращаются. Неясно, как такие многослойные оболочки растут растяжением.

На *плазмалемме* открыты особые мультиферментные целлюлозосинтезирующие комплексы в

* Васильев А. Е. Состояние и перспективы развития структурной ботаники (цитологии, анатомии, эмбриологии, морфологии) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 8. С. 1090-1100.

виде розеток. Предполагают, что они плывут в плоскости мембраны, оставляя после себя готовые микрофибриллы. Так осуществляются синтез целлюлозы, кристаллизация и ориентация фибрилл.

Чрезвычайно актуальным остается изучение клеточной оболочки и прежде всего механизма ее образования. Пока не удастся воспроизвести искусственно формирование микрофибрилл целлюлозы. Познание этого процесса позволит искусственно получать целлюлозу и отказаться от синтетических волокон.

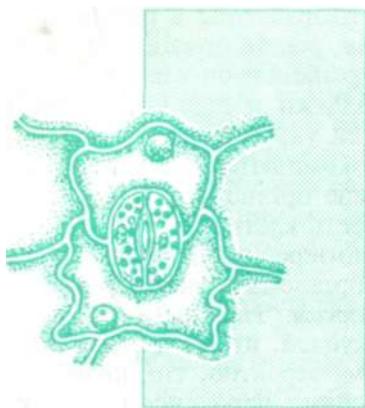
Важнейшим направлением в области морфологии клетки в настоящее время является исследование *цитоскелета* — опорно-двигательного аппарата клетки, изучаемого с помощью комплекса методов. Уже выявлена огромная роль компонентов цитоскелета, *микротрубочек*, *микрофиламентов*, *микротрабекул*, в ряде жизненно важных процессов — движении цитоплазмы и независимом движении отдельных органоидов, определении формы клетки, ориентации целлюлозосинтезирующих комплексов и образуемых

ими микрофибрилл целлюлозы, в движении хромосом в период деления ядра.

Другое важное направление в цитологии растений — объемная реконструкция структурно-функциональных компонентов клетки, в особенности аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума по серии ультратонких и полутонких срезов с помощью компьютера. Это поможет познать взаимодействие органоидов в ряде процессов жизнедеятельности клетки.

Определенный интерес представляют исследования вакуолей и органоидов самопереваривания цитоплазмы — *лизосом*. Неясны пока вопросы происхождения вакуолей, их рост, связи с системой лизосом. Весьма вероятно, что, подобно пластидам, митохондриям, пероксисомам, вакуоли самовоспроизводятся.

В настоящее время в цитологии преобладают молекулярная биология клетки, клеточная физиология и биохимическая цитология. Данные цитологии широко используются в разработке проблем происхождения эукариотной клетки, происхождения растений.



Растительные ткани

ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ О ТКАНЯХ, ПРИНЦИПЫ ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

Важнейшее общебиологическое понятие, сформированное при изучении предыдущих глав, заключается в следующем: клетка — элементарная структурно-функциональная единица живого организма. У одноклеточных растений она выполняет все функции, связанные с жизнедеятельностью организма, и является *многофункциональной*.

В ходе эволюционного развития растительного мира, в процессе возникновения многоклеточных организмов происходила специализация составляющих их клеток, т. е. изменение строения клетки и приспособление к выполнению определенной функции. Разделение функций между клетками связано с выходом растений на сушу и формированием у них органов. Свое наиболее полное выражение этот процесс нашел у высших наземных растений, в теле которых появились группы высокоспециализированных клеток, получившие название *ткани*.

Основоположником учения о тканях считают английского ученого Н. Грю (1641—1712). Сравнивая комплексы клеток в растительных органах с текстильным полотном, Н. Грю использовал термин «ткани», который сохранился до настоящего времени, хотя по сути своей давно устарел. Он впервые разделил ткани растений в зависимости от их микроструктуры на *паренхиму* и *прозенхиму*.

По мере развития учения о тканях этот раздел анатомии растений сформировался в самостоятельную науку — *гистологию* (греч. histos — ткань).

Первые попытки классифицировать ткани встретили определенные затруднения. Во-первых, в гистологии постепенно наметилось несколько направлений и при классификации тканей ученые исходили из различных принципов. Во-

вторых, структурно-функциональные особенности тканей чрезвычайно сложны: 1) большинство тканей многофункциональны; 2) с возрастом функции тканей часто меняются; 3) в состав одной ткани могут входить разнородные по строению элементы; 4) клетки, относящиеся к одной ткани, могут быть рассеяны поодиночке среди клеток других тканей и т. д.

Поэтому единая общепринятая классификация растительных тканей до сих пор не создана, хотя многие ученые пытались их систематизировать. Так, предпринимались попытки раздеть ткани в зависимости от формы клеток (Г. Линк, 1807), от присутствия или отсутствия в клетках протопласта (Ф. ван Тигем, 1891). Такой подход к классификации тканей не отражал ни особенностей их строения, ни функций, ни исторического развития.

В 1868 г. немецкий ботаник Ю. Сакс (1832—1897) составил первую физиологическую классификацию растительных тканей исходя из выполняемых ими функций. С. Швенденер (1829—1919), создавший крупную школу немецких ботаников, развил идею физиологической классификации тканей, которая получила окончательное завершение в трудах одного из основоположников физиологической анатомии растений представителя немецкой ботанической школы Г. Габерландта (1854—1945). Его главный труд «Физиологическая анатомия растений» (1884) выдержал несколько изданий.

Морфологическая классификация тканей, составленная на основе изучения их развития и строения клеток, была предложена А. де Бари (1831—1888) в обширной сводке «Сравнительная анатомия вегетативных органов» (1877).

Изложенные классификации, базирующиеся на каком-либо одном признаке тканей, были в

значительной степени условны и не получили всеобщего признания.

В настоящее время наиболее распространенной является анатомо-физиологическая классификация тканей, построенная на основе изучения их исторического развития, происхождения, а также особенностей строения клеток и выполняемых ими функций. В теле растения можно реально наблюдать группы специализированных клеток (ткани), обладающих специфическими признаками. Их изучение и определение — важнейшие задачи анатомии растений в теоретическом и в практическом плане.

Ткань растений — система клеток, структурно и функционально взаимосвязанных друг с другом и обычно сходных по происхождению.

Современная классификация тканей представлена следующим образом:

1. Образовательные ткани (меристемы).
2. Покровные ткани.
3. Механические ткани.
4. Проводящие ткани.
5. Ассимиляционные ткани.
6. Запасные ткани.
7. Аэренхима.
8. Всасывающие ткани.
9. Ткани, регулирующие прохождение веществ.
10. Выделительные ткани.

Существуют также частные классификации, учитывающие определенный признак. Так, ткани делят на *временные* (меристемы, клетки которых быстро специализируются) и *постоянные* (все остальные типы тканей с постоянной функцией); *истинные*, берущие начало от одной или нескольких общих материнских клеток — *инициален* (лат. *initialis* — начальный), и *ложные* (например, грибница, имеющая сходство с тканью, но каждая клетка которой имеет самостоятельное происхождение); *простые*, состоящие из однородных элементов, и *сложные*, в состав которых входят различные элементы, выполняющие разные функции.

Многие авторы (В. Г. Александров, К. Эсау, В. В. Суворов, В. Х. Гутаюк и др.) рассматривают аэренхиму (ткань вентиляции), ассимиляционную и запасную ткани производными одной образовательной группы клеток (основной меристемы) и относят их к тканям основной слабо специализированной паренхимы. Такая классификация базируется на концепции, согласно которой тело растения состоит из трех систем тканей: под эпидермисом (кожицей) расположен сплошной массив паренхимных клеток, в который погружены проводящие и, по мнению некоторых авторов, механические ткани (К. Эсау, 1980). Как утверждает Н. С. Воронин (1988), такое понимание, во-первых, отражает лишь первичную структуру, а во-вторых, излишне упрощает общую организацию тела растения. Поэтому упомянутые ткани во многих литературных источниках рассматриваются как особые типы, с четко выраженной функцией и специфической структурой (Л. И. Курсанов, 1950; А. Е. Васильев и др., 1989).

В последние годы учение о структуре и функциях тканей претерпело серьезные изменения. Это связано с возросшим объемом информации о сравнительной характеристике тканей на клеточном и особенно на субклеточном уровне. Интенсивно изучаются проблема взаимосвязи структуры и функции на тканевом уровне организации, вопросы развития ткани в онтогенезе, клеточной дифференциации. Современный прогресс гистологии растений связан прежде всего с достижениями смежных дисциплин — цитологии, физиологии и биохимии, а также с широким внедрением в практику анатомических исследований новых методов и прежде всего электронной микроскопии.

В гистологию, как и в цитологию, вошел термин «ультраструктура», определяющий те структурные компоненты специализированных клеток ткани, которые лежат за пределами разрешающей способности светового микроскопа и видны только в электронный микроскоп. При этом, как удалось показать, в основе структурных изменений органоидов клеток, составляющих ту или иную ткань, лежат определенные функциональные различия. Поэтому с переходом на уровень ультраструктуры характеристика клеток, а следовательно, и состоящих из них тканей, неизбежно становится структурно-функциональной. Функциональная анатомия растений, основы которой заложены анатомами прошлого (см. Краткая история развития ботаники), в настоящее время получила новый стимул для своего развития.

При характеристике отдельных типов тканей будут рассмотрены важнейшие аспекты их электронно-микроскопического строения.

Некоторые ткани рассматриваются в последующих главах в комплексе с соответствующим органом. Так, всасывающая ткань (ризодермис), ткани, регулирующие прохождение веществ (эндодерма), изложены в разделе «Корень». При описании каждой ткани дана ее современная классификация.

ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

В отличие от животных высшие растения растут и образуют новые клетки, ткани, органы на протяжении всей жизни, т. е. относятся к организмам с незавершенным (открытым) ростом.

ПОНЯТИЕ, МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ В ТЕЛЕ РАСТЕНИЯ, КЛАССИФИКАЦИЯ

Начальные стадии онтогенеза характеризуются постоянным делением всех клеток зародыша. Постепенная дифференциация и специализация эмбриональных клеток и развитие тела растения связаны с тем, что деление и рост основной массы клеток прекращаются, а формирование новых клеток приурочено к определенным, довольно многочисленным, участкам тела. Таким образом, взрослое, однолетнее и многолетнее, растение

состоит из постоянных тканей, специализированных на выполнении определенной функции, и участков эмбриональной ткани. Клетки этой всегда молодой, так называемой ювенильной, ткани постоянно делятся, давая новые клетки, и представляют собой образовательные ткани, или *меристемы* (греч. meristos — делимый).

Важнейшая особенность меристемы состоит в том, что одни ее клетки (инициальные, или инициали) задерживаются на эмбриональной фазе развития и, делясь неопределенное число раз, обеспечивают непрерывное нарастание массы растения; другие являются производными от инициалей, делятся ограниченное число раз и постепенно дифференцируются в различные постоянные ткани. Таким образом, меристемы продолжают активное клеточное деление неопределенно долго, так как они не только образуют новые клетки, но и постоянно воспроизводят самих себя.

Занимая небольшой объем тела растения (0,1 % общей массы), меристемы в результате всей совокупной деятельности формируют сложное тело растения, часто достигающее огромных размеров. Меристемы не являются автономными, а находятся под влиянием сложных взаимоотношений внутри организма, на которые в свою очередь воздействуют внешние условия.

Классификация образовательных тканей основана на их положении в теле растения и происхождении. По местоположению различают верхушечные, боковые и вставочные меристемы (рис. 68), по происхождению — первичные и вторичные.

Верхушечные (апикальные) меристемы (лат. apex — верхушка) располагаются в верхушке по-

бегов (главных и боковых) и в кончике всех молодых корешков. Такое расположение меристем определяется уже в начальных фазах онтогенеза. Оплодотворенная яйцеклетка при делении образует предзародыш (проэмбрио), состоящий из эмбриональных (меристематических) клеток. При дифференциации тела проэмбрио в кончике первичного корешка и на верхушке первичной почечки локализуются группы меристематических клеток, формирующих апикальные меристемы. Верхушечные меристемы обуславливают рост побегов и корней в длину (высоту), их ветвление. Каждый боковой побег и корень также имеет апикальную меристему.

Апикальная меристема (апекс) включает *инициальные клетки* (ишциали) и их ближайшие производные (см. дальше). По происхождению эти меристемы всегда *первичные*, так как их клетки являются прямыми потомками клеток предзародыша или ранее сформировавшихся апексов (в случае ветвления).

Боковые, или латеральные (лат. lateralis — боковой), *меристемы* располагаются параллельно боковой поверхности того органа, в котором они находятся. В стеблях, корнях (так называемых осевых органах) латеральные меристемы располагаются цилиндрическими слоями, имеющими вид колец на поперечных срезах. Одни из боковых меристем возникают непосредственно под апексами и являются производными апикальных меристем. К таким меристемам относятся *прокамбий, перицикл*, они являются *первичными*. Другие боковые меристемы возникают позже, в процессе дальнейшей дифференциации первичной меристемы (камбий из прокамбия), но в типичном случае из клеток постоянной ткани в процессе их

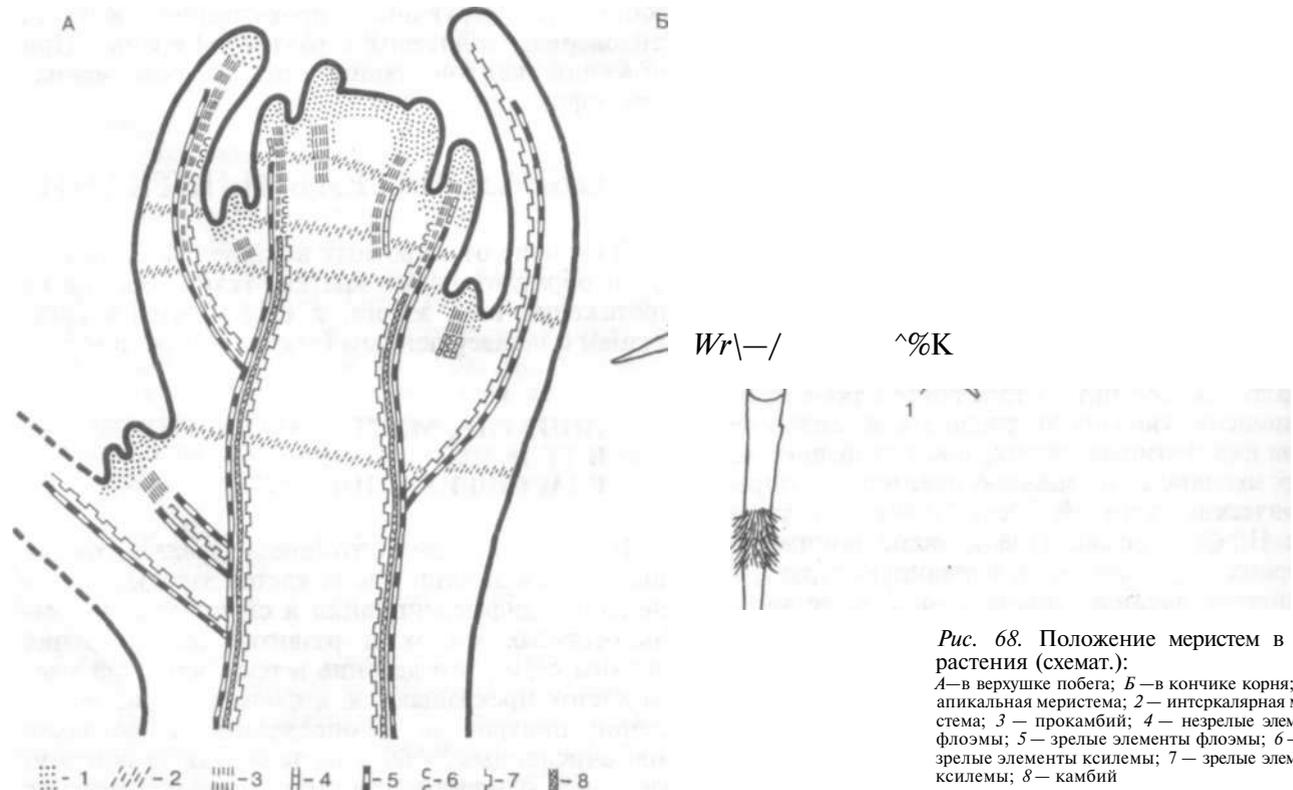


Рис. 68. Положение меристем в теле растения (схемат.):

А — в верхушке побега; Б — в кончике корня; 1 — апикальная меристема; 2 — интсркалярная меристема; 3 — прокамбий; 4 — незрелые элементы флоэмы; 5 — зрелые элементы флоэмы; 6 — незрелые элементы ксилемы; 7 — зрелые элементы ксилемы; 8 — камбий

дедифференциации, т. е. при упрощении структуры и приобретении свойства меристемы (феллоген). Такие меристемы называют *вторичными*.

В современном понимании деление на первичные и вторичные меристемы во многом условно, чаще всего эта классификация употребляется лишь тогда, когда необходимо указать время появления меристем в данном растении или в одном из его органов. Разграничение меристем на первичные и вторичные связано с соответствующим подразделением строения тела растения на *первичное* и *вторичное*. Органы растений, формирующиеся из апикальных меристем, увеличиваясь в размерах в процессе роста в длину и ширину. Этот первоначальный (инициальный) рост последовательно образующихся корней, вегетативных и репродуктивных побегов обычно называют *первичным ростом*. Тело растения, сформировавшееся за счет первичного роста, представляет собой *первичное тело растения* и состоит из *первичных тканей*.

У большинства низкоорганизованных сосудистых и однодольных растений жизненный цикл проходит в первичном теле растения. Голосеменные, большинство двудольных и некоторые однодольные способны к утолщению стебля и корня благодаря *вторичному росту*, который в основном осуществляется за счет вторичных меристем — камбия и феллогена. Ткани, которые производятся этими меристемами, довольно четко отграничены от первичных тканей, характеризуются как *вторичные ткани*, образующие в своей совокупности *вторичное тело* растения.

Вставочные, или *интеркалярные* (лат. *intercalarius* — вставной, добавочный), *меристемы* расположены большей частью у оснований междоузлий между зонами дифференцированных тканей (см. рис. 68). В нижней части эмбрионального побега, где интенсивно протекают процессы дифференциации тканей, выделяются поперечные пояски недифференцированной меристемы, которая и получила название вставочной. Она относится к верхушечным меристемам (следовательно, по происхождению первичная), клетки которых надолго задерживаются в эмбриональном состоянии среди специализированных тканей. Переход ее в деятельное состояние может быть сильно отдален по времени от периода эмбрионального роста побега. В связи с этим интеркалярные меристемы часто называют *остаточными*.

Деятельность вставочных меристем обуславливает рост органа в длину после прекращения верхушечного роста (интеркалярный рост). Такой рост часто связан с фазой выноса соцветия или цветоноса на уже сложившемся растении. Например, при переходе пшеницы из фазы кушения в фазу выхода в трубку путем интеркалярного роста междоузлий происходит очень быстрое растяжение цветоносного побега, который выносит сформированное соцветие (см. рис. 68). Благодаря наличию вставочных меристем стебли злаков могут выпрямляться после полегания. Участки интеркалярной меристемы находятся также в черешках, пластинках листьев, их деятельность на-

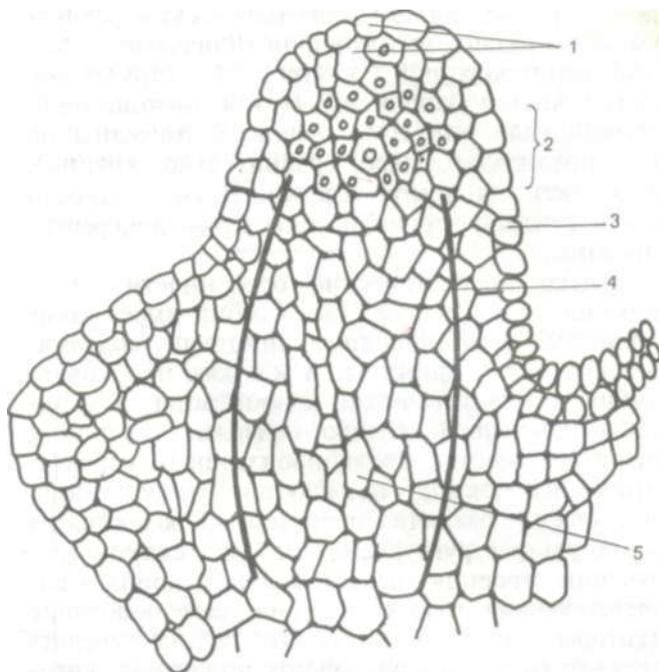


Рис. 69. Апекс побега (схемат.): 1 — инициали; 2 — протомеристема; 3—5 — детерминированная меристема (3 — протодерма; 4 — прокамбий; 5 — основная меристема)

ряду с делением и растяжением других клеток обеспечивает увеличение размеров листьев после выхода их из почки.

От апикальных и латеральных меристем вставочные отличаются тем, что содержат некоторые дифференцированные элементы (например, проводящие), а также тем, что в них отсутствуют инициали. Поэтому деятельность вставочных меристем ограничена, и в конце концов они дедифференцируются в постоянные ткани.

Раневые (травматические) меристемы могут возникнуть в любой части растения в результате повреждений. Клетки, окружающие поврежденный участок, в результате дедифференциации приобретают способность к делению и образуют особую раневую ткань — *каллюс* (лат. *callus* — толстая кожа, мозоль). Клетки каллюса постепенно дифференцируются в клетки постоянной ткани (раневую пробку).

ЦИТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕРИСТЕМ, ОСНОВНЫЕ МОМЕНТЫ ЕЕ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

Наиболее характерные признаки меристематических клеток присущи апикальной меристеме. Размеры и форма клеток чрезвычайно изменчивы, но преобладают мелкие, почти изодиаметрической конфигурации с тонкими первичными оболочками. В некоторых зонах апикальных меристем первичные оболочки значительно утолщены и несут первичные поровые поля. Межклетники в меристемах обычно отсутствуют. Ткань отличается высокой метаболической активностью. В период активных клеточных делений в меристематических клетках отсутствуют эргастические вещества, пластиды находятся на

стадии пропластид. Эндоплазматический ретикулум менее развит, митохондрии отличаются слабо дифференцированной внутренней структурой. Клетки апекса заполнены густой цитоплазмой, вакуоли, если они есть, мелкие и рассеяны по всей цитоплазме, ядро сравнительно крупное, расположено в центре клетки. В совокупности можно считать, что меристемы слабо дифференцированы.

Однако цитологические особенности меристем сильно варьируют. Так, камбий имеет узкие и длинные веретеновидные инициалы, содержащие крахмал и таннины, в клетках пробкового камбия могут встречаться хлоропласты, а меристемы зародышей обычно содержат различные запасные вещества, среди производных меристематических клеток появляются межклетники. Еще большие различия меристем наблюдаются на уровне ультраструктуры, о чем будет сказано при изучении строения апексов стебля и корня в соответствующих главах. Все это дает основание некоторым авторам считать, что нельзя выделять какую-то определенную группу признаков, которые являются типичными для клеток меристемы. Так, К. Эсау (1969, 1980) придерживается того взгляда, что с цитологической стороны меристемы ничем существенным не отличаются от зрелых тканей. Поэтому меристему, обладающую типичными для апексов признаками, К. Эсау предлагает назвать *истинной меристемой* (*эумеристемой*).

При митотическом делении клеток меристемы генетический материал распределяется между ядрами дочерних клеток абсолютно идентично, и таким образом все клетки меристемы (как и всего растения) оказываются равнозначными. Теоретически каждая из них способна сформировать целый организм. Эта особенность живых растительных клеток носит название *омнипотентность* (лат. omnia — всё и potentia — сила) или *тотипотентность* (лат. totus — весь, целый). Она хорошо известна и практически широко используется у растений при вегетативном размножении (например, при размножении бегонии листьями, смородины черенками, прививка глазком и т. д.).

Согласно современным данным, генетическая идентичность клеток объясняется тем, что все они в конечном счете происходят из одной и той же клетки — зиготы. Каким же образом потомки омнипотентных клеток становятся по мере развития растения различными по структуре и функции?

Постепенное превращение структурно простой меристемы в сложные и разнообразные ткани или их комплексы, входящие в состав тела взрослого растения, происходит в процессе дифференциации. При этом затрагивается как химический состав клеток, так и их морфологические особенности. В настоящее время дифференциация изучается на уровнях одной клетки, ткани, системы тканей, органа или целого растения и является важнейшей проблемой современного учения об индивидуальном развитии организма.

При дифференциации (термином «дифференциация» обозначают разделение системы, перво-

начально единой или состоящей из одинаковых элементов, на более или менее обособленные разнокачественные части; Л. Белоусов, И. БСЭ, 1986) меристематических клеток часть из них реализуется, остальные блокируются (давляются) и реализуются лишь у зрелых и часто в экстремальных условиях (повреждения растений, влияние высоких и низких температур, химических реагентов и т. д.). Глубокие изменения в процессе дифференциации связаны с высокой степенью специализацией клетки в отношении основной ее функции (например, водопроводящие элементы ксилемы, сидовидные метаболиты флоэмы). Менее глубокие изменения проявляются в процессе дифференциации фотосинтезирующей паренхимной клетки, например в листьях.

Если дифференцированная клетка сохраняет живое содержимое, то часто ей присуща меристематическая активность, либо способность к образованию придаточных побегов или корней), в экстремальных факторах. При этом зрелые клетки, как правило, подвергаются дедифференциации, структура их упрощается, начинается лизис цитоплазмы, рассасывается центральная вакуоль, появляется способность к делению и реализации всех или части заблокированных потенциалов.

Рост и дифференциация, совершающиеся в ходе индивидуального развития растения, характеризуются таким образом, что окончателю сформированное растение приобретает определенную форму, т. е. в развивающемся растении осуществляются процессы *морфогенеза* (III morptie — вид, форма и genesis — происхождение) — становление формы, образования морфологических структур и целостности организма в процессе развития.

Наиболее успешно изучаются причинные механизмы и контролирующие механизмы клеточной дифференциации и морфогенеза в опытных клетках, тканях или органах, отделенных от материнского организма и культивируемых *in vitro* (метод культуры клеток и тканей). Создавая специфические условия на специальных питательных средах, можно из определенной ткани или даже одиночной клетки вырастить целое растение. Практически можно получить растения, свободные от вирусной инфекции, и создавать уникальные искусственно полученные генетические фонды для будущей селекционной работы и т. д.

Таким путем было доказано, что не только эмбриональные, но и многие специализированные зрелые клетки растений генетически способны к дифференциации и обратимости. Процесс и результат дифференциации и морфогенеза определяются совместным действием факторов специфичных для конкретного организма (1 тип во взаимодействии с условиями развития физиологическое состояние в данный момент генеза) и общих для всех растительных организмов (полярность, симметрия, морфогенез и ее корреляция). Вследствие полярности и

верхняя меристема корня производит только корень, верхушка побега — побеги и соцветия. Симметрия как определяющий фактор морфогенеза может быть *радиальной* (в корнях, стеблях, репках), *билатеральной* (в листьях) и т. д. Обусловленные генетически и физиологически корреляции создают характерный для вида общий габитус растения.

На примере верхушечной меристемы побега и ее производных можно рассмотреть важнейшие закономерности начальных этапов дифференциации, обуславливающих будущие этапы морфогенеза (см. рис. 68). Здесь прежде всего надо отметить местоположение в точке роста, характер деления и растяжения клетки. Верхняя часть апикальной меристемы представлена инициалами — единственной клеткой у хвощей и многих папоротников и многоклеточной структурой у семенных растений (рис. 69, Г). Деление и рост инициальных клеток происходят в соответствии с общими закономерностями роста верхушки и ее внешней формой. Благодаря этим корреляциям осуществляется разделение меристем на обособленные зоны. Ближайшие производные инициальных клеток часто выделяют в *зону протомеристемы* (рис. 69, 2). Вслед за ней лежат ткани, уже истинно дифференцированные, но все еще находящиеся в меристематическом состоянии, которые относятся к частично детерминированной (*non determinate* — определенный) первичной меристеме (рис. 69, 3—5). В зависимости от производимых ею систем тканей детерминированная меристема включает следующие клеточные комплексы: *протодерму*, которая дифференцируется в первую покровную ткань — эпидермис (рис. 69, И, J); *прокамбий*, который дает начало первичным проводящим тканям (рис. 69, 4), и *основную меристему*, образующую систему основных тканей (рис. 69, 5). Таким образом, протодерма, прокамбий и основная меристема — меристематические ткани, будущий ход развития которых частично детерминирован уже самим размещением их в апексе побега.

Расположение клеток в меристемах разнообразно, что обусловлено различиями в характере деления клеток и их роста (растяжения). Если межклеточная перегородка расположена под прямым углом к поверхности органа, такое деление называется *антиклинальным* (рис. 70, 1а). В результате образуется *пластинчатая меристема* (рис. 70, 1б). Число слоев, первоначально образовавшихся в молодом органе в процессе антиклинальных делений, больше не увеличивается, рост идет в поверхность, что и обуславливает формирование структуры, форма которой подобна пластинке. Так формируются, например, плоские листовые пластинки покрытосеменных.

Деления, при которых образующиеся между клетками перегородки ориентированы параллельно ближайшей поверхности органа — *периклинальные* (рис. 70, 2а), особенно характерны для латеральных меристем. В результате возникают расположенные по радиусам осевых органов продольные клеточные ряды («колонки»), формируются *колончатая меристема* (рис. 70, 2б), происхо-

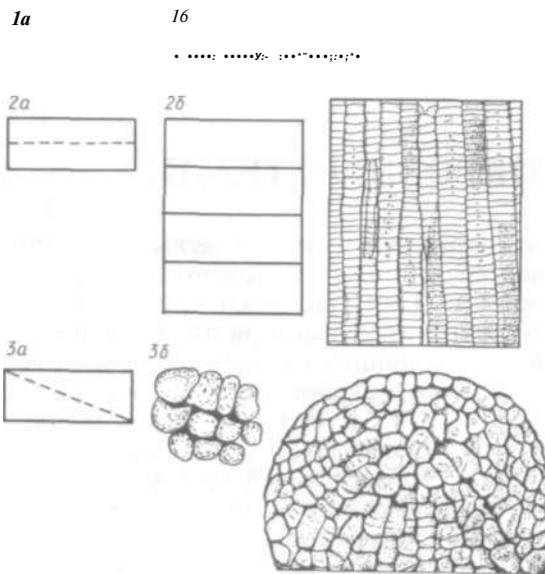


Рис. 70. Типы деления клеток меристемы и образующихся меристематических тканей (схемат.):

1а — антиклинальное деление; 1б — пластинчатая меристема; 2а — периклинальное деление; 2б — колончатая меристема; 3а — тангентальное деление; 3б — меристема массы

дит утолщение органа. Эта особенность характерна для цилиндрических частей растения и хорошо видна при развитии сердцевины и коры стебля, а также коры корня.

Деление с заложением перегородки касательно окружности (тангентально) определяют как *тангентальное* (рис. 70, 3а). Клеточные деления при этом происходят во всех плоскостях и в результате образуется *меристема массы* (рис. 70, 3б), внешне напоминающая изодиаметрическое или сфероидальное тело. Типичным примером являются образование спор, эндосперма и т. д.

Дифференциация меристемы сопровождается разнообразными перестройками в расположении клеток вследствие их роста. В соответствии с ростом клеточных оболочек различают два типа роста клеток в процессе дифференциации тканей. Первый — *симпластический*, при котором рост оболочек смежных клеток происходит согласованно, не нарушается их взаимосвязь через плазмодесмы пор, не наблюдается изгибания или отхождения оболочек друг от друга. Обычен в органах, которые удлиняются в период первичного роста. Возможны при этом различные варианты роста клеток, но принцип их согласованности наблюдается постоянно, т. е. *симпласт* (греч. *syn* — вместе и *plastos* — образованный) соседних клеток не нарушается. Второй тип роста — *интрузивный*, или *интерпозиционный*, характеризуется внедрением одних клеток в пространство, образовавшееся между другими клетками. Так растут камбиальные инициалы, склеренхимные волокна, трахеиды и т. д.

В заключение следует отметить, что вопросы дифференциации и морфогенеза являются объектом интенсивного изучения, так как установление внутренних и внешних факторов превращения omnipotentных клеток меристемы в специализированную ткань имеет огромное практическое значение в медицине при решении онколо-

гических проблем, в сельском хозяйстве при изучении вопросов продуктивности и во многих других отраслях науки и народного хозяйства.

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

Покровные ткани расположены на границе с внешней средой, т. е. на поверхности всех органов растения. Они защищают внутренние структуры растений от неблагоприятных внешних воздействий — излишнего испарения и иссушения, проникновения микроорганизмов, резкой смены температуры и т. д. В то же время покровные ткани осуществляют связь растения с окружающей средой. Эти на первый взгляд прямо противоположные функции обуславливаются в каждом конкретном случае специфической структурой клеток. Покровные ткани принимают также участие в метаболических процессах.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА, КЛАССИФИКАЦИЯ

В связи с выполняемыми функциями строение покровных тканей имеет следующие характерные особенности: а) клетки их соединены плотно, без межклетников; б) клеточные оболочки (чаще всего наружные) обычно утолщаются и претерпевают различные видоизменения, инкрустируясь суберином, лигнином, кутином, минеральными солями, что повышает их защитные свойства; в) для сообщения с внешней средой образуются специальные структурно оформленные отверстия в виде устьиц или чечевичек; г) покровные ткани относятся к *многофункциональным*: одна и та же ткань может выполнять функции газообмена, всасывания, защиты от перегрева, выделения и т. д. Поэтому классификация их ведется по *преобладающей* функции; д) в процессе онтогенеза покровные ткани *закономерно сменяют одна другую* или одна и та же ткань *меняет свою функцию с возрастом*.

В зависимости от происхождения из различных меристем (генезиса) и строения выделяют три характерных, структурно отличающихся типа покровных тканей — *эпидермис*, *перидерму* и *корку*. Эпидермис — первичная покровная ткань, развивается на листьях и молодых стеблях; перидерма и корка — вторичные покровные ткани — последовательно образуются на стеблях и корнях с возрастом.

В некоторых случаях выделяют группу так называемых *пограничных тканей*, куда относят собственно покровные, или наружные, ткани (эпидермис, перидерма, корка) с преобладающей функцией газообмена и транспирации; наружные ткани с преобладающей функцией всасывания (ризодермис, покрывающий молодые корешки, *веламен*); внутренние ткани с преобладающей функцией регуляции прохождения веществ (эндодерма, экзодерма в молодых корешках, обкладочные клетки в проводящих пучках листьев)

(А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский, Т. И. Серебрякова, 1978).

Вся группа пограничных тканей в данном случае рассматривается как физиологический барьер, регулирующий скорость и избирательность проникновения веществ через них. Поскольку такая классификация научно обоснована, но несколько условна и громоздка, авторы впоследствии отказались от нее.

В настоящем учебнике ризодермис, веламен, эндодерма, экзодерма рассматриваются при изучении соответствующих органов.

ЭПИДЕРМИС

Эпидермис (эпидерма, кожа; греч. *epi* — над, сверху и *derma* — кожа) — самый наружный слой клеток растений, образующийся из протодермы конуса нарастания и имеющий первичное строение. В редких случаях эпидермис может иметь вторичное строение.

Так как тело растения — открытая живая система, непрерывно взаимодействующая с окружающим миром, в процессе эволюции возникла особая ткань, лежащая на границе окружающей среды и внутренней структуры растения и регулирующая их взаимосвязь. Без эпидермиса существование высших наземных растений было бы невозможно. Первые структурно довольно примитивные сухопутные растения — *ринии* — обладали вполне типичным эпидермисом.

Особая функция эпидермальной ткани, расположенной на границе двух сред, осуществляется благодаря специфической структурной организации. Плотные расположенные клетки эпидермиса образуют покров, защищающий растение от механических повреждений, иссушения, проникновения микробов, грибов-паразитов и т. д. Другие структурные особенности кожицы — кутикула, воск, волоски — усиливают защитные функции. В то же время живые, функционирующие клетки эпидермиса, изолируя внутренние ткани, обладают повышенной проницаемостью для целого ряда веществ, в том числе для углекислого газа, кислорода, паров воды, интенсивный обмен которых происходит в процессе фотосинтеза, дыхания и транспирации (лат. *trans* — через и *spiro* — дышу, выдыхаю; физиологическое испарение воды растением). Это противоречие разрешается с помощью высокоспециализированных устьичных клеток, между которыми находится отверстие — устьичная щель. Щели периодически открываются и закрываются, регулируя газообмен и обмен паров воды.

Защита растения от неблагоприятных внешних факторов и регуляция газо- и парообмена — важнейшие функции эпидермиса. Кроме того, ткань кожицы может выделять наружу различные вещества (соли, воду, эфирные масла), принимать участие в фотосинтезе, поглощении воды и питательных веществ, синтезе различных соединений, в движении листьев, воспринимать раздражение и т. д.

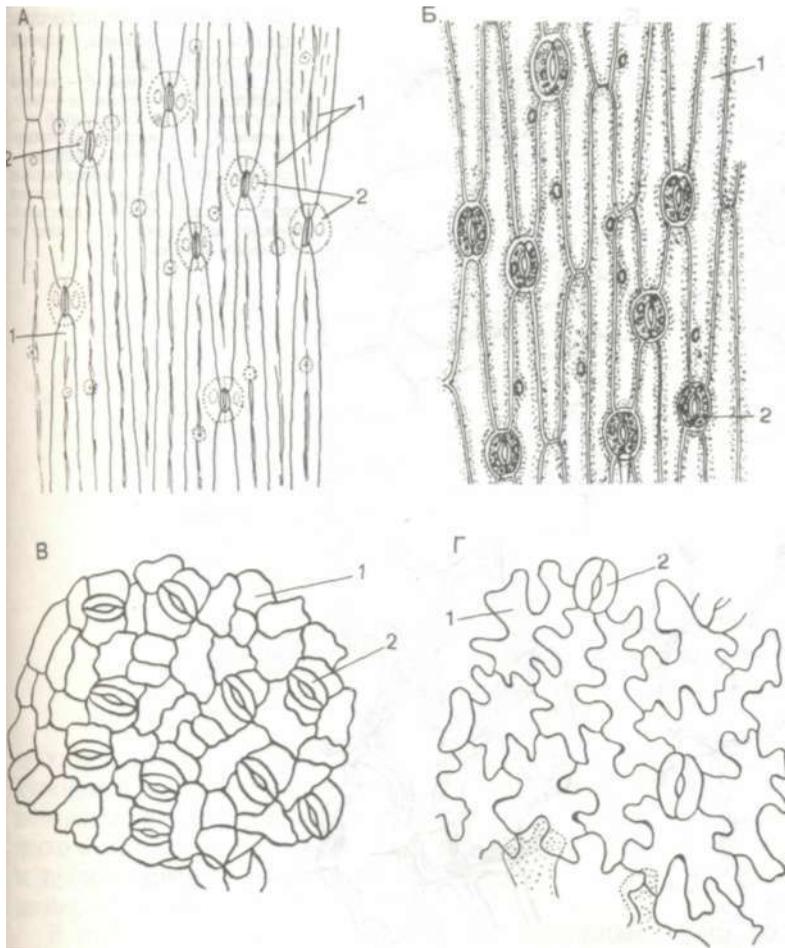


Рис. 71. Эпидермис (вид сверху): Л—лука репчатого (*Allium cepa*); Е—ириса (*Iris* sp.); В—нижний эпидермис брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea*); Г— нижний эпидермис калужницы болотной (*Caltha palustris*); 1—эпидермальные клетки; 2—устьица

Полифункциональность эпидермиса обусловливает его строение. Это сложная ткань, так как состоит из морфологически разнородных элементов. В эпидермисе выделяют: 1) основные эпидермальные клетки; 2) устьичный комплекс; 3) выросты эпидермиса в виде различного типа волосков.

Кроме того, в состав эпидермиса некоторых растений входят моторные клетки, парные клетки и кремневые бугорки.

Основные эпидермальные клетки. Являются относительно неспециализированными и слагают массу кожицы. Чаще всего они имеют таблитчатую форму и всегда живое содержимое.

Снаружи очертания эпидермальных клеток в разных органах и у разных растений чрезвычайно разнообразны. Размеры и очертания клеток кожицы формируются в большой зависимости от соотношения скорости роста органа в целом и его поверхности. Поэтому в удлиненных частях растения (стебли, черешки, жилки листа, листья большинства однодольных) эпидермальные клетки вытянуты в направлении длинной оси органа (рис. 71, А, Б). В листьях, длина которых равна или ненамного превышает ширину, а также в лепестках, завязях, семяпочках эпидермальные клетки часто имеют волнистые боковые стенки {*антиклинальные*, т. е. направленные перпендикулярно поверхности органа), что повышает прочность эпидермиса (рис. 71, В, Г).

Степень волнистости стенок часто зависит от условий произрастания растений. У растений,

выросших при интенсивном освещении, волнистость выражена слабее по сравнению с затененными. Все гипотезы, объясняющие причины волнистости, пока мало обоснованы. В литературе имеются попытки классифицировать эпидермис по степени извилистости клеток — прямолинейный, криволинейный и разнолинейный (по Н. А. Анели, 1970).

Органы одного и того же растения покрыты эпидермальными клетками разных формы и размеров (рис. 72). Наиболее мелкие клетки характерны для растений *аридных* (лат. *aridus* — сухой) районов (степи, пустыни). Основные клетки эпидермиса прочно соединены друг с другом и, как правило, не имеют межклетников.

Рядом специфических особенностей обладают оболочки эпидермальных клеток. Наиболее сложную организацию имеют внешние стенки. У водных растений и растений оптимальных условий местообитаний (мезофиты) эпидермис в целом тонкостенный, наиболее утолщенными являются наружные стенки оболочки. Эпидермис с чрезвычайно утолщенными оболочками свойствен листьям хвойных.

Важнейшая функция эпидермиса — ограничение транспирации — в большей степени обуславливается наличием жирового вещества *кутина*. Это вещество инкрустирует наружную стенку или образует самостоятельный слой — *кутикулу* — на поверхности эпидермиса. В процессе *кутинизации* происходит пропитывание целлюлозной оболочки кутаном. Комплекс кутикулы и кутинизиро-

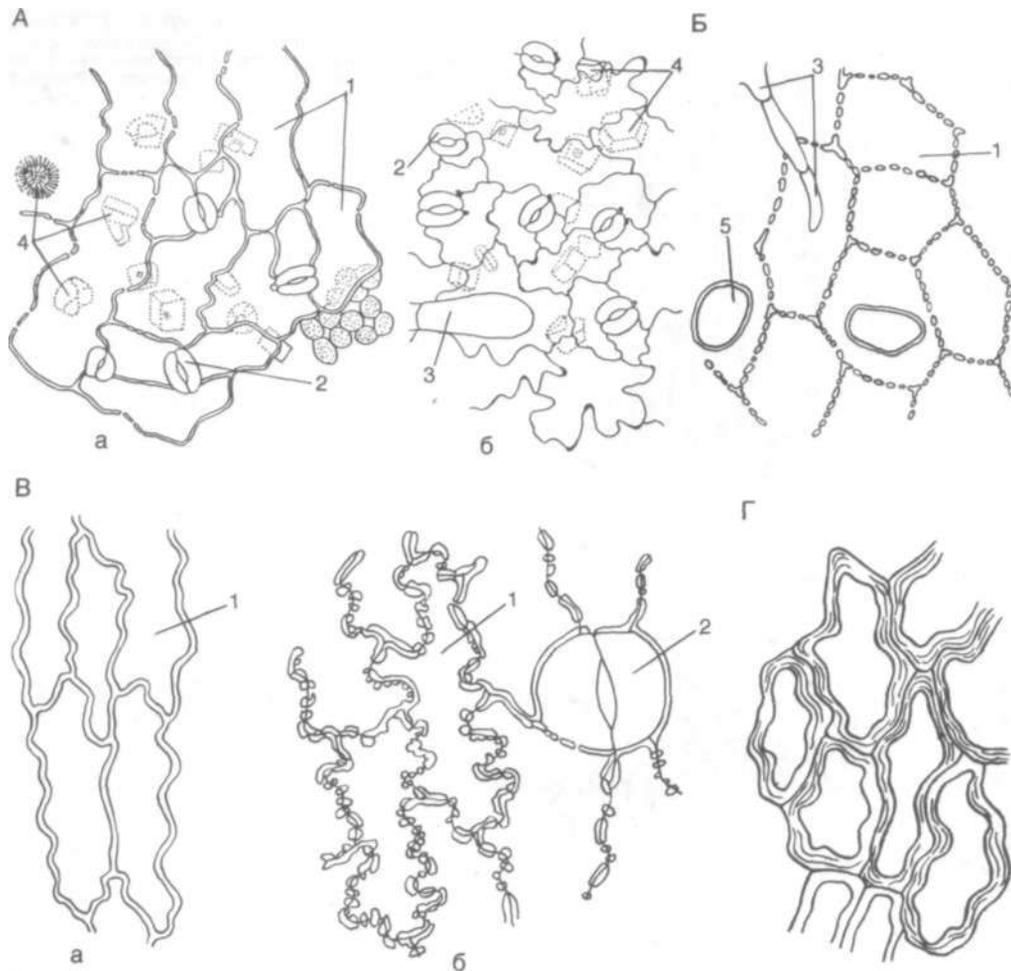


Рис. 72. Эпидермис различных органов у белены черной (*Hyoosuaxtgus piger*): А — лист а — верхний, б — нижний эпидермис; Б — стебель; В — боковая стенка плода (коробочка): а — наружный, б — внутренний эпидермис; Г — зрелое семя (эпидермис с поверхности); 1 — эпидерм альше клетки; 2 — устьица; 3 — волоски (или часть волоска); 4 — кристаллические включения; 5 — след от опавшего волоска

ванной оболочки имеет сложную организацию. В его состав входят целлюлоза, пектиновые соединения, кутан, воск и некоторые другие инкрустирующие вещества. На рис. 73 показано распределение этих компонентов в наружной стенке верхнего эпидермиса листа груши. Начиная с нижней части схемы, слои располагаются в следующем порядке: целлюлозная оболочка; слой пектина, частично пронизывающий нижележащий слой целлюлозы и вышерасположенную кутикулу; кутикула с поверхностным слоем воска; чешуйки эпикутикулярного воска.

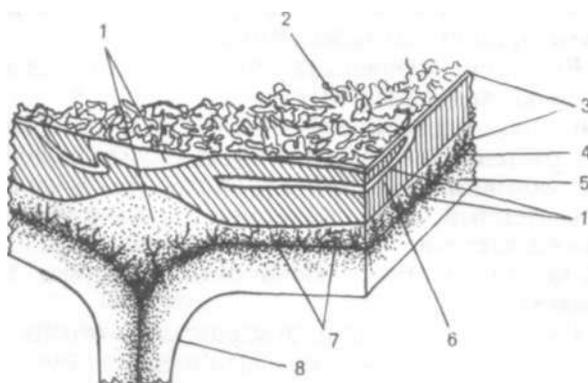


Рис. 73. Схема организации наружной оболочки клеток верхнего эпидермиса листа груши — *Pyrus communis* (по R. F. N oggis, M. J. Bukovas, 1968): 1 — кутинный матрикс; 2 — эпикутикулярный воск; 3 — кутикула; 4 — пектиновые вещества; 5 — целлюлозная оболочка; 6 — двойкопреломляющий слой воска, погруженный в кутин; 7 — пектиновые каналцы; 8 — антиклиальная стенка

Кутин и воск (или их предшественники) синтезируются в живых протопластах и, согласно современной точке зрения, транспортируются по системе тонких и разветвленных канальцев (дендриты), пронизывающих кутикулу и связанных с пектиновой прослойкой.

Кутикула сплошной пленкой покрывает всю надземную часть растения, иногда встречается на всасывающей части корня, на корневых волосках, реже в клетках меристемы. У разных растений ее толщина различна, на развитие оказывают влияние условия среды. У тропических растений, например, слой кутикулы и воска достигает 0,2-0,5 см. Эпидермис листьев и стеблей водных растений почти не имеет кутикулы и тем более воскового налета. Поверхность кутикулы может быть гладкой или на ней образуются разнообразные выступы, гребни, трещины, складки. Воск чаще всего образует тонкий мелкозернистый налет либо чешуйки, палочки и другие структуры различных очертаний (рис. 74).

Важной особенностью кутикулы является то, что во влажном состоянии она более проницаема для газов и жидкостей, а при подсушивании проницаемость резко снижается. Таким образом, комплекс кутикулы и кутинизированной оболочки представляет покров, защищающий растение от иссушения. Кроме того, он предохраняет от заражения всевозможными грибами-паразитами, бактериями, вирусами, которые в изобилии находятся на поверхности растения. Обладая водоог-

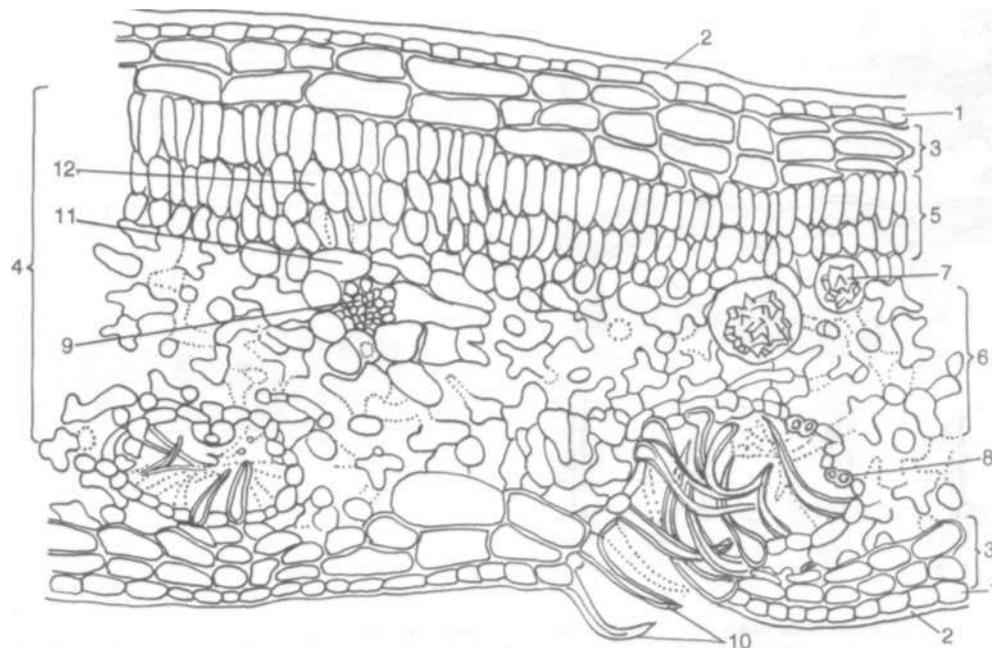


Рис. 75. Гиподерма в листе олеандра (*Nerium oleander*): 1 — эпидермис; 2 — кутикула; 3 — гиподерма; 4 — мезофилл; 5 — палисадная паренхима; 6 — губчатая паренхима; 7 — идиобласт с друзой; 8 — устьице в крипте; 9 — проводящий пучок; 10 — волоски; 11 — пучковое влагалище; 12 — продолжение пучкового влагалища

свойства эпидермиса. В ней могут накапливаться пигменты, танины, алкалоиды и т. д.

Устьица. Одна из основных функций эпидермиса, регуляция газообмена растений, осуществляется с помощью системы высокоспециализированных клеток — *устьиц*, резко отличающихся по структуре от основных эпидермальных клеток. Устьица представляют собой отверстия (устьичные щели, или апертуры), ограниченные двумя специализированными клетками эпидермиса, которые называют *закрывающими*. Термин «устьице» обозначает весь комплекс — отверстие и закрывающие клетки. Обычно устьица окружены клетками, не отличающимися от других эпидермальных клеток. У многих растений, наоборот, к устьицам примыкают отличающиеся по форме и иногда по содержанию клетки эпидермиса. Эти особые клетки носят название *сопровождающих* или *побочных*. Они участвуют в изменении осмотического давления, регулирующего изменение формы и движение закрывающих клеток, которые открывают или закрывают устьичную щель.

Форма и число клеток устьичного комплекса могут быть различными, на основании этого различают *типы устьиц*.

У *двудольных растений* чаще всего используется классификация устьиц, предложенная в 1950 г. К. Меткафом и Л. Чокком в «Анатомии двудольных». Они выделяют четыре основных типа устьиц (рис. 76, А).

1. *Аномоцитный тип* — устьица окружены неопределенным числом клеток, не отличающихся по форме и размерам от остальных эпидермальных клеток (76, А, а).

2. *Анизоцитный тип* — имеются три околоустьичные клетки, при этом одна из них гораздо меньше двух других (76, А, б).

3. *Парацитный тип* — сопровождающие клет-

ки располагаются вдоль закрывающих клеток (76, А, в).

4. *Диацитный тип* — закрывающие клетки окружены двумя побочными, смежные стенки которых располагаются под прямым углом к длинной оси устьица (76, А, г).

У *однодольных* различают следующие типы устьиц, выделенные Г. Стеббинсом и Г. Кушем (1961) (рис. 76, Б).

1. Закрывающие клетки окружены четырьмя или шестью сопровождающими, которые образуют кольцо (76, Б, а).

2. Закрывающие клетки окружены четырьмя или шестью побочными, две из которых значительно меньше других и располагаются у концов закрывающих клеток. Остальные располагаются параллельно длинной оси устьичной щели вдоль закрывающих клеток (76, Б, б).

3. Закрывающие клетки сопровождаются двумя побочными, длинные оси которых направлены параллельно длинной оси устьичной щели (76, Б, в).

4. Околоустьичные клетки отсутствуют (76, Б, г).

Существуют и другие классификации устьиц. Так, согласно новой морфологической классификации Дж. Пэтела (1979), выделяется 44 типа устьиц, отличающихся числом, размерами, положением и формой побочных клеток.

У *двудольных* наиболее распространен *парацитный тип* устьиц (рис. 77). Закрывающие клетки имеют почковидную (бобовидную) форму — такими они видны с поверхности листа (рис. 77, А). Наружные стенки закрывающих клеток обычно имеют выросты, что хорошо видно на поперечном срезе устьица (рис. 77, Б). Пространство, ограниченное этими выростами, называют *передним двориком*. Нередко аналогичные выросты наблю-

Рис. 76. Типы устьиц:

А-двудольные растения (по К. Эсау, 1969): а — Vitis; б — Sedum; в — Vigna; г — Dianthus; д — однодольные растения: а — Strelitzia nicolai; б — Scheuchzeria palustris; в — Secale cereale; г — Allium cepa; 1 — устьичная щель; 2 — замыкающие клетки; 3 — сопровождающие клетки; 4 — основные клетки эпидермиса

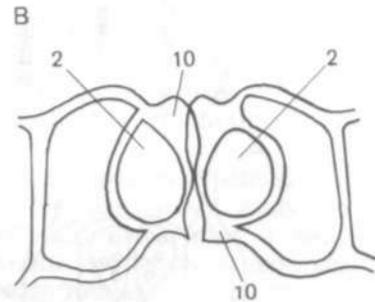
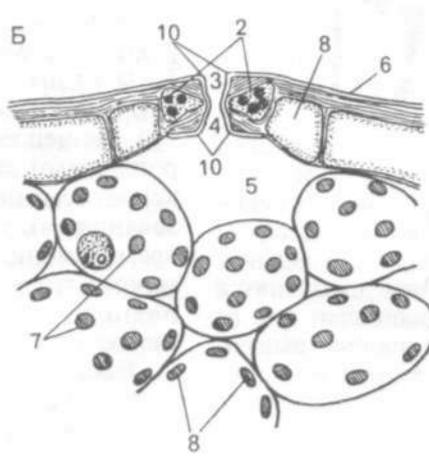
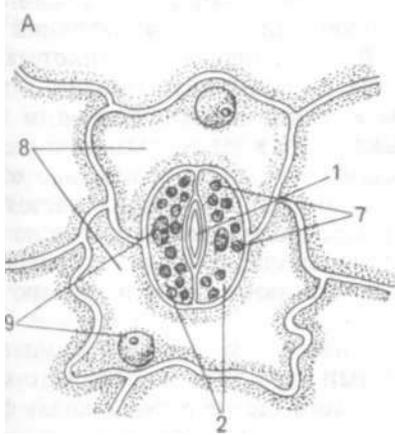
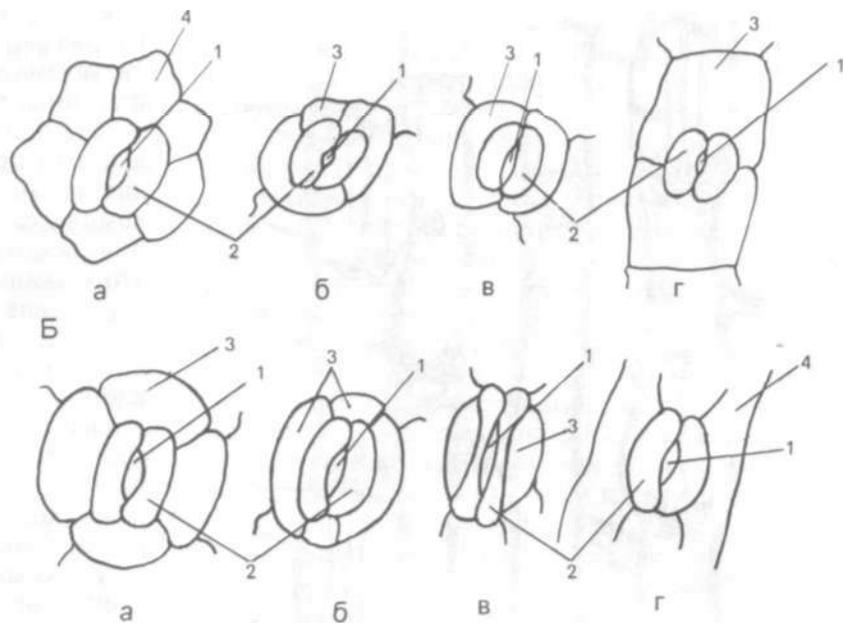


Рис. 77. Устьица эпидермиса листа тимьяна (*Thymus serpyllum*):

А — вид с поверхности листа; Б — на поперечном срезе; В — способ открывания (схема); 1 — устьичная щель; 2 — замыкающие клетки устьица; 3 — передний дворик; 4 — задний дворик; 5 — воздухоносная полость; 6 — кутикула; 7 — хлоропласта; 8 — сопровождающие клетки; 9 — ядро с ядрышком; 10 — верхние и нижние выросты замыкающих клеток

даются и у внутренних оболочек замыкающих клеток. Они образуют *задний дворик*, соединенный с крупным межклетником — *подустьичной полостью*.

Движение устьиц обуславливается изменением тургорного давления в замыкающих клетках (см. дальше), однако способы их открывания и закрывания зависят от строения. У большинства растений оболочка замыкающих клеток неравномерно утолщена. Рассматриваемый устьичный комплекс по способу открывания относится к типу амариллисовых. Спинные стенки замыкающих клеток очень тонкие, брюшные имеют утолщения, образованные в основном верхними и нижними выростами (рис. 77, Б). При повышении тургорного давления тонкие спинные стенки сильно растягиваются, вдавливаясь в соседнюю клетку. Вследствие этого изгибается и брюшная, более жесткая стенка и устьичная щель открывается.

Наружная стенка клеток покрыта кутикулой, нередко распространяющейся и на поверхность,

обращенную к устьичной щели и подустьичной камере. Устьица могут быть полностью покрыты воском. Каждая из замыкающих клеток имеет крупное ядро и хлоропласты, которые периодически накапливают крахмал.

У однодольных наиболее характерным является устьице злаковых (см. рис. 76, Б, в). Замыкающие клетки могут иметь гантелевидную форму (рис. 78) — узкие в средней части и расширенные на обоих концах. Хлоропласты располагаются в пузыревидных окончаниях клеток. Стенки расширенных участков очень тонкие, а в средней части сильно утолщены (рис. 78, Б).

Ширина устьичной щели регулируется следующим образом. При увеличении тургорного давления пузыревидные концы замыкающих клеток увеличиваются в объеме. Центральные же части клеток, не изменяя формы и размеров, отходят друг от друга, и щель открывается. По способу открывания — это тип злаковых.

Существуют другие гипотезы, объясняющие способность замыкающих клеток изменять форму

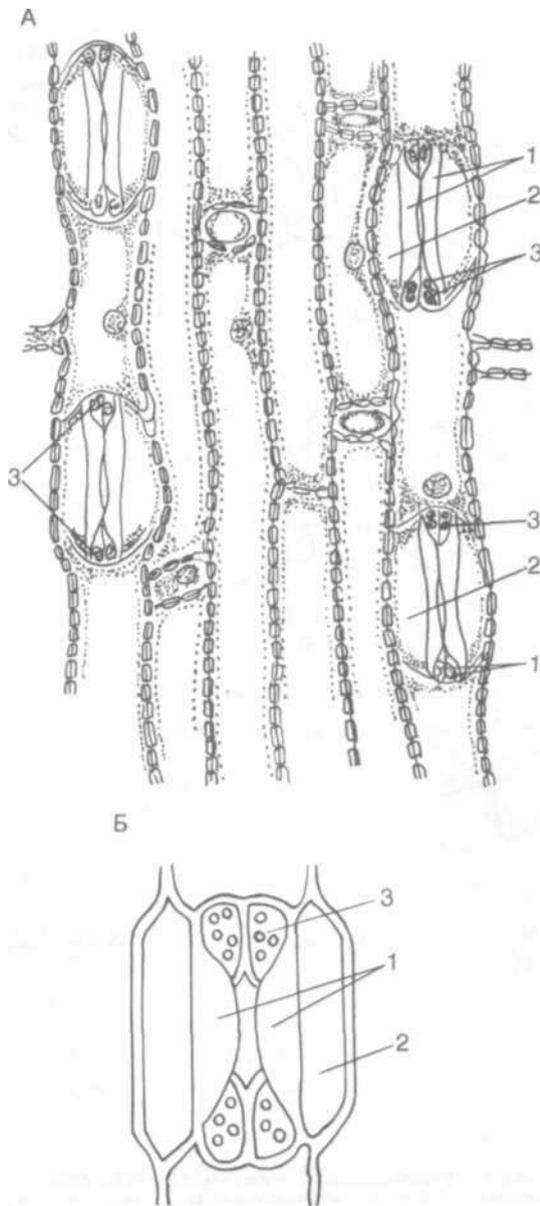


Рис. 78. Устьица эпидермиса листа пшеницы (*Triticum durum*): А — в плане; Б — способ открывания (схема); 1 — замыкающие клетки; 2 — сопровождающие клетки; 3 — хлоропласты

в ответ на изменение тургора. Например, считают, что радиальное расположение микрофибрилл целлюлозы в оболочке замыкающих клеток играет более важную роль в движении устьиц, чем неравномерное утолщение оболочки. С помощью поляризационной оптики и электронной микроскопии установлено, что микрофибриллы целлюлозы располагаются в замыкающих клетках как бы по радиусам с центром схождения в области устьичной щели, тогда как в сопровождающих клетках микрофибриллы ориентированы вдоль длинной оси.

Роль радиальной мицелляции в движении замыкающих клеток была изучена с помощью специально сконструированных моделей. Два резиновых цилиндра, имитирующих замыкающие клетки, соединены в пары своими концами (рис. 79, А), а их поверхность укреплена витками тесьмы, чтобы воспрепятствовать растяжению в толщину и длину (рис. 79, В). При наполнении га-

зом цилиндры изгибаются и открывают устьичную щель (рис. 79, Б). Поведение витков тесьмы, их движение, переориентация при постепенном увеличении давления имитируют радиальную мицелляцию клеточных стенок (рис. 79, В, Г).

Механизм устьичных движений до сих пор является предметом интенсивных исследований и дискуссий. Изменение объема клеток устьичного комплекса обусловлено изменением концентрации осмотически активных веществ. Полагают, что устьице открывается при увеличении количества ионов калия, которые активно (т. е. против градиента концентрации и с затратой энергии) поступают в замыкающие клетки из соседних клеток. Это ведет к повышению осмотического давления в клетках и увеличению их объема за счет всасывания воды. Отток ионов происходит пассивно по градиенту концентрации. При этом вода уходит из клеток, объем их уменьшается, устьица закрываются.

В замыкающих клетках находятся многочисленные активно действующие митохондрии, поставляющие энергию для транспорта ионов. Высокоспециализированные хлоропласты синтезируют углеводы, необходимые для активной работы митохондрий. Первоначальная гипотеза, до сих пор излагаемая во многих учебниках, о том, что расщепление крахмала, синтезируемого хлоропластами замыкающих клеток, вызывает увеличение осмотического давления вследствие образования сахара, поглощающего воду, в настоящее время сменилась предположением, согласно которому гидролиз крахмала приводит к накоплению органических анионов, с чем и связано поглощение калия.

Несомненно, движение устьичного комплекса имеет более сложный характер, зависит от суммы внутренних и внешних (температура, вода) факторов. Детально этот вопрос изучается в курсе физиологии растений.

Устьица встречаются на всех надземных частях растений, но преимущественно в эпидермисе листьев. Причем большая их часть сосредоточена на нижней поверхности листьев (гипостоматические листья), что способствует менее интенсивному испарению. Есть и такие растения, у которых устьица образуются лишь на верхней стороне (на листьях, плавающих на поверхности воды, — эпистоматические листья), либо на обеих сторонах (амфистоматические листья).

Количество устьиц сильно варьирует в зави-

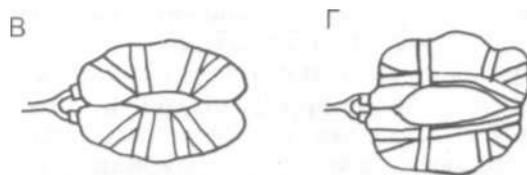


Рис. 79. Модель для изучения влияния радиального расположения в оболочке замыкающих клеток на механизм открывания устьиц (по Д. Е. Аулог и др., 1973). Объяснение в тексте

симости от вида растения и от условий обитания. У обычных растений леса, луга, у многих культурных растений число их колеблется от 90 до 700 на 1 мм² поверхности листа, у некоторых насчитывается до 1300 устьиц на 1 мм².

У экземпляров одного и того же вида растений плотность и размеры устьиц в значительной степени зависят от экологических условий. Например, на листьях подсолнечника, растущего в условиях полного освещения, на 1 мм² листа приходится около 220 устьиц, а при небольшом затенении — около 140. Плотность устьиц обычно возрастает от нижних листьев к верхним. Устьица также различаются по уровню расположения относительно поверхности эпидермиса. Некоторые из них расположены вровень с другими эпидермальными клетками, другие подняты выше или погружены ниже поверхности. У однодольных, листья которых растут преимущественно в длину, устьица образуют правильные параллельные ряды, тогда как у двудольных они разбросаны в различных направлениях, поскольку листья интенсивнее растут в ширину или в плоскостном направлении (см. рис. 77, 78).

Число и размеры устьиц реагируют на каждый конкретный комплекс факторов окружающей среды, что дает некоторые представления о характере взаимоотношения каждого растения со средой обитания. Поэтому изучение количества и размеров устьиц (так же, как и других анатомических элементов) относится к категории количественно-анатомических методов, которые используют при экологических исследованиях, а также для характеристики сортов культурных растений.

У некоторых растений засушливых местобитаний (ксерофитов) наряду с обычными устьицами встречаются сложные устьичные комплексы. Иногда попадаются и *двухэтажные устьица*, впервые описанные В. Х. Тутаюк, с двумя парами замыкающих клеток и 4—6 сопровождающими клетками, расположенными в два этажа (рис. 80). В. Х. Тутаюк наблюдала их у дрока ситниковидного, у видов можжевельника, тисса, сосен, у

растений глинистых, песчаных и крайне сухих почв во многих районах Азербайджана.

Наряду с устьицами, предназначенными для газообмена и транспирации, у многих растений имеются водные устьица — *гидатоды*, выделяющие воду в капельно-жидком состоянии (см. Выделительные ткани).

Трихомы (греч. *trichoma* — волосы, **волосаяной покров**). Поверхность эпидермиса надземных органов редко бывает гладкой и однородной, а часто образует разнообразные выросты. Такие выросты встречаются на всех частях растения и могут существовать в течение всей жизни органа или быть эфемерными.

Выросты могут образовываться клетками самого эпидермиса трихомы, либо клетками более глубоко расположенных тканей — *эмергенцы* (лат. *emergere* — выдаваться). Чаще всего все выросты эпидермиса называют трихомами. Они отличаются громадным разнообразием, в связи с чем нередко предпринимались попытки классифицировать их. Наиболее полными являются классификации Х. Солередера (1908) и Дж. Упхофа (1962). Все типы трихом делятся на *кроющие*, не обнаруживающие секреторной активности, и *железистые*, выделяющие секрет. Морфологически они могут быть представлены различными типами (рис. 81).

Одним из наиболее распространенных типов является *волосок*. По внешнему виду волоски подразделяются на одноклеточные и многоклеточные; одноклеточные могут быть простыми или ветвистыми; многоклеточные — состоять из одного или нескольких рядов клеток. Одни многоклеточные волоски ветвятся по типу деревьев, другие — *звездчатые волоски* — располагают ветви в одной плоскости. У многоклеточных волосков обычно наблюдаются ножка, погруженная в эпидермис, и тело, выступающее над его поверхностью. Клетки, окружающие ножку, часто отличаются по структуре от остальных эпидермальных клеток и образуют основу («подошву») волоска.

Другим распространенным типом трихом является *чешуйка*, или *щитовидный, пельтатный волосок*. Чешуйка образована дисковидной многоклеточной пластинкой, сидящей на стебельке или прикрепленной к эпидермису непосредственно основанием.

Одноклеточные, многоклеточные и щитовидные волоски могут быть кроющими и железистыми.

У *кроющих волосков* протопласт быстро отмирает и оболочка мертвой клетки заполняется воздухом. Такие блестящие белые волоски покрывают органы многих растений (листья мать-и-мачехи, лоха серебристого, коровяка; черешки листьев гераней, лапчаток и т. д.), образуя шерстистый, войлочный или иной покров.

У злаков, многих зонтичных, бобовых кроющие волоски остаются жизнедеятельными в течение продолжительного времени. Протопласт таких волосков отличается своеобразным строением: крупные ядра, мелкие пластиды с плотным матриксом и единичными тилакоидами, много-

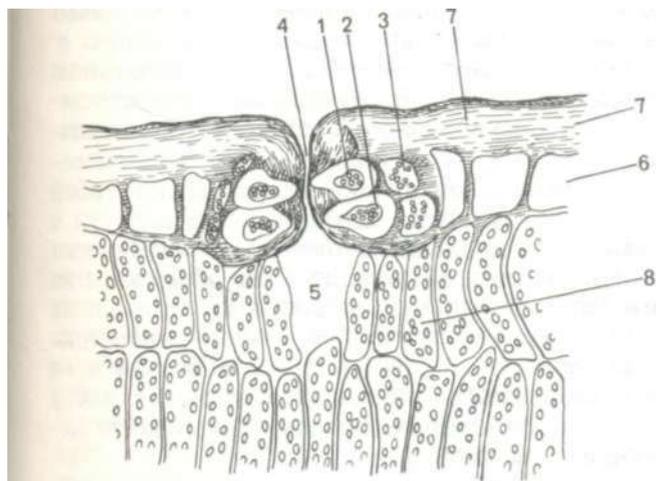


Рис. 80. Двухэтажный устьичный аппарат дрока (*Spartium junceum*) на поперечном срезе (по В. Х. Тутаюк, 1980):

1 — замыкающие клетки верхнего этажа; 2 — замыкающие клетки нижнего этажа; 3 — сопровождающие клетки; 4 — устьичная щель; 5 — подустьичная полость; 6 — эпидермис; 7 — кутикула; 8 — паренхима листа с хлоропластами

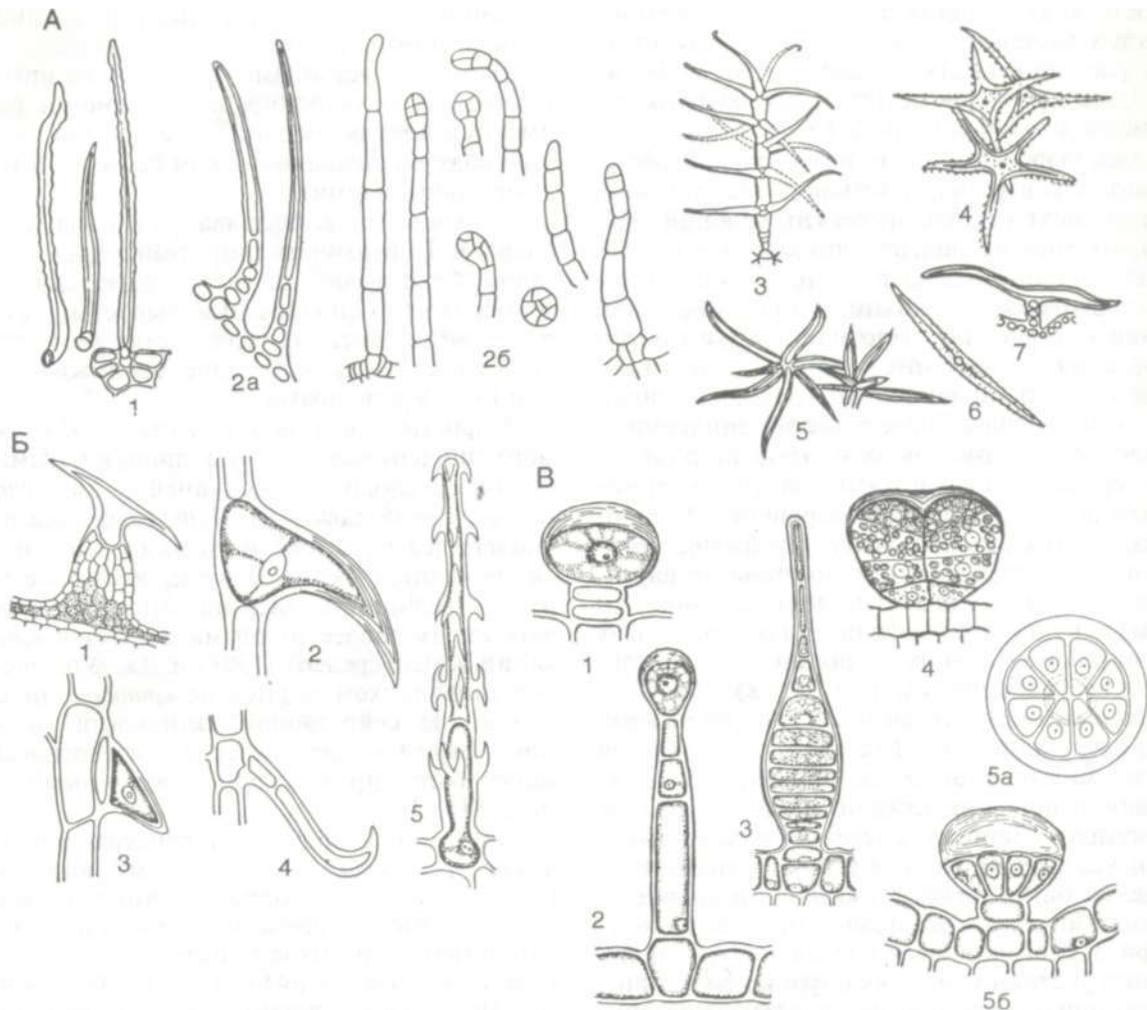


Рис. 81. Различные типы трихом:

А — крючковые волоски: 1 — простой волосок термопсиса (*Thermopsis lanceolata*); 2 — многоклеточные однорядные волоски: а — арники (*Arnica montana*), б — табака (*Nicotiana tabacum*); 3 — ветвящийся платана (*Platanus*); 4 — амебовидный пастушьей сумки (*Capsella bursa-pastoris*); 5 — звездчатый коровяка (*Verbascum phlomoides*); 6 — Т-образный (вид сверху) сирени (*Syringa angustifolia*); 7 — пельтатная чешуйка полыни (*Artemisia absinthium*); Б — цепкие волоски: 1 — хмеля (*Humulus*); 2 — подмаренника (*Galium aparine*); 3 — *Aptos tuberosa*; 4 — фасоли (*Phaseolus multitorus*); 5 — *Loasa Hispida*; В — железистые волоски: 1 — шпорцветаяика (*Plectranthus fraticosus*); 2 — герани (*Pelargonium zonale*); 3 — солнцезвета (*Cistus monspeliensis*); 4 — ромашки (*Pyrethrum balsamita*); 5 — розмарина (*Rosmarinus officinalis*); а — вид в плане; б — вид в профиле

численные митохондрии с хорошо развитой системой крист. Основной объем цитоплазмы занимает агранулярный эндоплазматический ретикулум. Комплекс Гольджи развит слабо, липидные капли достигают больших размеров. Анализируя структуру протопластов крючковых волосков у многих растений, ряд авторов (А. Е. Васильев, Ю. В. Гамалей, М. Ф. Данилова, Г. М. Козубов, 1980) приходят к заключению, что на ранних стадиях развития крючковые волоски функционируют как метаболически активные образования, а после отмирания протопластов — как защитные. Высказывается предположение, что между живыми крючковыми и железистыми волосками не существует резких функциональных различий.

Железистые волоски обычно сохраняют живое содержимое клеток. Некоторые из простых многоклеточных железистых волосков состоят из ножки и одноклеточной головки, составляющей секреторную часть волоска. У пельтатных железистых трихом дисковидная пластинка состоит из железистых клеток. Выделения железистых волосков разнообразны — смолистые, сахаристые вещества, эфирные масла, слизи, вода с раство-

ренными веществами различной природы. Хорошо известны смолистые вещества, выделяемые железистыми волосками почечных чешуи, которые как бы закупоривают почку и предохраняют нежные листочки от высыхания и вымерзания.

Оболочки клеток трихом обычно целлюлозные и покрыты кутикулой. Иногда они одревесневают. Часто у волосков образуется толстая вторичная оболочка. Так, используемые человеком волоски семян хлопчатника представляют собой чрезвычайно длинные эпидермальные выросты с толстыми вторичными оболочками, состоящими почти из чистой целлюлозы. Они образуются из протодермы семечки во время цветения, и их развитие продолжается непрерывно в течение 10—12 дней после цветения. В зависимости от сорта хлопчатника волоски достигают в длину 10—70 мм. Вторичную оболочку имеют также цепляющиеся волоски хмеля.

Значение волосков разнообразно и во многих случаях еще не выяснено. Принято считать, что наиболее распространенной функцией волосков типа крючковых является предохранение поверхности тела от излишнего испарения. Блестящие бе-

лые волоски, с одной стороны, отражают прямые солнечные лучи, а с другой — густым сплетением создают над эпидермисом среду, способствующую уменьшению транспирации. Однако в ряде случаев, у частей цветка, покров из волосков повышает интенсивность транспирации. Е. А. Мирославов (1965) считает, что кроющие волоски способны снижать интенсивность транспирации лишь в тех случаях, когда образуют густой войлочный покров. Жизнедеятельные же волоски, наоборот, повышают интенсивность транспирации, поскольку они во много раз увеличивают поверхность органа.

К. Эсау (1980), рассматривая функции большинства типов трихом, выделяет следующие: 1) защита органа от перегрева; 2) выведение солей из ткани листа и в связи с этим предотвращение накопления токсичных солей в растении; 3) механическая и химическая защита от насекомых.

В. Г. Александров (1966) описывает разнообразные по структуре и содержанию волоски, которые появляются на цветках злаков и отмирают после оплодотворения, несомненно, оказывая влияние на важнейшие процессы опыления цветков. Чувствительные трихомы, содействующие опылению цветка, отмечены на тычиночных нитях василька, портулака (Г. Габерландт, 1924). По наблюдениям В. Г. Александрова и М. И. Савченко (1947), на семенах некоторых видов ромашек, произрастающих в пустыне, находятся волоски, впитывающие атмосферную влагу, которая выпадает в виде капель росы и дождя. Оболочки клеток этих трихом имеют сильно выраженную складчатость и лишены кутикулы. При доступе воды оболочки трихом ослизняются и, набухая, впитывают влагу. С наступлением сухого периода поверхностные участки клеток подсыхают, образуя непроницаемую для воды пленку, и поглощенная влага просачивается во внутренние ткани. Приведенные примеры дают некоторое представление о функциях трихом, все разнообразие которых недостаточно изучено даже в специальной, научной литературе. Отличаясь чрезвычайным многообразием, трихомы специфичны для определенных таксонов, поэтому часто используются в систематике растений в качестве диагностических признаков.

Более детально функции железистых волосков, участвующих в биосинтезе и секреции определенных веществ, и корневых волосков будут рассмотрены в соответствующих разделах книги.

Эмергенцы. Представлены на поверхности эпидермиса особыми выростами, в формировании которых, кроме кожицы, принимают участие лежащие под ней клетки. К ним относятся шипы розы, малины, ежевики, покрывающие черешки листьев и молодые побеги. Иногда к эмергенцам относят волоски хмеля, шипы на плодах многих зонтичных, каштана конского, дурмана. Существуют переходные формы между эмергенцами и трихомами. Эмергенцы располагаются на эпидермисе без определенного порядка и этим отличаются от морфологически сходных с ними колочек.

Эпидермис образуется не только снаружи ор-

гана, но и внутри, если в органе формируется полость. Например, ткань, выстилающая полость плодов (гороха, бобов, фасоли, мака, дурмана и т. д.), по своему происхождению идентична эпидермису наружной стенки плода. Строение внутреннего эпидермиса в связи с особыми условиями (повышенная влажность, отсутствие света и т. д.) довольно существенно отличается. У плодов гороха, например, образуется большое число волосков, расположенных особенно густо около семян и, несомненно, принимающих физиологическое участие в процессе их развития. У мака, многих гвоздик, ирисов, дурмана оболочки внутреннего эпидермиса значительно утолщаются и одревесневают ко времени созревания плодов. Волоски развиты слабо, размеры их невелики, кутикула выражена более заметно, клетки эпидермиса плотно сомкнуты, иногда среди них встречаются устьица.

Продолжительность существования эпидермиса на надземных побегах обычно ограничивается одним вегетационным периодом. Однако у растений южных регионов многолетний эпидермис характерен для листьев (лавр, лавровишня, магнолия), побегов (эвкалипт, платан, стеркулия). Многолетний эпидермис на хвое сосны, ели, туи, на стволах черемухи, ольхи серой. На поверхности многолетнего эпидермиса развивается толстая кутикула. У хвойных оболочки эпидермальных клеток одревесневают.

ПЕРИДЕРМА

Структура и функции. Перидерма (греч. *peri* — вокруг, возле, около и *derma*) представляет сложную многослойную защитную ткань, замещающую эпидермис на стеблях и корнях по мере их роста. При этом окраска органа становится бурой или темной, покрывается бугорками (чечевичками), что резко отличает перидерму от первичной покровной ткани, слушивание которой в виде тонких прозрачных полосок хорошо заметно на некоторых побегах. Развитие перидермы наиболее характерно для голосеменных растений и древесных двудольных, встречается также у чешуи зимующих почек, в самых старых частях стебля и корня травянистых двудольных. Перидерма также образуется на местах опавших листьев, веток, на поврежденных участках органов (раневая перидерма), появляющихся в результате механического повреждения или внедрения паразитов.

Сложный комплекс перидермы состоит из *феллогена* (греч. *phellos* — пробка и *genna* — рождаю), или *пробкового камбия* — меристемы, формирующей всю эту ткань; *феллемы* (пробки), выполняющей защитные функции и откладываемой феллогеном по направлению к периферии органа, и *феллодермы* — живой паренхимы, откладываемой меристемой внутрь (рис. 82).

Феллоген имеет сравнительно простое строение, так как состоит из клеток одного типа. На поперечном срезе пробковый камбий выглядит как сплошной тангенциальный слой, состоящий из прямоугольных уплощенных по радиусу кле-

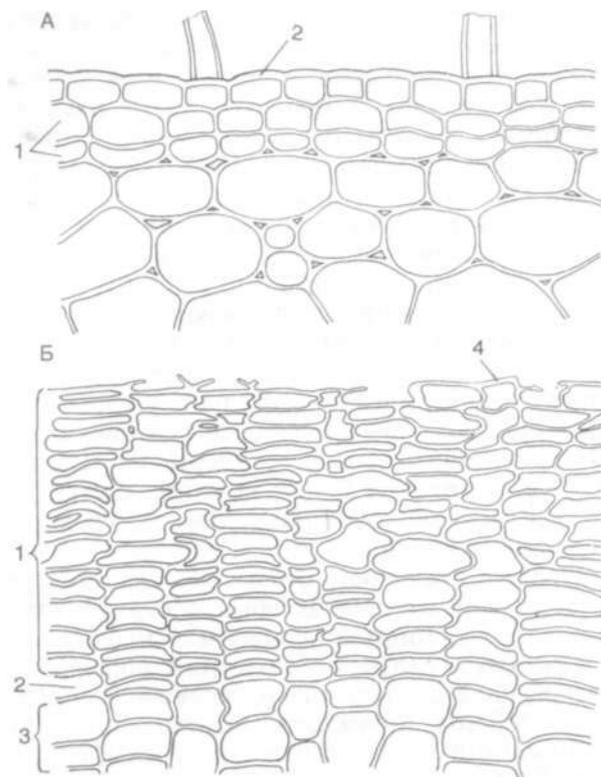


Рис. 82. Перидерма герани (*Pelargonium zonale*):
А — часть поперечного среза молодого стебля: 1 — начальная стадия формирования феллогена; 2 — эпидермис; *Б* — поперечный срез старого стебля: 1 — пробка; 2 — феллоген; 3 — феллодерма; 4 — остатки эпидермиса

ток, каждая из которых образует радиальный ряд производных, дифференцирующихся снаружи в клетки феллемы, а внутри — в клетки феллодермы.

Пробка состоит из клеток призматической (таблетчатой) формы, расположенных правильными радиальными рядами. Оболочки ее клеток постепенно опробковывают и плотно, без межклетников, сомкнуты между собой. Иногда они вытянуты вертикально или радиально. Во взрослом состоянии мертвые клетки феллемы либо заполнены воздухом, либо имеют жидкое или твердое содержимое из ранее отложенных веществ, чаще всего буроватого цвета.

Толщина оболочки пробковых клеток варьирует у разных растений, но пробка всегда непроницаема для воды, устойчива к действию жиров, имеет термоизолирующие свойства, что позволяет ей эффективно защищать поверхность растений от потери влаги, проникновения болезнетворных организмов, резких колебаний температуры. Эти качества пробки обуславливают ее широкое использование в хозяйственных целях.

Мощный пробковый слой развивается у амурского бархатного дерева и пробкового дуба. В средиземноморских странах пробковый дуб разводится на больших плантациях в целях получения пробки, которая срезается через каждые 10—15 лет, пока дерево не достигает примерно 200-летнего возраста. Пробковый дуб произрастает также на небольших площадях Черноморского побережья Кавказа и Крыма.

Все ткани, лежащие снаружи от пробки, изолируются от живого организма и постепенно от-

мирают. У некоторых растений, например пихты, березы, пробковые клетки в феллеме чередуются с неопробковевшими (феллоидными), часто имеют утолщенные оболочки.

Феллодерма представлена радиально расположенными паренхимными клетками, которые содержат хлоропласты, накапливают крахмал и отличаются нормальной жизнедеятельностью.

Клетки феллогена, феллодермы и феллемы резко отличаются по ультраструктуре, особенности которой специфичны для сезонного состояния феллогена. В период активного состояния клетки феллогена имеют округлые ядра с диффузным хроматином. Хлоропласты мелкие, малочисленные, но с хорошо развитой тилакоидной системой и крупными пластоглобулами; митохондрий много, дифференцированы пластинчатые кристы; редкие диктиосомы, пузырьки Гольджи мелкие; эндоплазматический ретикулум главным образом гранулярный; вакуолей много, разных размеров; оболочки клеток очень тонкие. В состоянии покоя клетки феллогена заполнены густой цитоплазмой. В строме пластид обнаруживаются крупные крахмальные зерна; развит агранулярный эндоплазматический ретикулум, в митохондриях наблюдаются плотно упакованные кристы; оболочки сильно утолщены и имеют четкую выраженную слоистость.

На многолетних постоянно утолщающихся корнях перидерма постепенно деформируется. Она растягивается по окружности растущих органов и сплющивается в радиальном направлении под давлением нарастающих изнутри тканей. Мертвые клетки пробки при этом постепенно разрываются, слущиваются и заменяются новыми слоями.

Развитие перидермы. Перидерма появляется в первый год развития корня и стебля. Последующие более глубокие ее слои могут закладываться позднее в этом же году или только через много лет (виды дуба, пихты, бука), а могут вообще не появляться. Внешний вид перидермы, последовательность заложения слоев во многом обусловлены не только видом растения, но и суммой факторов внешней среды.

Перидерма может возникать в различных частях коры: в эпидермисе (ива), в субэпидермальном слое (пеларгония); довольно глубоко в стебле, чаще — во внутреннем слое коры (виноград, смородина, барбарис, рис. 83).

У большинства корней первая перидерма закладывается или в перицикле, или под ризодермисом.

Первый феллоген может закладываться по всей окружности или отдельными, но постепенно соединяющимися участками, последующие — как прерывистые, но перекрывающие друг друга участки. После соответствующей цитологической перестройки клетки инициального ряда периклиналично делятся. Из двух сформировавшихся слоев клеток внутренний дифференцируется обычно как феллодерма и дальше не делится, а наружный снова делится тангенциальными перегородками. В результате образуется слой феллемы (наруж-

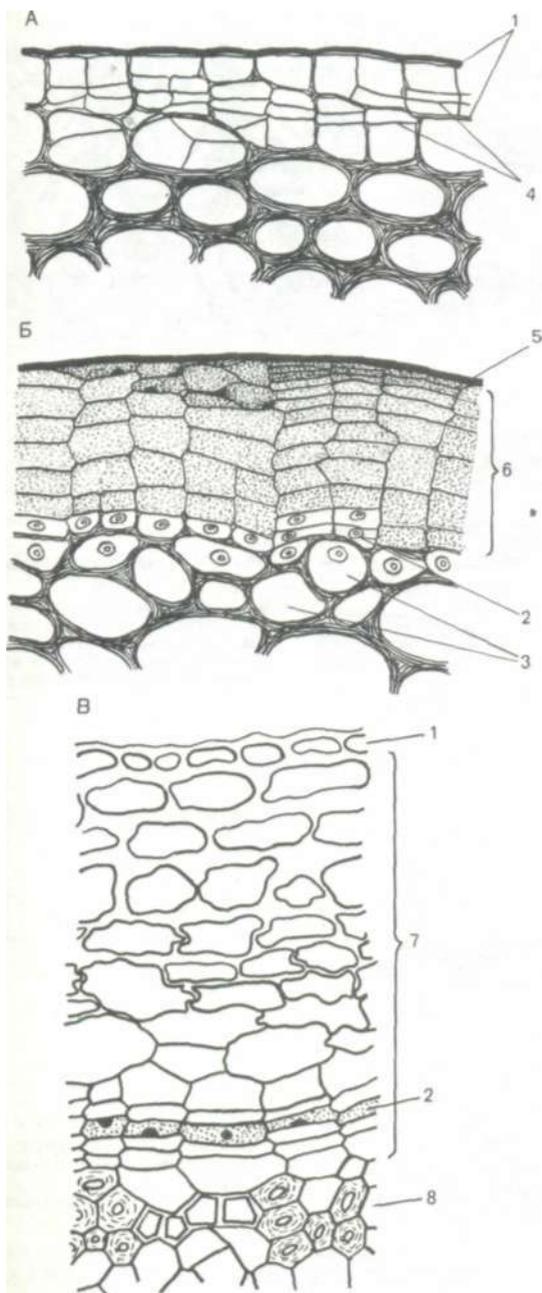


Рис. 53. Заложение перидермы:

А — в эпидермисе и частично под ним у груши (*Pyrus communis*); Б — в суб-эпидермальном слое у сливы (*Prunus domestica*); В — во внутреннем слое коры у малины (*Rubus odoratus*); 1 — эпидермис с кутикулой; 2 — феллоген; 3 — феллодерма; 4 — деления, приводящие к заложению феллогена; 5 — смятые клетки эпидермиса с кутикулой; 6 — феллема; 7 — кора; 8 — волокна

ный), а внутренний продолжает действовать как феллоген, делясь периклинально и откладывая все новые слои клеток. Иногда эти слои откладываются только наружу, увеличивая пробковые слои, а зона феллодермы остается однослойной.

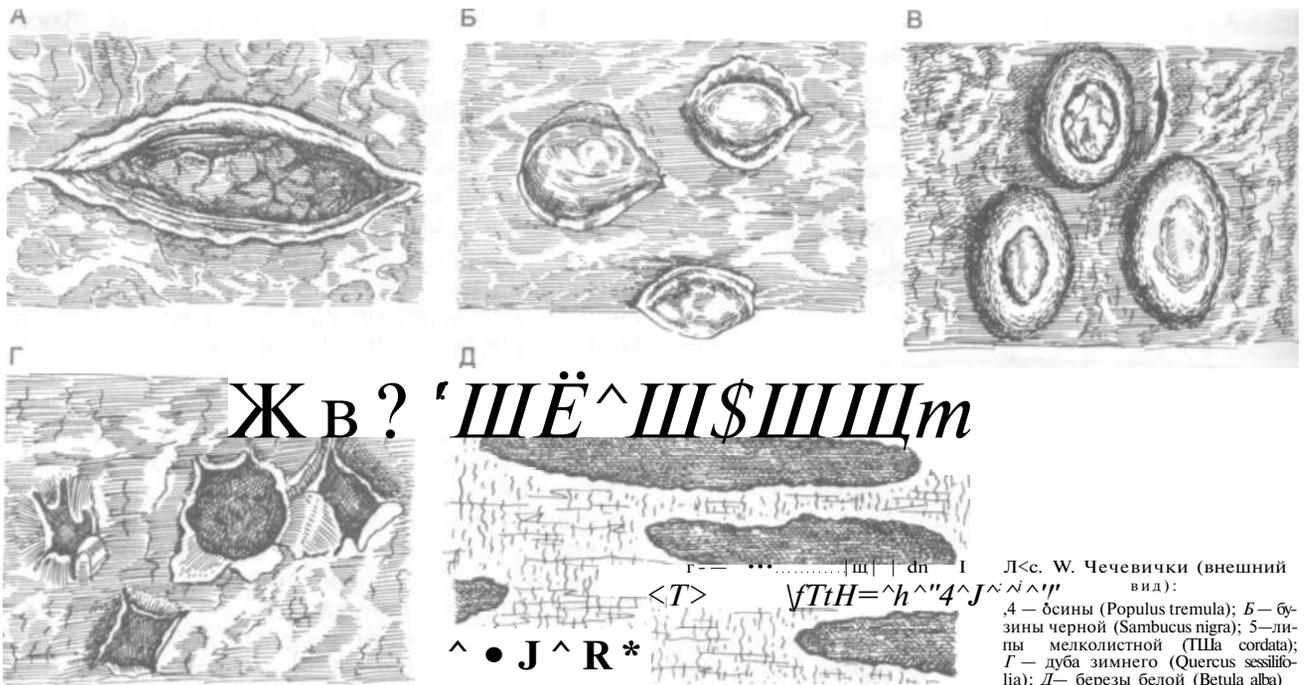
Феллоген способен делиться и антиклинально, увеличивая число радиальных рядов перидермы и обеспечивая правильное соотношение тканей в разрастающихся органах. Защищенные пробкой побеги хорошо подготовлены к зимним условиям. Перидерма на корнях появляется раньше, чем на стеблях, как у древесных, так и у многих травянистых растений. Даже у однолетних растений она вначале развивается на корнях, а к

концу вегетации — у основания стебля (баклажан, подсолнечник).

Чечевички. Для сообщения внутренних тканей с внешней средой, осуществления функций паро- и газообмена в перидерме существуют особые структуры — чечевички. В зависимости от места заложения перидермы чечевички возникают и развиваются различно. Если перидерма формируется в эпидермисе или субэпидермальных слоях, чечевички располагаются под устьицами (сирень, вишня), под каждым или под группой устьиц. При этом лежащие под устьицами клетки теряют хлорофилл, приобретают способность делиться, превращаясь в феллоген, и образуют округлые, рыхло соединенные клетки, протопласт которых отмирает вскоре после деления. Эти клетки образуют массу паренхимных клеток, так называемую *выполняющую ткань* чечевички. Постепенное увеличение количества клеток приводит к разрыву эпидермиса и выпячиванию клеток наружу. Внешне чечевички выглядят как небольшие бугорки на поверхности молодых побегов деревьев и кустарников (рис. 84, А — В). По межклеточной ткани расположенных клеток выполняющей ткани свободно проходят газы. Более старые клетки, расположенные снаружи, постепенно отмирают, разрушаются и пополняются новыми слоями клеток, откладываемыми феллогеном изнутри. В феллогене также имеются узкие межклетники, по которым интенсивно идет газообмен. У многих растений клетки выполняющей ткани теряют связь друг с другом (побеги, корни тутового дерева) и от высыхания их предохраняет особая *закрывающая (закрывающая) ткань*, образуемая феллогеном. По мере разрастания чечевички выполняющая ткань разрушает закрывающий слой, клетки выполняющей ткани высыпаяются и обычно перед наступлением холодного сезона феллоген откладывает новый закрывающий слой из опробковевших клеток. Весной этот слой под напором новых клеток разрывается. В закрывающих слоях тоже имеются межклетники, так что ветви деревьев даже зимой не теряют связи с окружающей средой. На рис. 85 показан общий план строения чечевички черешни.

Если перидерма закладывается в глубоких слоях коры, то под устьицами не происходит никаких новообразований, чечевички формируются непосредственно феллогеном. При опадении отмерших участков коры чечевички обнажаются. У растений, обладающих не сразу опадающей, а постепенно растрескивающейся коркой, они развиваются в местах, обнаженных трещинами (см. рис. 84, Г). У растений, не образующих корку, раз заложена чечевичка может функционировать несколько лет. У таких чечевичек на зиму феллоген формирует закупоривающую пробку, которая весной разрывается под напором образующейся выполняющей ткани.

Размеры, форма и расположение чечевичек разнообразны. Мелкие и крупные, овальные и округлые, беспорядочно расположенные, поперечные и продольные чечевички — важный диагностический признак растений. Очень крупные чечевички можно наблюдать у березы (до 15 см),



Ж В ? 'ШЕ^Ш\$ШЩm

Л<с. W. Чечевички (внешний вид):
 4 — осины (Populus tremula); Б — бузины черной (Sambucus nigra); 5 — липы мелколистной (Lilja cordata); Г — дуба зимнего (Quercus sessilifolia); Д — березы белой (Betula alba)

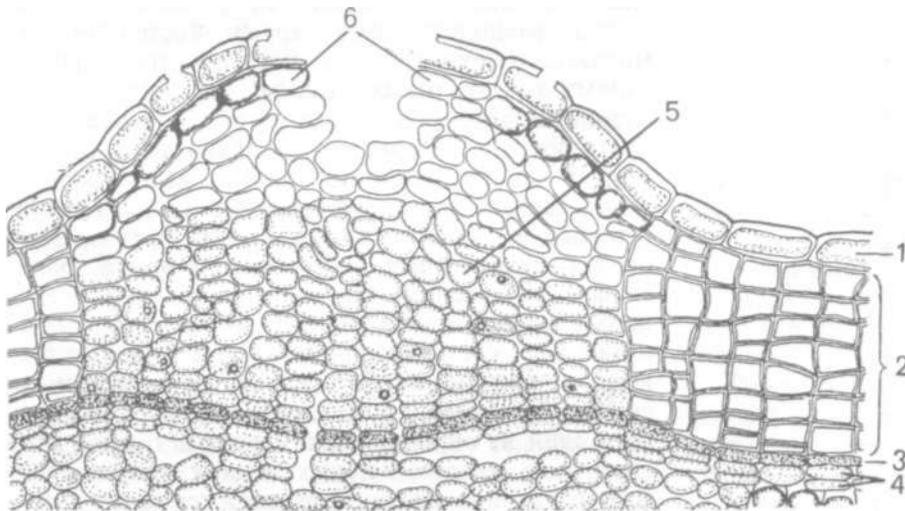


Рис. 85. Строение чечевички ветки черешни (Cerasus avium): 1 — остатки эпидермиса; 2 — пробка; 3 — феллоген; 4 — феллодерма; 5 — выполняющая ткань; 6 — закрывающий слой

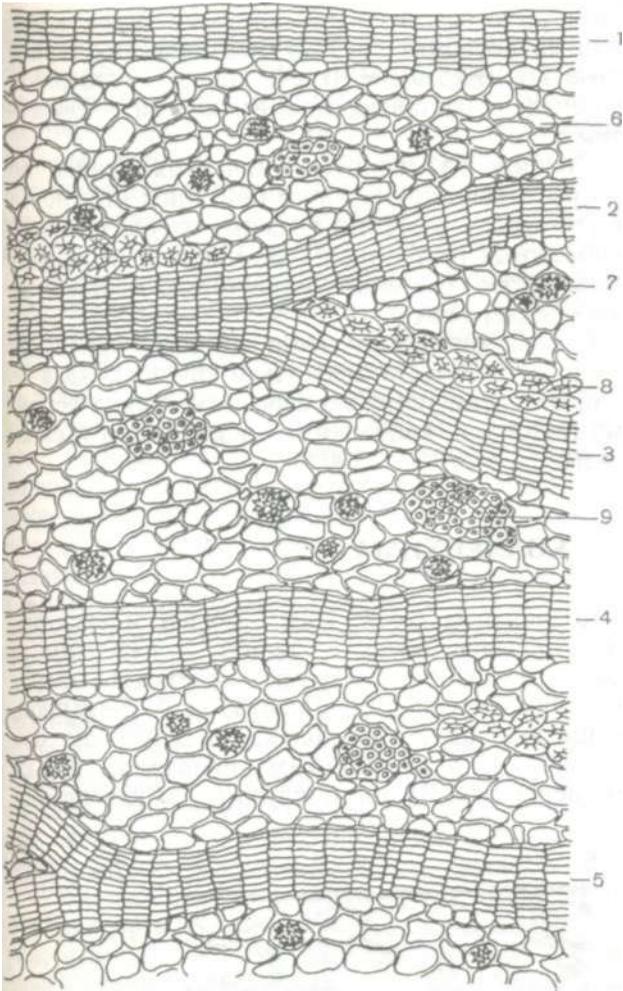
черешни (около 1 см). С возрастом форма их может меняться, размеры увеличиваться. У березы они растягиваются по окружности ствола и образуют характерный рисунок из черных черточек на белом фоне (см. рис. 84, Д), у ясеня, пробкового дуба они не меняются, у яблони, крушины — уменьшаются в связи с опробковением клеток по краям.

Есть растения, которые не имеют чечевичек. Это преимущественно лианы, например виноградная лоза. Аэрация тканей побегов таких растений происходит за счет ежегодного сбрасывания участков коры. Похожие на чечевички образования формируются и на плодах (бородавкоподобные пятнышки на яблоках, сливах).

КОРКА (РИТИДОМ)

С возрастом поверхность деревьев покрывается коркой из многолетних наслоений перидермы. Она образуется не у всех деревьев. Так, у ольхи

серой, эвкалипта, платана, черемухи феллоген возникает один раз, сохраняет жизнедеятельность и продолжает функционировать до конца жизни ствола или ветви, систематически откладывая ряды пробки. Наружные слои пробки разрываются и слущиваются, а внутри образуются новые слои, и поверхность остается гладкой. У большинства древесных пород феллоген закладывается многократно во все более глубоких слоях коры и формирует новые перидермы. Все живые ткани, оказавшиеся снаружи от слоя пробки, быстро отмирают. Под давлением возникающих внутри новых участков старые наружные участки перидермы растрескиваются. В них прослойки перидермы беспорядочно чередуются с живыми клетками, постепенно отмирающими. Такой комплекс разнообразных отмерших тканей, постепенно слущивающихся снаружи и нарастающих изнутри, и называется *коркой*. В толще корки, кроме пробки и основной паренхимы, можно обнаружить лубяные волокна, разрушенные смоляные ходы, ситовидные трубки и т. д. (рис. 86).



Лс. ЙБ. Строение корки дуба (*Quercus tobur*):
1—5 — перидерма; 6 — мертвая коровая паренхима; 7 — друза;
8 — стая клеток, 9 — склеренхимные волокна

Различают корку *кольцевую* и *чешуйчатую* (рис. 87). В первом случае пробковый камбий закладывается кольцом по всей окружности стебля. Каждое новое кольцо почти параллельно предыдущему. Стебли, покрытые кольцевой коркой, имеют сравнительно гладкую поверхность (виноград). Чешуйчатая корка образуется, если феллоген закладывается отдельными участками. Образующаяся пробка чередуется с постепенно отмирающей паренхимой.

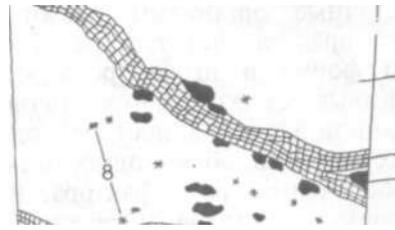
Стебли, покрытые чешуйчатой коркой, имеют трещиноватый вид (сосна, клен, дуб, липа). По мере нарастания стебля в толщину наружные части корки слущиваются отдельными пластинами.

Обычно у древесных пород корка начинает формироваться в относительно зрелом возрасте: у сосны в 8—10 лет, у дуба — в 25—30 лет. С годами она достигает значительной толщины.

Значение корки для древесных растений не меньше, чем перидермы. Она защищает их внутренние ткани от солнечных ожогов, огня лесных пожаров.

На корнях типичная корка с трещинами не образуется.

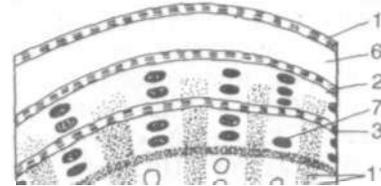
А



».. ●»



Б



э < Ч, ^Й0 J*—Г-15—№-ft о-

Рис. 87. Схема строения корки:
А — чешуйчатая корка ивы козьей (*Salix caprea*); Б — кольцевая корка винограда (*Vitis vinifera*); 1—5 — перидерма; 6 — паренхима; 7 — лубяные волокна; 8 — друза; 9 — годовое кольцо; 10 — сосуды; 11 — сердцевинные лучи

ПЕРИДЕРМА ОДНОДОЛЬНЫХ

У однодольных перидерма образуется редко, так как они не имеют типичного камбия и феллогена, даже многолетние растения тропической флоры. У алоэ, финиковой пальмы образуется комплексная ткань, похожая на перидерму. Подобная корке ткань есть у драцены и юкки.

У некоторых древесных однодольных перидерма формируется путем многократного деления и опробковения периферических паренхимных клеток первичной коры.

По своим функциям и физиологическим особенностям перидерма однодольных и двудольных сходна, несмотря на различное происхождение.

У многих тропических пальм и злаков (бамбук), некоторых злаков умеренного климата (тростник, камыш, рогоз) клетки эпидермиса и субэпидермальной паренхимы превращаются в подобие вторичной покровной ткани. Такой же процесс наблюдается у кукурузы и многих однолетних злаков.

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Одноклеточные организмы имеют упругую оболочку, которая за счет тургора обеспечивает постоянную форму и играет роль «наружного скелета». Живые клетки многоклеточного организма сохранили эту особенность. У водных многоклеточных растений, обладающих тонкими клеточными оболочками, роль фактора, поддерживающего форму организма и обеспечивающего его прочность, играет вода. Для наземных организмов, многие из которых обладают крупными размерами, такая опорная система оказалась малоэффективной; у них возникли специализированные *механические ткани*, состоящие из клеток с утолщенными оболочками, которые выполняют опорную функцию даже при отмирании протопласта.

Функцию «внешнего скелета» у крупных древесных растений до некоторой степени выполняют перидерма и корка, мощный слой опробковевших тканей, одевающих растение снаружи. Но только механические ткани, появившиеся у растений в результате приспособления к наземной жизни, взаимодействуя с другими тканями организма, образуют прочный «внутренний скелет» растения, его арматуру. Поэтому механические

ткани часто называют *арматурными*. В некоторых учебных пособиях систему механических тканей называют *стереомом* (греч. stereos — твердый, прочный), а составляющие ее клетки — *стереидами*.

Степень развития механических тканей во многом зависит от условий обитания: они почти отсутствуют у растений влажных лесов, у многих прибрежных растений, но зато хорошо развиты у большинства растений засушливых местообитаний — склерофитов.

Все механические ткани по ряду признаков можно разделить на несколько групп, каждая из которых специфична по строению. Таких основных групп три: колленхима, склеренхима и склереиды.

КОЛЛЕНХИМА

Колленхима (греч. kolla — клей и enchyma, букв.: налитое, здесь — ткань) — паренхимная ткань, на поперечном разрезе клетки ее имеют разнообразную форму, близкую к 4–5-гранной, на продольном — несколько вытянуты по оси (рис. 88, А, Б). Колленхима появляется только как первичная ткань и служит для укрепления

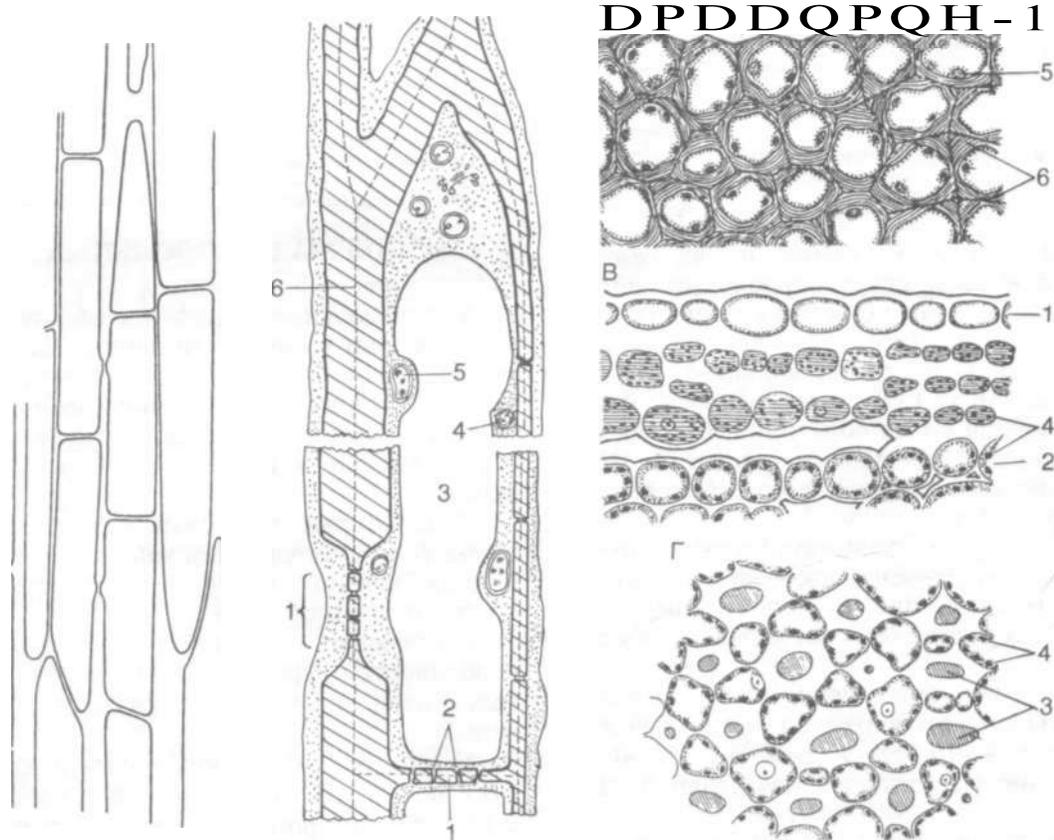


Рис. 88. Колленхима:

А — продольный разрез угловой колленхимы листового черешка шалфея (*Salvia sclarea*): а — в световом, б — в электронном микроскопе (схемат.); 1 — простые поры; 2 — плазмодесмы; 3 — центральная вакуоль; 4 — митохондрии; 5 — хлоропласт; б — срединная пластинка; Б–Г — основные типы колленхимы на поперечном срезе: Б — угловая колленхима черешка листа плюща (*Noya carnosa*); Б' — пластинчатая колленхима черешка астраннии (*Astrantia major*); Г — рыхлая колленхима черешка листа белокопытника (*Petasites niveus*); 1 — эпидермис; 2 — хлорофиллоносная паренхима; 3 — межклетники; 4 — хлоропласт; 5 — ядро; б — утолщения оболочки клеток

молодых стеблей и листьев, когда еще продолжается растяжение клеток в длину. Обеспечивая прочность органу, колленхима в то же время способна растягиваться по мере роста молодых органов. Пластичное (остаточное) растяжение оболочек возможно лишь при активном воздействии живого содержимого, которое выделяют вещества, снижающие упругость оболочек. Такой способностью могут обладать только живые клетки. Как показывают новейшие исследования, оболочка клеток колленхимы, толщина которой может достигать 5–6 мкм, характеризуется высоким содержанием целлюлозы (около 30 %) и гемицеллюлоз (свыше 50 %), воды, бедна пектиновыми веществами, лигнин в ней обычно отсутствует. Особенность оболочки — многослойность, видимая под электронным микроскопом как многочисленные концентрические слои (ламеллы) с резким изменением ориентации откладываемых целлюлозных микрофибрилл (продольных и поперечных). Содержание микрофибрилл в каждом слое более или менее одинаковое, они погружены в матрикс из целлюлоз.

Особенность живых клеток колленхимы, часто содержащих даже хлоропласты, состоит в том, что выполняя свое назначение арматурной ткани она может только в состоянии тургора. При потере молодыми органами воды тонкие участки оболочек складываются гармошкой, листья и стебли теряют упругость и обвисают, т. е. завядают.

Располагается колленхима почти всегда по периферии органа или сплошным слоем, или собрана отдельными пучками, связанными с проводящей тканью. В стеблях она часто в виде компактных пучков тянется вдоль стебля, например у ребристых стеблей зонтичных.

Колленхима относится к простым тканям, поэтому границы ее обычно очерчены довольно резко. Однако иногда образуются переходные формы от колленхимных клеток к типичной паренхиме.

Клетки колленхимы характеризуются неравномерным утолщением стенок (слоистость, о которой говорилось выше), за счет чего они могут выполнять опорную функцию. На рис. 88, А, Б показано электронно-микроскопическое строение типичной колленхимной клетки. Хорошо видна слоистая утолщенная оболочка, в которой встречаются редкие простые поры (рис. 88, А, Б, 1), пронизанные многочисленными плазмодесмами (рис. 88, А, Б, 2). Клетки колленхимы рано вакуолизируются: уже в самом начале дифференциации (отложение утолщений) образуется центральная вакуоль (рис. 88, А, Б, 3), однако слой постенной цитоплазмы, куда перемещается и ядро, до прекращения роста остается шире, чем в соседней основной ткани. Ядро обычно крупное, а цитоплазма насыщена органоидами, главным образом митохондриями и диктиосомами.

Характерное утолщение стенок клеток колленхимы носит специальное название — *утолщение колленхиматозного типа*. В зависимости от характера утолщений стенок и соединения клеток между собой различают угловую, пластинчатую и рыхлую колленхиму.

В *угловой* колленхиме, наиболее распространенной, оболочка сильно утолщается в углах, где сходятся соседние три-пять клеток. Утолщенные части оболочек обычно сливаются между собой, так что границы отдельных клеток обнаруживаются с трудом (см. рис. 88, А, Б).

В *пластинчатой* колленхиме сплошными параллельными слоями утолщаются тангенциальные стенки, радиальные же остаются тонкими. Чаще всего эти слои параллельны поверхности органа (рис. 88, Б).

В *рыхлой* колленхиме клетки на очень ранней стадии формирования разъединяются в углах с последующим образованием схизогенных межклетников; утолщение оболочек происходит на тех участках стенок, которые примыкают к межклетникам (рис. 88, Г). Рыхлую колленхиму часто называют колленхимой с межклетниками, она как бы соединяет признаки угловой колленхимы с функцией проветривания тканей.

Колленхима широко распространена среди двудольных, у однодольных если и встречается, то обычно лишь в области стеблевых узлов соломины злаков, что предохраняет растения от полегания. Колленхима характерна для растущих травянистых стеблей, черешков листьев, цветоножек и т. д. Обычно она размещается в несколько слоев по периферии органа под эпидермисом. Изредка в механической обкладке жилок листьев некоторых двудольных встречаются клетки, напоминающие колленхиму. Обкладка из такой «колленхимы» играет роль упругой (пружинящей) арматуры. У древесных пород колленхиму можно наблюдать и у однолетних и у двулетних побегов до разрушения первичной коры, перед появлением перидермы. При этом колленхимные клетки постепенно смешиваются с клетками паренхимы коры.

Особую форму колленхимы представляет *гиподерма* листа (субэпидермальный слой клеток), выполняющая наряду с механической функцией функцию дополнительной защиты листа от излишнего испарения (например, в хвое сосны или ели).

СКЛЕРЕНХИМА

Склеренхима (греч. skleros — твердый) — наиболее важная механическая ткань, которая встречается в органах почти всех высших растений. Клетки ее имеют прозенхимную форму и представляют собой *волокна*, длинные, плотно расположенные, с заостренными концами и утолщенной, чаще всего одревесневшей оболочкой. Отдельные клетки склеренхимы носят название *склеренхимных клеток* или *элементарных волокон*, в совокупности же они образуют склеренхимную ткань. Отдельный тяж склеренхимных волокон часто называют *техническим волокном*. Многие авторы относят к склеренхиме также склереиды. Вообще существует множество систем, предложенных для классификации склеренхимной ткани.

Волокна встречаются в корне, стебле, листьях,

плодах, цветках, в виде отдельных тяжей (пучков) или цилиндров (сплошное кольцо на поперечном срезе), группами или рассеянно в проводящей ткани. Существует несколько типов распределения волокон, специфичных для двудольных или однодольных.

По сравнению с колленхимой склеренхимные волокна отличаются большей упругостью, равной 15–20 кг/мм², тогда как у колленхимы она составляет не более 10–12 кг/мм². В связи с этим К. Эсау (1980) называет эти волокна эластичными (упруго растянутыми), колленхиму же — пластичной, так как даже при сравнительно малых нагрузках она остается необратимо растянутой, что имеет свои преимущества для растущих органов.

Наличие склеренхимы дает возможность органам растения противостоять нагрузкам, которые возникают в результате изгиба или под действием массы самого растения.

В отличие от клеток колленхимы у склеренхимы стенки клеток утолщены равномерно, часто одревесневают, но могут остаться и целлюлозными (у льна, например). Живое их содержимое, даже без одревеснения оболочек, обычно отмирает.

По происхождению различают первичную и вторичную склеренхиму. *Первичная* склеренхима дифференцируется из клеток основной меристемы апексов, прокамбиальных пучков или из перициклических волокон. *Вторичную* склеренхиму формирует камбий. В зависимости от расположения в теле растения и функциональных особенностей волокна подразделяют на две большие группы — *древесинные (ксилемные) волокна*, входящие в состав проводящей ткани ксилемы (древесины, см. Ксилема), и волокна различных систем тканей вне ксилемы — *экстраксиллярные волокна*. Часто экстраксиллярные волокна объеди-

няют в одну группу, носящую название *лубяные волокна*.

Лубяные волокна расположены обычно в коровой части осевого органа, во флоэме (лубе, см. дальше), они встречаются в коре стебля и корня, а также в листовых черешках и пластинках, в цветоножках, плодоножках, реже в плодах (рис. 89, I, A — B). Чаще они находятся в стеблях травянистых растений, но у многих пальм образуются в листьях (рис. 89, /, Г). Клетки лубяных волокон длинные, толстостенные. Длина их колеблется у разных видов: у льна она составляет в среднем 40–60 мм (у некоторых сортов до 120 мм), у кендыря — 2–55 мм, у крапивы — около 80 мм. Самые длинные волокна были найдены у субтропического прядильного растения рами (китайская крапива) — до 350–500 мм. У некоторых растений оболочки лубяных волокон остаются целлюлозными (лен, рами), но вторичные утолщения стенок волокна составляют до 70–90 % площади его поперечного сечения. У крапивы, а также у рас конопли оболочки лубяных волокон быстро одревесневают на всем протяжении стебля, характер одревеснения расоспецифичен (рис. 89, II, 1–6).

Особенность оболочек лубяных волокон хорошо изучена под электронным микроскопом. На ультратонких поперечных срезах при малом увеличении микроскопа оболочки обычно выглядят двухслойными: наружный слой, темный гомогенный и очень тонкий (0,2–0,3 мкм), составлен срединной пластинкой и первичной оболочкой смежных клеток, внутрь от него располагается более толстый (до нескольких микрометров) и светлый слой вторичной оболочки (B₂), в которой может выявляться тончайшая концентрическая ламеллированность. У лубяных волокон льна к полости клетки часто прилегает узкий дополнительный слой (B₃) с волнистым контуром, в кото-

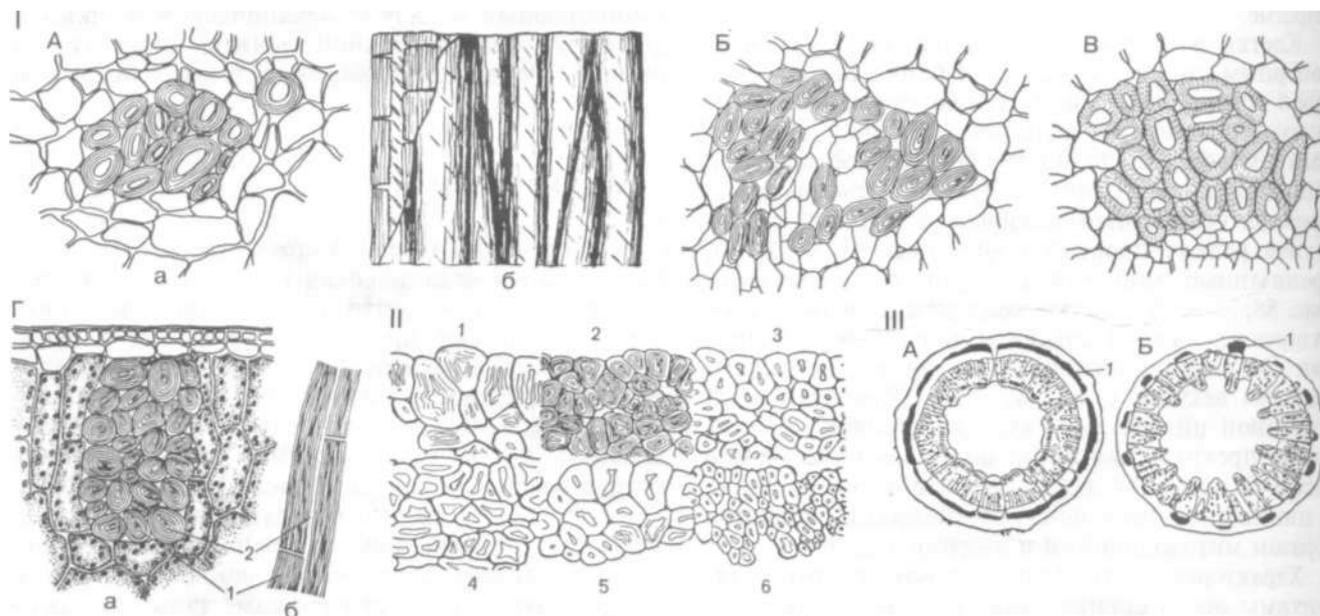


Рис. 89. Лубяные волокна растений:

I — поперечные и продольные срезы лубяных волокон: A — в стебле льна обыкновенного (*Linum usitatissimum*): a — поперечный разрез, б — продольный срез; B — в стебле конопли посевной (*Cannabis sativa*); B — в черешке листа тополя канадского (*Populus canadensis*); Г — в листьях пальмы веерной (*Trachycarpus excelsa*): a — поперечный, б — продольный срезы; 1 — оболочка волокна; 2 — полость волокна; // — разнообразие лубяных волокон у различных рас конопли (7–6); III — расположение лубяных волокон (I): A — сплошным слоем в стебле рами; B — отдельными пучками в стебле подсолнечника

ром также выявляется ламеллированность; незадолго до конца формирования вторичной оболочки цитоплазма распределена неравномерно по длине волокна: на некоторых участках она имеет вид очень узкого постенного слоя субмикроскопической толщины, в котором почти нет крупных органоидов и полость клетки занята в основном крупной вакуолью. В других участках цитоплазма образует скопления со многими органоидами, центральная вакуоль отсутствует. В целом волокна насыщены цитоплазмой, в которой встречаются единичные мелкие хлоропласты, часто с крахмальными зернами. Система гран в них развита слабо, хотя у некоторых насчитывается до 15 тилакоидов. В строме хлоропластов иногда выявляются пластидные рибосомы и пластоглобулы. Число митохондрий в несколько раз больше, чем хлоропластов, они содержат хорошо развитую систему крист. Характерная черта молодых лубяных волокон — высокоактивный комплекс Гольджи. Довольно многочисленные диктиосомы продуцируют огромное число секреторных пузырьков, которые, очевидно, участвуют в формировании внутреннего слоя (Вз) волокна. Элементы эндоплазматического ретикулума — в виде прозрачных пузырьков. У вполне сформировавшихся волокон протопласт чаще всего отмирает и полость клетки совершенно исчезает. У виноградной лозы, например, полость клетки разделена тонкими перегородками (*перегородчатые лубяные волокна*).

За счет интрузивного роста лубяных клеток создается исключительная прочность ткани, которая повышается благодаря спиральным расположениям микрофибрилл. Обычно лубяные волокна составляют простую ткань, располагаясь либо более или менее широким поясом, либо собраны отдельными группами, образующими вместе с проводящими тканями сосудисто-волокнистые пучки (рис. 89, III, А, Б). У некоторых растений лубяные волокна с паренхимными клетками образуют *лубяную паренхиму*.

Свойства лубяных волокон (прочность, исключительная эластичность, большая длина волокна, отсутствие одревеснения) очень ценны для текстильной промышленности. Особый интерес представляют такие растения, как лен, конопля, кенаф, джут, рами. Они возделываются человеком уже более 5000 лет, их техническое волокно используется в текстильной промышленности.

Текстильные качества лубяных волокон неодинаковы. Различают твердо- и мягковолокнистые растения. У мягковолокнистых (лен) волокна мягкие, эластичные, идут на изготовление высококачественных льняных тканей. У твердо-волокнистых (новозеландский лен, виды агавы, некоторые пальмы) лубяные волокна твердые, грубые, сравнительно малоэластичные. Из таких волокон делают веревки, щетки, грубые волокнистые ткани.

По происхождению лубяные волокна бывают первичными и вторичными. *Первичные волокна* образуются перициклом, *вторичные* — камбием. У травянистых двудольных растений преобладают первичные волокна, у древесных — вторичные.

Вторичные лубяные волокна намного короче первичных и чаще одревесневают. У конопли длина первичных волокон в среднем составляет 10—12 мм, а вторичных — 2—3 мм. Вторичные волокна хорошо развиты у липы, березы, дуба и других древесных растений. Крайне редко лубяные волокна развиваются у голосеменных.

Древесинные волокна, или *либриформ* (лат. liber, род. п. libri — луб, лыко и forma — форма), — специализированные механические элементы древесины. Формируются они камбием, имеют, как правило, одревесневшие вторичные оболочки.

В эволюционном плане волокна либриформа произошли из элементов ксилемы, в которых функция проведения воды сочетается с опорной функцией, т. е., вероятнее всего, из трахеид (см. дальше). Свидетельство тому — наличие постепенных переходов между этими двумя типами клеток у некоторых покрытосеменных, например у дуба. Это родство подтверждается такими изменениями клеток древесинных волокон, как уменьшение длины волокна, утолщение стенок, уменьшение размеров пор и изменение формы их отверстий.

Волокна либриформа значительно короче лубяных волокон (не более 2 мм), одревесневшие оболочки снабжены простыми порами со щелевидными очертаниями. Так же, как у лубяных волокон, имеющих простые поры, поры либриформа расположены по спирали.

Либриформ нередко называют многофункциональной тканью (В. Г. Александров, 1966). Это связано с изменчивостью морфоструктуры волокон. Часто древесинные волокна морфологически выражены нечетко. Встречаются переходные элементы между клетками либриформа и водопроводящими элементами. В этом случае клетки либриформа снабжены большим числом окаймленных пор и принимают участие в транспортировке воды. У таких древесинных волокон

1 1

Рис. 90. Разнообразие древесных волокон: 1 — живые паренхима-газированные; 2, 3 — переходного типа; 4 — механическое волокно

рано отмирает живое содержимое. Нередко наблюдаются переходные элементы между клетками либриформа и древесинной паренхимой. В этом случае клетки волокон значительно укорочены, на их стенках имеется множество простых пор, они сохраняют живое содержимое и по многим особенностям напоминают живую паренхиму. В таких клетках запасаются крахмал и другие органические вещества.

У некоторых растений полость волокон либриформа перегороджена неполными тонкими перегородками. Такой либриформ называется *перегородчатым*, встречается он, например, в древесине винограда (рис. 90).

Клетки либриформа очень прочны, но почти неэластичны. Главная его функция — опора для водопроводящих тканей и для всего растения. Этот тип склеренхимы весьма распространен среди высших растений. У лиственных деревьев либриформ иногда занимает значительную часть древесины, особенно в тех ее массивах, которые сформировались во вторую половину вегетационного периода. Иногда склеренхима формирует перичиклом, в этом случае волокна называют *перичиклическими*. Они долго сохраняют целлюлозные стенки, редко одревесневают.

СКЛЕРЕИДЫ

Склерейды (греч. skleros — твердый) представлены клетками самой разнообразной формы, с равномерно утолщенными слоистыми стенками, пронизанными простыми, нередко ветвистыми порами. Стенки склерейд всегда сильно одревесневают, иногда пропитываются известью, кремнеземом и кутином. Живое содержимое, как правило, отмирает. Изредка, когда клетка-склерейда сообщается с соседними живыми клетками, протопласт сохраняется, и в таких склерейдах со временем может наступить раздревеснение оболочек (например, в мякоти плодов груши).

Склерейды встречаются в различных органах растений: плодах, листьях, стеблях, могут формироваться на протяжении всего онтогенеза. В тканях органов они могут располагаться поодиночке и группами. Группы склерейд бывают рассеяны в мякоти плода, либо частично перемешаны с паренхимными клетками (в коре дроба), либо составляют плотную, без межклетников ткань (косточка плодов сливы, черешни, абрикоса, скорлупа ореха и др.).

Классификация склерейд обычно основана на их морфоструктуре. Различают следующие типы

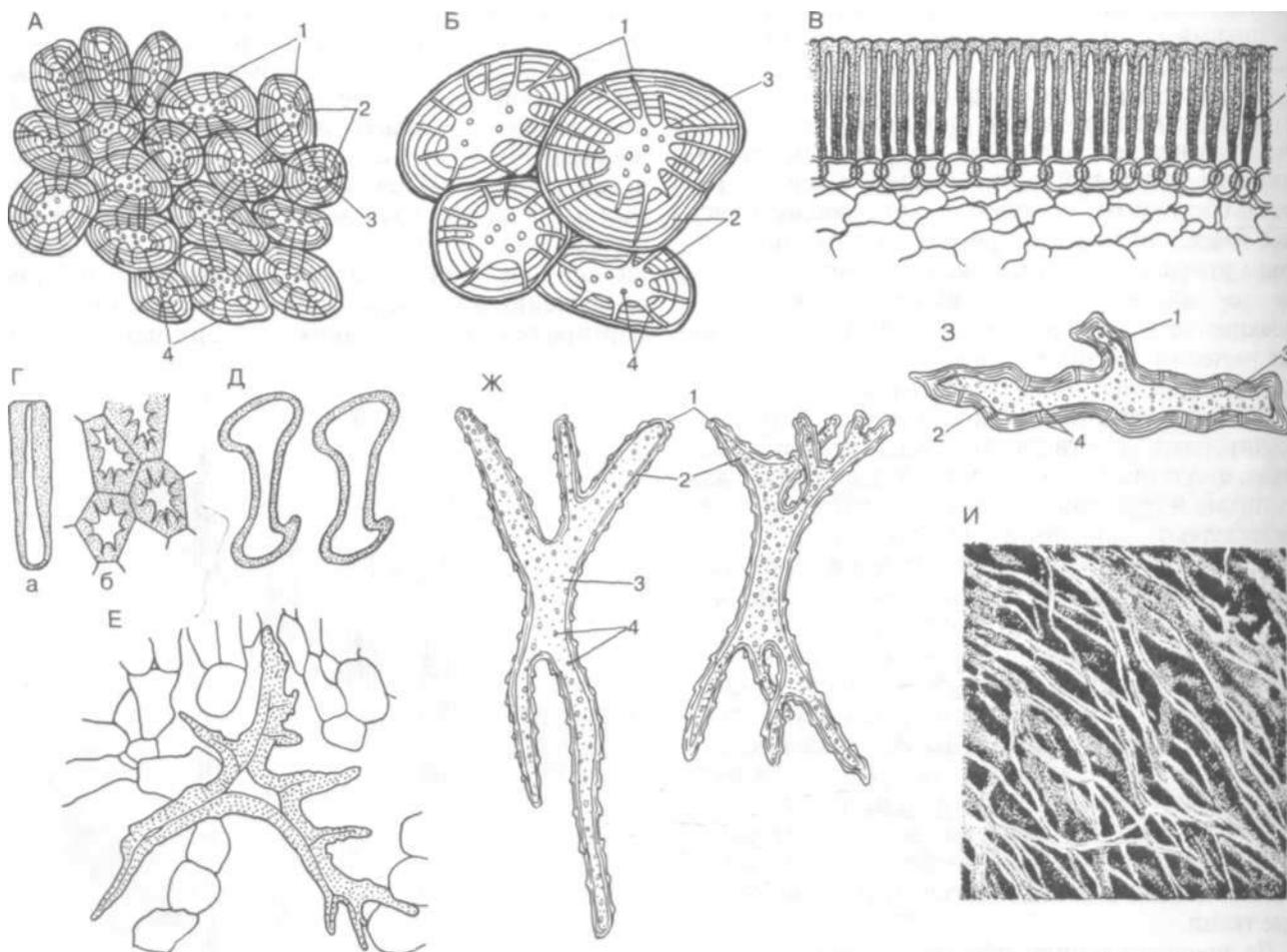


Рис. 91. Склерейды:

А, Б — брахисмреиды: А — из мякоти плода груши (*Pyrus communis*); Б — из сердцевинной плуша (*Нояа carnosa*); В — «палисадный» эпидермальный слой (I) в семени фасоли (*Phaseolus* sp.), состоящий из макросклерейд; Г — отдельная макросклерейда: а — в продольном сечении, б — в поперечном сечении; Д — ктосклерейды в семенной коже гороха (*Pisum* sp.); Е, Ж, З — астросклерейды: Е — в листовой пластинке *Trochodendron*; Ж — из листа кувшинки (*Nymphaea alba*); З — из листа камелии (*Camellia japonica*); И — нитевидные склерейды оливкового дерева (*Olea*); 1 — первичная оболочка; 2 — вторичная оболочка; 3 — полость клетки; 4 — поровые каналы

склереид: *брахисклереиды*, или *каменистые клетки*, — короткие изодиаметрические склереиды, напоминающие по форме паренхимные клетки и широко распространенные в коре, лубе и сердцевине стеблей, а также в мякоти плодов (рис. 91, А, Б); *макросклереиды* — удлиненные палочкообразные клетки, примером которых могут служить склереиды, образующие «палисадный» эпидермальный слой в семенах бобовых (рис. 91, В, Г); *остеосклереиды* — напоминают по форме трубчатую кость, присутствуют в листьях многих двудольных и в семенной кожуре (рис. 91, Д); *астросклереиды* (звездчатые склереиды) представляют в различной степени разветвленные клетки, часто встречающиеся в листьях двудольных (рис. 91, Е, Ж, З); нитевидные склереиды — длинные тонкие клетки, похожие на волокна (рис. 91, И); *трихосклереиды* — ветвистые тонкостенные склереиды, напоминающие волоски растений, ответвления которых проникают в межклетные пространства.

Особую форму одиночных склереид, встречающихся в кожистых и мясистых листьях, представляют *опорные клетки* — *идиобласты* (рис. 92). Они несут на себе всю тяжесть сочной хлоренхимы листьев и часто встречаются в листьях вечнозеленых растений (чай, камелия, маслины), а также у облепихи. Астросклереиды в листьях водного растения кувшинки (см. рис. 91, Ж) также представляют ветвистые опорные клетки.

В большинстве случаев склереиды имеют первичное происхождение. Они возникают или непосредственно из клеток апикальных меристем стебля, или из меристематических клеток, расположенных к периферии от прокамбиальных пучков, или же от клеток, лежащих под наружным слоем меристематических клеток, превращающихся в эпидермис. В склереиды могут превращаться и клетки протодермы, например в кожуре

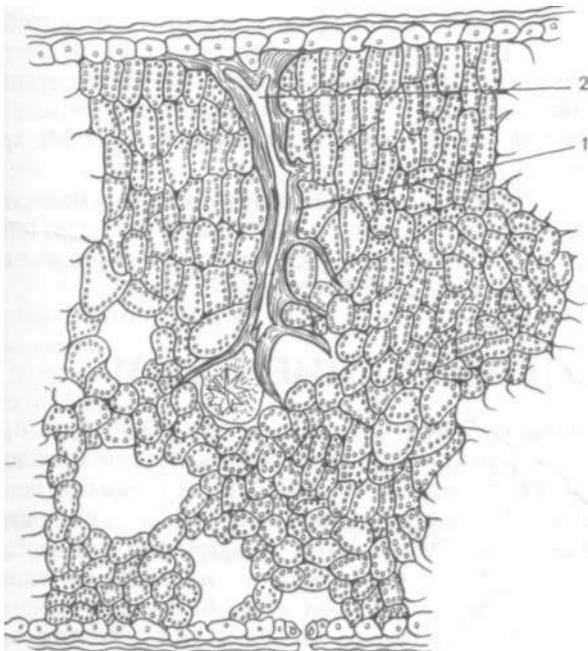


Рис. 92. Опорная клетка — идиобласт — в листе камелии японской (*Camellia japonica*):
1 — утолщенная и одревесневшая стенка опорной клетки; 2 — полость клетки

семени фасоли, в наружной чешуе лука. Они также могут формироваться из обычных паренхимных клеток первичной коры или сердцевинных лучей путем утолщения и последующего одревеснения их стенок. Возникают они и в результате деятельности перицикла, иногда камбия и феллогена (кнаружи органа).

Склереиды не всегда играют чисто механическую функцию, так, например, в коре деревьев и кустарников они укрепляют склеренхимную архитектуру и вместе с тем защищают кору от поедания травоядными животными.

ПРИНЦИП РАСПОЛОЖЕНИЯ МЕХАНИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ В ТЕЛЕ РАСТЕНИЯ

Наземные растения в процессе эволюции выработали способность противостоять различным механическим нагрузкам. Сравнительно тонкий ствол яблони выдерживает крону, несущую урожай, соломина злаков несет тяжелый колос, не ломается под напором сильных ветров, листья не страдают от сильных дождей, града.

Удивительная прочность растений давно привлекала внимание ученых. Ее пытались разгадать и объяснить Галилей, позже Р. Гук и Н. Грю. В 1874 г. немецкий ботаник С. Швенденер обосновал теорию развития и распределения механических тканей в растительном организме с точки зрения теории сопротивления материалов. Он показал, что тело растения представляет собой статическую арматурную конструкцию.

С точки зрения теории сопротивления материалов наиболее прочной инженерной конструкцией является двутавровая балка (см. рис. 94, А). Это было установлено при испытании на прочность различных материалов. Так, если стержень положить на две опоры и нагрузить, он прогнется (рис. 93). При этом его верхняя и нижняя сторо-

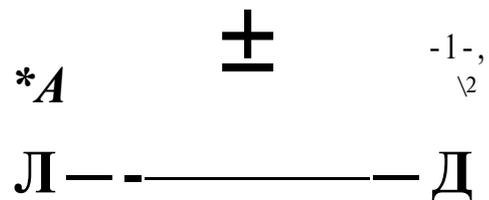


Рис. 93. Испытание стержня на прочность (по А. Е. Васильеву и др., 1978). Верхняя сторона (1—1) сокращается и испытывает сдвливание; нижняя сторона (3—3) растягивается; средняя часть (2—2) остается нейтральной

ны будут противостоять различным силам. Верхняя сторона (по линии 1—1) будет сжиматься, т. е. противостоять раздавливанию, нижняя (по линии 3—3) — растягиваться, т. е. противостоять разрыву. Более или менее нейтральным останется материал, находящийся в центре стержня (по линии 2—2). Таким образом, с точки зрения инженерных расчетов материал надо сосредоточить вверху и внизу стержня, где он будет испытывать наибольшую нагрузку. В центре же с целью облегчить массу всей конструкции и в целях эко-

номии надо дать лишь такое количество материала, которое предотвратит смятие конструкции в поперечном направлении. Этим механико-математическим расчетам и отвечает двутавровая балка, используемая для перекрытий (рис. 94, А, Б).

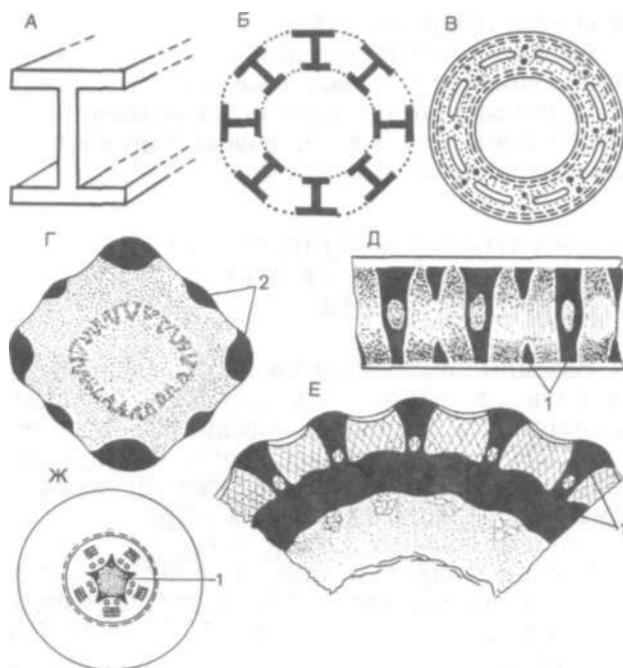


Рис. 94. Принцип распределения механических тканей в теле растения с точки зрения теории сопротивления материалов: Механические конструкции. А — двутавровая балка; Б — полый цилиндр как совокупность двутавровых балок; В — сечение фабричной трубы. Растения-инженеры: Г — молодой побег бузины (*Sambucus racemosa*); Д — лист новозеландского льна (*Phormium*); Е — участок соломины молинии (*Molinia*); Ж — корень груши (*Rhus communis*); 1 — склеренхима; 2 — колленхима

С. Швенденер, подробно изучивший расположение механических тканей во многих органах растений, показал, что механические напряжения, возникающие в ветви дерева, можно считать такими же, как в любом кронштейне. Ткани, расположенные ближе к концу ветки, работают на растяжение, а у ее основания — на сжатие. Поэтому механические ткани находятся в поверхностных слоях побега (рис. 94, Г). В листьях механические ткани по расположению могут быть похожими на двутавровую балку (рис. 94, Д).

Вертикально стоящий стебель (ствол) подвергается изгибам в различных направлениях и, согласно теории, обособленной С. Швенденером, напоминает такую инженерную конструкцию, как вертикальная труба (рис. 94, В). Наиболее экономным и прочным в таком случае будет расположение механических тканей как совокупность двутавровых балок (рис. 94, Б), где механические элементы отнесены к периферии. Действительно, в стеблях колленхима и склеренхима чаще располагаются или непосредственно под эпидермисом или чуть-чуть глубже. Центр стебля обычно занят тонкостенной паренхимой или даже имеет полость (см. рис. 89, III, А, Б; рис. 94, Е).

Теория сопротивления материалов позволяет объяснить расположение механических тканей в корне. Корень окружен почвой, и ему не грозит опасность излома и изгиба. Его функция — «заякоривание» растения в почве, поэтому корень

противостоит напряжениям, стремящимся выдернуть его из почвы, т. е. «работает* на разрыв. Соответственно этому целесообразно размещение механических элементов в самом центре корня (рис. 94, Ж).

Существенный вклад в изучение проблемы распределения механических тканей в теле растения внес ботаник В. Ф. Раздорский (1883—1955). Он отметил, что строительно-механический принцип объясняет лишь одну сторону функционирования системы механических тканей. Дело в том, что механические элементы нельзя рассматривать в отрыве от всех остальных тканей, да и сами механические ткани редко выполняют только одну опорную функцию. Структура органов пластична и находится в динамике, т. е. структура — это процесс.

Изучив типы динамических нагрузок, которые выносят растения, В. Ф. Раздорский разработал теорию строительно-механических принципов, согласно которой тело растения можно сравнить с железобетонной конструкцией, в которой железо и бетон дополняют друг друга. Роль железной арматуры (каркаса) в растении играют тяжи склеренхимы, а роль бетона (заполнителя) выполняют живые клетки. Каркас препятствует разрыву, а наполнитель противостоит раздавливанию и не допускает слияния арматуры. В результате создается удивительная прочность растительных органов, намного большая, чем прочность составляющих его тканей, взятых порознь.

Растения не могут обладать такой жесткой конструкцией, которая характерна для строительно-инженерных сооружений. Во-первых, прочность растений постепенно наращивается в процессе онтогенеза; во-вторых, растения подвергаются различным быстро меняющимся, т. е. динамическим, нагрузкам (порывы ветра, удары капель дождя, вытаптывание животными). В связи с этим органы растений должны обладать такой системой опорных тканей, которая способна возвращать их в исходное состояние после снятия нагрузки. Поэтому ствол дерева, раскачивающийся под тяжестью кроны, имеет конструкцию не полый жесткой трубы, а сплошной упругой пружины.

В последнее время принцип распределения механических тканей в теле растения все шире стал использоваться при сооружении крупных строительно-инженерных объектов.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ !

При выходе растений на сушу наряду с проблемой прочности организма возникла проблема снабжения органов и тканей питательными веществами. Вследствие этого появились специализированные группы клеток для проведения необходимых растению веществ — *проводящие ткани*. Наземное растение получает питание из почвы и окружающей атмосферы. Для обеспечения воздушного и почвенного питания возникли две проводящие ткани, по которым вещества передвигаются в двух противоположных направлениях.

ях. *Ксилема* проводит вещества почвенного питания, воду с растворенными минеральными солями в направлении снизу вверх (от корней к листьям), т. е. осуществляет восходящий ток. *Флоэма* проводит вещества, синтезируемые листьями, в направлении сверху вниз (от листьев к корням), т. е. осуществляет нисходящий ток.

Хотя у некоторых крупных бурых водорослей и мхов имеются специализированные ткани, выполняющие функции проведения, все же наиболее высокого уровня эволюционного развития проводящие ткани достигают у папоротниковидных и семенных растений, которые объединяются в группу сосудистых. В онтогенезе растения проводящие ткани развиваются очень рано, иногда уже в зародыше семени имеются первичные проводящие элементы. Во взрослом растении эти ткани играют особо важную роль во внутренней структуре осевых органов.

Являясь узкоспециализированными тканями, ксилема и флоэма тем не менее имеют ряд общих признаков.

1. Представлены в теле растения *непрерывной системой*, разветвленной и соединяющей все органы растения — от самых молодых побегов до тончайших корневых волосков.

2. Относятся к *сложным тканям*, так как в их состав входят морфологически и функционально разнородные элементы — проводящие, запасные, механические, выделительные. Каждый из этих элементов выполняет определенную функцию, но все вместе они обуславливают проведение веществ. Основными являются проводящие элементы, остальные — обеспечивают выполнение их функций.

3. Проводящие комплексы флоэмы и ксилемы представлены прозенхимными, вытянутыми вдоль осевых органов высокоспециализированными элементами, стенки которых содержат поры или перфорации, облегчающие прохождение веществ.

4. По происхождению и развитию проводящие ткани могут быть первичными и вторичными. Первичные проводящие ткани дифференцируются в процессе развития первичного тела растения меристематической тканью прокамбием, вторичные образуются камбием и связаны с важной стадией развития растения — увеличением толщины осевых органов.

5. В большинстве случаев ксилема и флоэма располагаются рядом, образуя *слои*, или *проводящие пучки*.

Изучение проводящих тканей — одна из важных и сложных задач анатомии растений. Помимо того, что эти ткани сами по себе играют первостепенную роль в жизнедеятельности растительного организма, их структура видоспецифична и служит определяющим признаком многих таксонов. Кроме того, особенности проводящей системы могут быть использованы для восстановления путей филогенеза многих групп растений. Здесь неопределимую роль играют палеоботанические исследования хорошо сохранившихся остатков ксилемы вымерших растений.

КСИЛЕМА (ДРЕВЕСИНА)

Термин «ксилема» ввел немецкий ботаник К. В. Негели (1817—1891); происходит от греч. *xylon* — срубленное дерево.

Ксилема — основная водопроводящая ткань сосудистых растений, обеспечивающая восходящий ток. Однако сказанное нельзя понимать слишком прямолинейно. Во-первых, понятия «верх» и «низ» справедливы только в том случае, если иметь в виду организацию типичного растения. Однако среди растений есть так называемые «плакучие» формы, у которых олиственные побеги свешиваются вниз и вещества по ксилеме опускаются, а не поднимаются. Во-вторых, по ксилеме могут передвигаться органические соединения, называемые *пасоккой*. Выделение пасоки («плач» растений) наблюдается ранней весной у березы, винограда, клена сахарного. В пасоке содержатся минеральные соли, поглощенные из почвы, и органические вещества — сахара, белки, аминокислоты, синтезированные или преобразованные в корне. В период сокодвижения содержание Сахаров в пасоке достигает 3—8 %. В это время органические вещества из запасующей паренхимы корня и нижней части ствола передвигаются по ксилеме в распускающиеся почки. Однако в типичном случае ксилема — водопроводящая ткань.

Ксилема состоит из нескольких типов клеток. Одним из основных ее компонентов является *трахеальный элемент*. В дифференцированном состоянии это мертвая клетка, функционирующая как канал для проведения водных растворов. Второй тип элементов ксилемы — *паренхимные клетки*. Эта группа клеток может быть представлена довольно разнообразно. По положению и степени участия в ксилемном транспорте особое место в данной группе занимают клетки паренхимы, расположенные рядом с трахеальными элементами (контактные клетки). Они вносят наибольший вклад в формирование ксилемного раствора.

Третий тип ксилемных элементов составляют *древесинные склеренхимные волокна*. По форме и структуре клеточной оболочки волокна несколько сходны с трахеальными элементами, располагаются большей частью группами, образуя компактные тяжи, выполняющие главным образом опорную функцию.

По происхождению и местоположению различают первичную и вторичную ксилему. Первичная ксилема возникает как результат деятельности прокамбия верхушечной меристемы. В ней различают *протоксилему* (греч. *protos* — первый) и появляющуюся позднее *метаксилему* (греч. *meta* — после). Вторичная ксилема развивается из камбия. Первичная и вторичная ксилемы различаются как набором элементов, так и их структурой. Первичная ткань устроена более просто: часто она состоит только из трахеальных элементов, а если и включает паренхимные клетки, то процент их невелик. Вторичная ксилема типична для осевых органов голосеменных и древесных двудольных, у которых первичные ткани существуют недолго. Характерной чертой ее является наличие

двух систем элементов: вертикальной, в которой преобладают мертвые клетки, и горизонтальной (радиальной), состоящей в основном из живых клеток (древесинные лучи). Детальное строение вторичной ксилемы будет рассмотрено при изучении стебля многолетних древесных растений.

Трахеальные элементы. Термин «трахеальный элемент» происходит от слова «трахея», за некоторое сходство с трахеями насекомых. В ксилеме встречаются два основных типа трахеальных элементов — трахеиды и членики сосудов.

Трахеиды — прозенхимные клетки длиной в несколько миллиметров, шириной в десятые и сотые доли миллиметра (рис. 95, А—В). Сформировавшиеся трахеиды представляют собой мертвые клетки с утолщенными одревесневшими оболочками, несущими поры, часто окаймленные (с торусом и без торуса). Фильтрация растворов из одной трахеиды в другую происходит через эти поры (рис. 95, Б).

Формируются трахеиды из прокамбиальных пучков верхушечной меристемы, а также из камбия. Для них характерен интрузивный (скользящий) рост, когда одна из трахеид внедряется своим заостренным концом между другими трахеидами. Образуется сплошная масса плотно прилегающих друг к другу трахеид, заполняющих большую часть объема осевых органов растений.

Трахеиды (так же, как сосуды) передают растворы не только в продольном направлении, но и в горизонтальном; в лежащие рядом проводящие и паренхимные элементы. Поэтому боковые стенки у них водопроницаемы. В то же время для трахеальных элементов характерны утолщения различной формы — кольчатые, спиральные, сетчатые, лестничные и точечные (см. рис. 95, 97, 100). Такое утолщение оболочки, не по всей ее поверхности, а в отдельных участках, имеет огромное биологическое значение. При относи-

тельно экономном расходовании органического вещества водопроводящие элементы оказываются устойчивы к сжатию и растяжению и в то же время проницаемы (в поперечном направлении).

У папоротниковидных и голосеменных трахеиды служат единственным проводящим элементом в ксилеме. У покрытосеменных растений трахеиды в большем или меньшем количестве в зависимости от вида перемежаются с сосудами и другими элементами ксилемы. У многих покрытосеменных трахеиды вообще отсутствуют, их наличие считается признаком примитивности и древности вида. Тем не менее по этим водопроводящим элементам в стволах хвойных вода от корней поднимается на огромную высоту (у секвойи, например, на высоту более 100 м). При этом вода проходит через десятки, а то и сотни тысяч трахеид и окаймленных пор.

Кроме проводящей, трахеиды выполняют механическую функцию. У голосеменных и некоторых цветковых растений специальные механические элементы отсутствуют. Прочность стебля обеспечивается трахеидами. В стволах хвойных, например, один или два наружных слоя трахеид выполняют функцию транспортировки воды, все внутренние слои, т. е. почти вся масса трахеид, воду не проводят и функционируют как механическая ткань. Между трахеидами и механическими волокнами (либриформом) существует ряд переходных форм.

Сосуды, или *трахеи*, состоят из многих клеток, которые называются *члениками* сосуда. Членики располагаются друг над другом, образуя длинную полую трубку. Поперечные перегородки между члениками растворяются и возникают *перфорации* (*сквозные отверстия*). По таким полым трубкам растворы передвигаются значительно легче, чем по трахеидам. Каждый сосуд может состоять из огромного числа члеников, поэтому средняя дли-

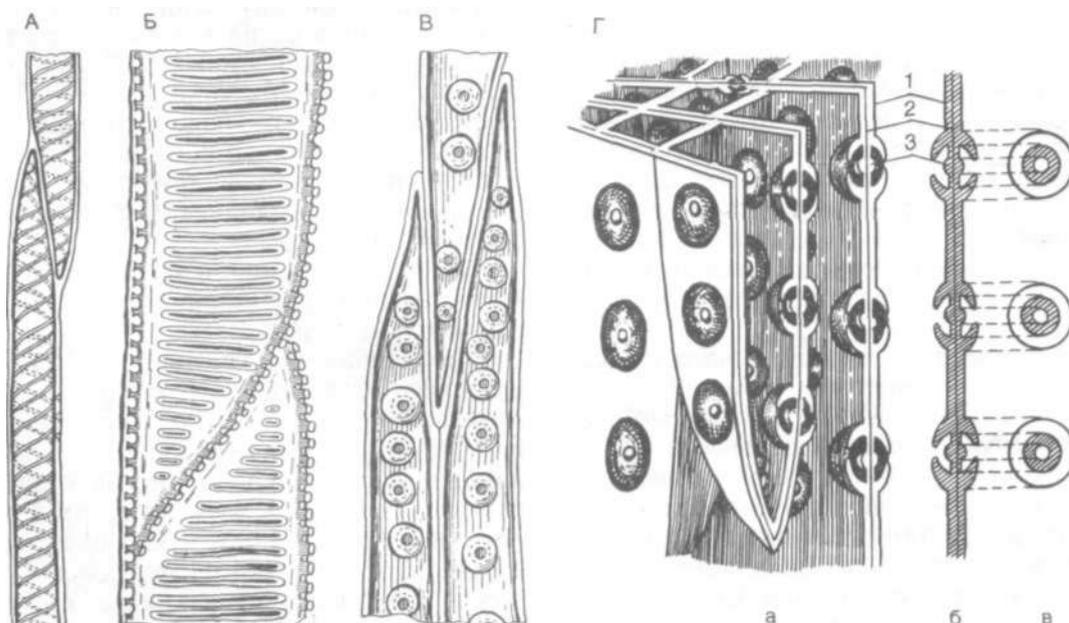


Рис. 95. Типы трахеид:

А — спиральные липы (Pteridium cordata); Б — лестничные папоротника орляка (Pteridium aquilinum); В — пористые сосны (Knus silvestris); Г — лиственницы (Larix); а — схема структуры трахеид в разных сечениях; б — окаймленные поры в продольном сечении; в — то же, с поверхности; 7 — клеточные стенки; 2 — срединная пластинка; 3 — торус

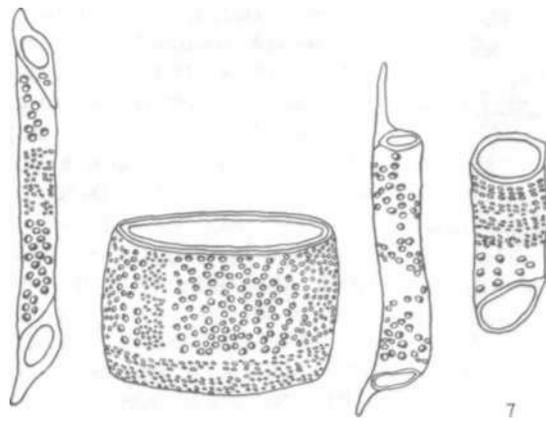


Рис. 96. Типы члеников сосудов (вид сбоку):
1 — береза (*Betula alba*); 2 — тюльпанное дерево (*Liriodendron sinense*); 3 — лобелия (*Lobelia cardinalis*); 4, 5 — дуб (*Quercus alba*); 6 — яблоня (*Malus domestica*); 7 — клен (*Acer negundo*)

на сосудов — несколько сантиметров (иногда до 1 м и более). Так, длина сосудов дуба иногда достигает 2 м, лиан — 3—5 м, иногда несколько десятков метров. Типы члеников сосуда различны (рис. 96). Самые совершенные сосуды состоят из широких коротких члеников, диаметр которых превышает длину, а в перфорационных пластинках имеется одно крупное отверстие (дуб). Менее специализированные сосуды состоят из более длинных и узких члеников, поперечные стенки между которыми наклонны. Перфорационные пластинки имеют несколько отверстий, расположенных друг над другом (лестничная перфорация). Наиболее примитивные сосуды с лестничной перфорацией насчитывают более ста переключений. Существует известная корреляция между этими признаками: чем длиннее членики сосуда, тем они уже, тем более наклонна конечная стенка, тем мельче и многочисленнее перфорации. Такого типа сосуды, с узкими длинными члениками, характерны главным образом для древесных растений, как для более древних форм. Травянистые растения, более эволюционно продвинутые, имеют сосуды первого типа.

Как говорилось, по характеру утолщений клеточных стенок различают кольчатые, спиральные, сетчатые, лестничные, поровые (с супротивной и очередной поровостью) сосуды (рис. 97; см. рис. 100, 1, 2).

Кольчатые и спиральные сосуды в процессе онтогенеза растений появляются первыми и функ-

ционируют относительно недолго. Эти сосуды мелкие и тонкостенные, стенки их одревесневают лишь частично, они могут растягиваться и поэтому не препятствуют росту органа. Такой тип сосудов у всех покрытосеменных появляется раньше других и вместе с трахеидами образует проводящие элементы протоксилемы. Уже в метаксилеме, а тем более во вторичной ксилеме ни кольчатые, ни спиральные сосуды не встречаются.

Сетчатые и точечные сосуды более крупные и более прочные, появляются в онтогенезе позднее, во вторичной ксилеме, и функционируют в течение года и более. В данном случае этапы онтогенеза повторяют филогенетическое развитие растительных групп. В эволюционном отношении самыми примитивными и древними являются кольчатые и спиральные утолщения. У ринии (из группы древнейших сухопутных растений риниефитов) ксилема состояла только из кольчатых и спиральных трахеид.

Эволюция члеников сосудов — один из самых ярких и наиболее изученных примеров приспособительной эволюции.

Гистогенез сосуда. Членики сосуда образуются из продольного ряда клеток и вначале представлены расположенными друг над другом живыми паренхимными тонкостенными клетками, полость которых заполнена цитоплазмой с крупным ядром (рис. 98, Г).

Первичная оболочка члеников сосудов с точки зрения ультраструктуры типична. Она состоит из

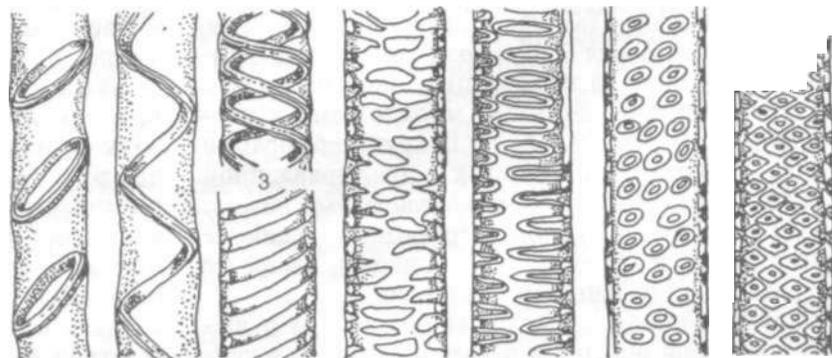


Рис. 97. Типы сосудов:
1 — кольчатый; 2—4 — спиральные; 5 — сетчатый; 6 — лестничный; 7 — пористый (супротивная поровость); 8 — пористый (очередная поровость)

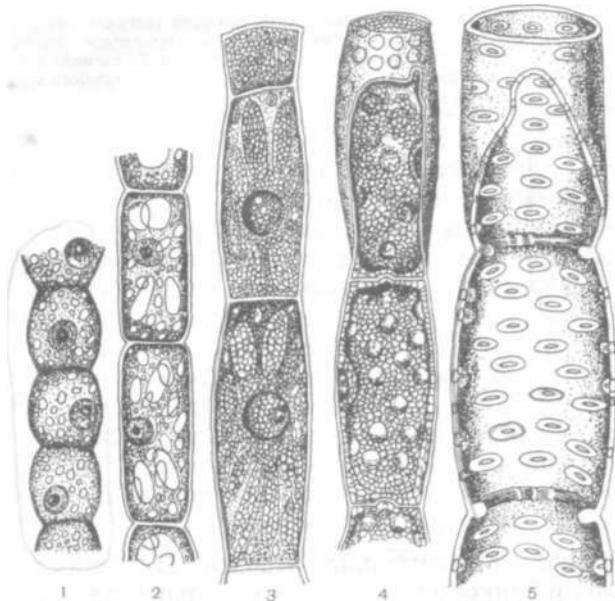


Рис. 98. Последовательные стадии формирования пористого сосуда (1—5). Объяснение в тексте

микрофибрилярной фазы и матрикса, заполняющего промежутки между микрофибриллами целлюлозы, пространственно организованными. В оболочке молодых члеников сосуда преобладают компоненты матрикса и вода. В связи с этим они могут удлиняться и разрастаться в ширину, протопласт вакуолизируется и занимает постенное положение (рис. 98, 2).

Еще до завершения роста начинается отложение слоев *вторичной оболочки*. Каждый из слоев отличается направлением ориентации микрофибрилл, характерным для данного типа элементов ксилемы. В тех участках первичной оболочки, где позднее образуются перфорации, вторичная оболочка не откладывается, но за счет разбухания пектинового вещества межклеточной пластинки они несколько утолщаются (рис. 98, 3).

В процессе отложения вторичной оболочки начинается ее *лигнификация*, которая завершается к моменту созревания клеток. После лигнификации микрофибрилярный скелет погружается не в полужидкий матрикс, а в прочное цементирующее вещество. Продольные стенки члеников окончательно оформляются в один из типов сосуда (кольчатый, пористый и т. д.; рис. 98, 4, 5). Одновременно с одревеснением боковых стенок сосуда идет процесс разрушения поперечных стенок между члениками: они ослизняются и постепенно исчезают. Так формируется *перфорация*, или *перфорационная пластинка*, либо одна центральная — простая перфорация, либо несколько сетчатых или лестничных — множественная перфорация (см. рис. 98, 4, 5). Вокруг перфорации всегда сохраняется остаток продырявленной стенки в виде ободка — *перфорационный пояс*. Среди указанных типов перфорации наиболее примитивная и древняя — лестничная, наиболее эволюционно продвинутая — простая.

Каким образом происходит процесс разрушения клеточной оболочки в ходе образования перфорации — вопрос дискуссионный. Пока точно

не известно, под влиянием механических сил или фермента целлюлазы разрушаются компоненты поперечных стенок, все ли компоненты разрушаются или только целлюлоза.

После образования перфорации протопласт отмирает, его остатки в виде бородавчатого слоя выстилают стенки трахеальных элементов. В результате последовательных структурных изменений формируется сплошная полая трубка сосуда, полость которой заполняется водой (см. рис. 98, 5).

Водопроводящие элементы ксилемы — пример клеток с очень высокой специализацией. Цикл развития клеток, дифференцирующихся в трахеальные элементы, занимает короткий промежуток времени, всего несколько суток, а в некоторых случаях даже часов. Заканчивается он глобальным автолизом цитоплазмы.

Следует отметить, что на формирование определенного типа сосудов зачастую влияют анатомические элементы, расположенные рядом. Если к сосуду примыкает либриформ, на стенках сосуда не образуются поры; при соседстве сосуда с клетками паренхимы боковые стенки несут многочисленные поры. Сложный характер утолщений сосудистых стенок наблюдается при соседстве их с клетками разнообразных по структуре сердцевинных лучей.

Механизм поступления воды в трахеальные элементы ксилемы и ее проведения ко всем частям растения сложный. Любая теория, объясняющая его, должна учитывать следующие наблюдения:

1) сосуды ксилемы — мертвые трубки с узким просветом, диаметр которого варьирует в пределах от 1,01 мм в «летней» древесине и примерно до 0,2 мм в «весенней» древесине;

2) большие количества воды переносятся относительно быстро; у высоких деревьев зарегистрирована скорость подъема воды до 8 м/ч, а у других растений она составляет около 1 м/ч;

3) чтобы поднять воду по таким трубкам к вершине высокого дерева, необходимо давление порядка 4000 кПа. Вода поднимается по тонким капиллярным трубкам благодаря высокому поверхностному натяжению под действием капиллярных сил, однако только за счет этих сил даже по самым тончайшим сосудам ксилемы вода не поднимается выше 3 м.

Все эти наблюдения удовлетворительно объясняет *теория сцепления (когезии)*, или *теория натяжения*. Согласно этой теории, подъем воды от корневой обусловлен испарением воды из клеток листа.

Вода, находящаяся в растении, непосредственно контактирует с водой почвы и с парами воды в окружающем растении воздухе. Доказано, что вода движется от более высокого водного потенциала к более низкому. Поэтому, как полагают физиологи растений, вода передвигается по растению из области с высоким водным потенциалом (т. е. из почвы) в область с более низким водным потенциалом (т. е. в атмосферу) в соответствии с градиентом водного потенциала. Водный потенциал в умеренно влажном воздухе на

несколько десятков тысяч килопаскалей ниже, чем в растении, отсюда и большее стремление воды выходить из растения.

Основная масса воды поступает в растение через корневые волоски. Вода проходит к водопрводящим элементам корня, поднимается к листьям и испаряется с поверхности внутренних клеток листа, а затем диффундирует наружу через устьица. Последний процесс называется *транспирацией*, а поток воды из корня к транспирирующей поверхности — *транспирационным током*.

Сосуды заполнены водой, и по мере того как вода выходит из сосудов, в столбе воды создается натяжение. Оно передается вниз по стеблю на всем пути от листа к корню благодаря сцеплению молекул воды. Эти молекулы стремятся «прилипнуть» друг к другу, потому что они полярные и притягиваются друг к другу электрическими силами, а затем удерживаются вместе за счет водородных связей. Кроме того, они стремятся прилипнуть к стенкам сосудов под действием сил *адгезии*. Высокая когезия молекул воды означает: для того чтобы разорвать столб воды, требуется сравнительно большое растягивающее усилие. Иными словами: столб воды обладает высокой прочностью на разрыв. Натяжение в сосудах ксилемы достигает такой силы, что может тянуть весь столб воды вверх, создавая массовый поток, при этом прочность стенкам сосудов обеспечивают лигнин и целлюлоза. Оценки прочности на разрыв для столба ксилемного сока варьируют в пределах примерно от 3000 до 30 000 кПа. В листьях зарегистрирован водный потенциал порядка 4000 кПа, и прочность водного столба, вероятно, достаточна, чтобы выдержать создающееся натяжение. Не исключено, конечно, что столб воды может иногда разрываться, особенно в сосудах большого диаметра.

Критики теории сцепления указывают на то, что любое нарушение непрерывности водного столба должно немедленно останавливать весь поток, так как сосуд должен заполняться воздухом и парами воды (явление *кавитации*). Кавитацию может вызвать сильное сотрясение, гибание ствола или недостаток воды. Однако разрыв водного столба в части сосудов не очень влияет на скорость переноса воды. Это можно объяснить тем, что вода переходит из одного сосуда в другой или же обходит воздушную пробку, передвигаясь по соседним клеткам паренхимы и их стенкам.

Вторая сила, которая участвует в передвижении воды по сосудам, — *корневое давление*. Для работы этого механизма, по-видимому, нужна активная секреция в сосудистый ток солей и других водорастворимых веществ, снижающих водный потенциал. Затем в сосуды поступает вода за счет осмоса из соседних клеток корня.

Одного положительного гидростатического давления около 100–200 кПа (в исключительных случаях до 800 кПа), создаваемого за счет корневого давления, обычно недостаточно, чтобы обеспечить передвижение воды вверх по ксилеме, но его значение у многих растений (особенно у медленно транспирирующих травянистых форм) несомненно. (Подробнее эти вопросы рассматрива-

ются в темах «Корень» и «Лист» и в курсе «Физиология растений».)

Эволюция трахеальных элементов. Трахеиды появились у высших растений как результат приспособления к жизни на суше. Они найдены у первых наземных растений риниофитов. Сосуды появились значительно позже в результате преобразования трахеид. На рис. 99 показаны превращение трахеиды в членик сосуда и видоизменение члеников сосудов в процессе эволюции (см. также рис. 96). Окаймленные поры превратились

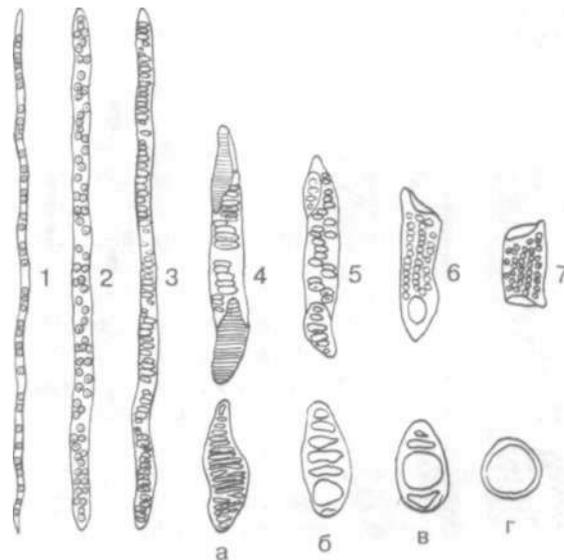


Рис. 99. Изменение структуры трахеальных элементов в ходе эволюции (по И. Бэйли, из А. Л. Тахтаджяна, 1978): 1, 2 — трахеиды с округлыми окаймленными порами; 3 — трахеиды с вытянутыми окаймленными порами; 4–7 — членики сосудов, характеризующиеся различной степенью изменений в направлении сокращения их длины, уменьшения угла наклона конечных стенок, преобразования лестничных перфораций в простые; а, б, в, г — типы перфораций между члениками сосудов

в перфорации — сквозные отверстия. Вначале сильно скошенные концы возникших сосудов заняли горизонтальное положение, а примитивная лестничная перфорация постепенно превратилась в простую перфорацию. Членики сосудов стали все короче и шире.

Появление сосудов в эволюции высших растений фиксировалось неоднократно. Они были найдены также у ряда видов селлагинелл, хвощей, некоторых папоротников, а также голосеменных (класс гнетопсиды). При этом отмечается, что возникли они независимо от сосудов покрытосеменных.

У цветковых растений сосуды стали неотъемлемой частью ксилемы и, несомненно, явились важнейшим эволюционным достижением, поскольку максимально облегчили проведение воды. В результате покрытосеменные растения оказались самой процветающей группой высших растений, наиболее приспособленной к жизни на суше.

Древесинные волокна (либриформ). Их строение рассмотрено в разделе «Механические ткани». Эти мертвые вытянутые клетки с одревесневшими оболочками, создающие опору и защиту трахеальным и паренхимным элементам ксилемы, эволюционно возникли, как и сосуды, из трахе-

ид. Но преобразование трахеид шло в данном случае в ином направлении: водопроводящая функция постепенно угасала, окаймленные поры превратились в небольшие по размерам простые поры, повысившие механическую прочность оболочек (рис. 100, 6, 7).

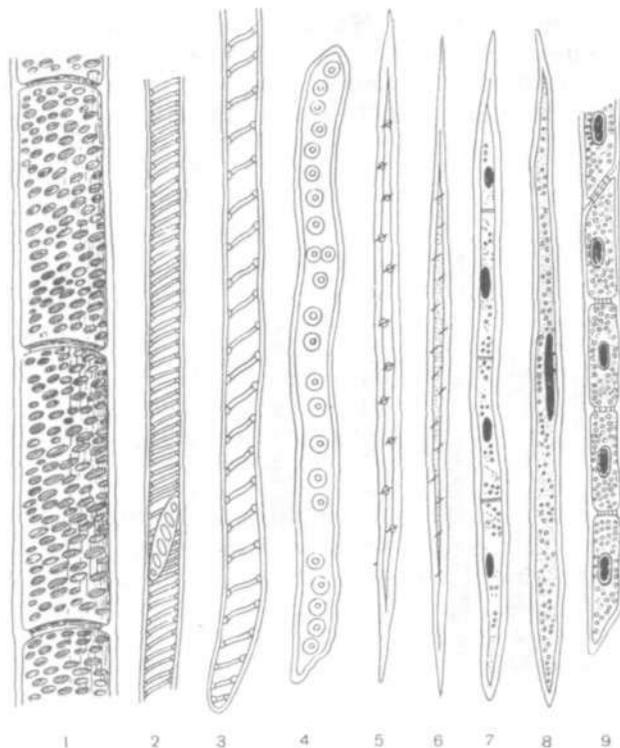


Рис. 100. Элементы древесины (по Э. Страсбургеру, 1974): 1 — пористый сосуд; 2 — спиральный сосуд; 3 — спиральная трахеида; 4, 5 — пористые трахеиды; 6, 7 — волокна либриформа; 8, 9 — древесная паренхима

Паренхимные элементы. В составе ксилемы, помимо водопроводящих и механических элементов, всегда имеются живые паренхимные клетки, составляющие иногда до 25 % и более общего объема древесины (рис. 100, 8, 9): Паренхима в ксилеме отличается структурным и функциональным разнообразием. Общим для большинства паренхимных клеток является причастность в той или иной степени к транспорту по ксилеме. Паренхимные клетки часто окружают сосуды, образуя обкладку (контактная паренхима). Она может состоять или из одних паренхимных клеток, или в нее входят еще либриформ, трахеиды, более мелкие сосуды. Околососудистые клетки находятся в тесном контакте с растворами, заполняющими сосуды, и в зависимости от условий то конденсируют в своих пластидах поступающие к ним углеводы и другие вещества, то отдают их в полость сосуда. Осенью и перед распусканием листьев в таких клетках находится в избытке крахмал, количество которого в другие периоды значительно уменьшается. Сообщаются паренхимные клетки обкладки с сосудами через односторонние окаймленные поры. Следовательно, сосуды нельзя рассматривать изолированно, так как это единая система, в которой сосуд — элемент проведения растворов, а околососудистые паренхимные клетки регулируют поступление растворов, направление и скорость их движения.

Из них наиболее специализированными являются передаточные клетки, обладающие своеобразными выростами клеточных стенок (протуберанцы). Эти клетки сопровождают трахеальные элементы в местах наиболее интенсивного выхода раствора в окружающие ткани. Они обнаружены в мелких жилках листа разных растений, в узлах злаков.

В корне околососудистые паренхимные клетки иногда склерифицируются, и в связи с этим в процессе развития обнаруживают общие черты с трахеальными элементами. Кроме опорной функции, они могут выполнять транспорт водных растворов в радиальном направлении. Собранные в горизонтальные полосы участки паренхимы образуют так называемые сердцевинные или ксилемные лучи.

Рассеянная среди ксилемных элементов паренхима, в виде вертикальных тяжей тянущаяся вдоль осевых органов, называется древесинной или тяжевой. Клетки ее имеют одревесневшие оболочки с простыми порами, протопласт в них долго не разрушается.

Часто вертикальный ряд паренхимных клеток одной стороной граничит с сосудом, в таком случае на этой стороне формируются окаймленные поры.

Клетки древесинной паренхимы служат также для запаса питательных веществ. Вся система живых клеток ксилемы взаимосвязана и образует сложную сеть.

Клетки паренхимы, примыкающие к сосуду, могут образовывать выросты в полость сосудов через поры — тилы (греч. tylos — вздутие, утолщение). Со временем они разрастаются, заполняют всю полость сосуда. Ядро паренхимной клетки либо переходит в тилу, либо делится, при этом одно ядро остается в паренхимной клетке, другое переходит в тилу (рис. 101). Дальнейшее деление ядра в тиле приводит к образованию ложной паренхимной ткани, закупоривающей полость сосуда. Этот процесс называется тилообразованием, он характерен в основном для многолетних древесных растений и связан с возрастными изменениями древесины. Чаще всего тилообразование наблюдается в старых стеблях, реже в сосудах мо-

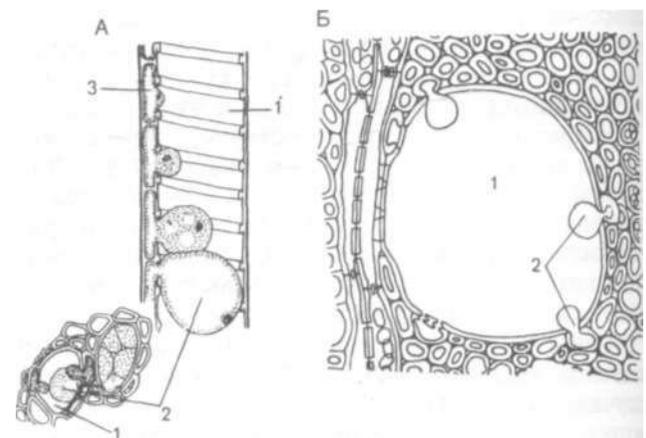


Рис. 101. Тилы: А — продольный и поперечный срезы сосудов акации белой (Robinia pseudoacacia) с тилами: 1 — сосуд; 2 — тилы; 3 — клетки паренхимы; 4 — поперечный срез сосуда грецкого ореха (Juglans regia) с тилами: / — полосы сосуда; 2 — тилы

лодых побегов (у акации, например), иногда — у однолетних травянистых растений (тыквенные). У некоторых древесных растений тилообразование не наблюдается, сосуды закупориваются различными минеральными и органическими веществами (береза, клен, вишня).

В тилах откладываются запасные пластические вещества, так же как в клетках древесинной паренхимы, иногда — конечные продукты обмена веществ, вследствие чего клетка погибает. В некоторых случаях они плотно заполняют полость сосуда, оболочки их сильно утолщаются, пронизываются поровыми каналами. Тилы становятся похожими на каменные клетки, заполненные различного рода отложениями. Такие тилы играют особую роль в процессе формирования *ядра древесины*. Изредка они образуются в трахеидах и смоляных ходах хвойных.

Тилообразование имеет важное биологическое значение, так как усиливает механическую прочность центральной части стволов деревьев и консервирует их смолоподобными органическими соединениями, не поддающимися воздействию микробов и насекомых.

ФЛОЭМА (ЛУБ)

Общая структура. *Флоэма* — важнейшая проводящая пластические вещества ткань сосудистых растений. Представлена она, так же как и ксилема, комплексом тканей, включающим проводящие (ситовидные) элементы с клетками-спутницами, паренхимные клетки, лубяные волокна и склереиды.

Флоэма изучена не столь детально, как ксилема. Связано это с тем, что флоэма состоит в основном из живых элементов, которые динамичны в своем развитии и меняются структурно и функционально в ходе онтогенеза.

Флоэмная ткань менее склерифицирована и менее долговечна, чем ксилема. Поскольку флоэма обычно занимает периферическое положение в стебле и корне, она претерпевает значительные изменения при увеличении окружности осевых органов и в конечном счете сминается перидермой. Старая ксилема, наоборот, в структурном отношении остается относительно неизменной.

В истории изучения тканей флоэма привлекла внимание ученых прежде всего как ткань, содержащая волокна, и получила название *луба* (лыко, мочало). Истинная природа флоэмы стала выясняться после открытия Т. Гартигом (1837) ситовидных элементов. Термин «флоэма» ввел К. В. Негели (1858) по местоположению ткани в теле растения (греч. *phloios* — кора): в побеге и корне двудольных растений она обычно располагается в коровой части.

Ситовидные элементы. Наиболее высокоспециализированными структурами флоэмы являются ситовидные элементы.

Различают два типа ситовидных элементов. Более примитивный — *ситовидная клетка*, которая представляет собой сильно вытянутую в длину клетку, с заостренными концами, на боковых

стенках содержит так называемые *ситовидные поля*. Ситовидные поля (название говорит об их сходстве с ситом) представляют собой участки клеточной стенки, пронизанные многочисленными отверстиями, через которые с помощью цитоплазматических тяжей сообщаются протопласты соседних ситовидных элементов. Таким образом, ситовидные поля напоминают первичные поровые поля, пронизанные плазмодесмами, которые характерны для первичных оболочек живых паренхимных клеток. Тяжи цитоплазмы в ситовидных полях обычно связаны с отложениями углевода каллозы (полимер, состоящий из остатков глюкозы, соединенных (3-1,3-связями в спиральную цепочку).

Другим примитивным признаком ситовидных клеток является отсутствие специализированных сопровождающих клеток, наличие ядер в зрелом состоянии. Пластические вещества проходят через боковые ситовидные поля из одной ситовидной клетки в другую. Такой тип ситовидных элементов присущ высшим споровым и голосеменным (рис. 102, 1, 2).

Высокоспециализированные ситовидные элементы называют *ситовидными трубками*. Каждая ситовидная трубка состоит из вертикального ряда живых вытянутых клеток — члеников, соединенных между собой поперечными стенками — ситовидными пластинками (участки общих стенок члеников, несущие ситовидные поля). Типичные ситовидные трубки состоят из цилиндрических

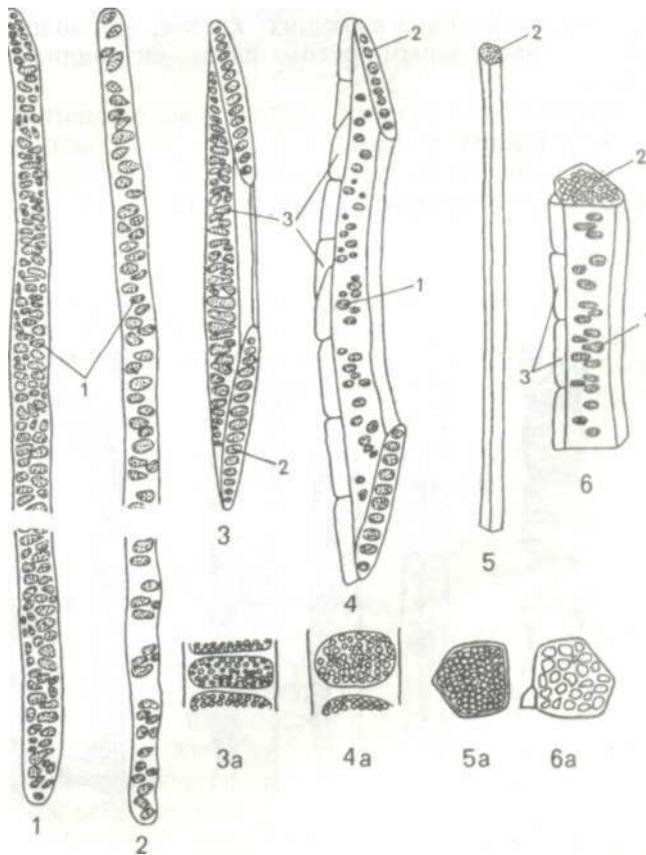


Рис. 102. Ситовидные элементы (1—6— вид сбоку; 3а, 4а, 5а, 6а — структура ситовидной пластинки):

Ситовидные клетки. 1 — папоротник орляк (*Pteridium aquilinum*); 2 — ель (*Tsuga canadensis*). Ситовидные трубки. 3, 3а — орех (*Juglans nigra*); 4, 4а — туюльпанное дерево (*Liriodendron*); 5, 5а — картофель (*Solanum tuberosum*); 6, 6а — акация (*Robinia pseudoacacia*)

клеток с горизонтальными конечными стенками; более примитивные — из клеток прозенхимной формы с вытянутыми заостренными концами, их боковые стенки незаметно переходят в конечные (рис. 102, 3—6). Ситовидные трубки обычно тянутся вдоль продольной оси органа, но есть и поперечно идущие, соединяющие группы проводящих тканей.

Оболочки ситовидных трубок целлюлозные, лишь к концу вегетации некоторые ситовидные трубки одревесневают. В полостях ситовидных трубок долго сохраняется живой протопласт в виде пристенного слоя, ядро в зрелых элементах отсутствует, живут клетки-членики, как правило, одну вегетацию. Около ситовидных трубок имеются сопровождающие клетки (клетки-спутницы), структурно и функционально связанные с ними.

Гистогенез ситовидной трубки. В онтогенетическом развитии ситовидной трубки выделяется ряд специфических особенностей. Клетка меристемы, дающая начало ситовидным элементам, вначале делится продольно. Две дочерние клетки в дальнейшем развиваются разными путями, но сохраняют многочисленные плазматические связи. Одна из клеток (большого размера) дифференцируется в членик ситовидной трубки, другая — в клетку-спутницу. Иногда исходная клетка делится 2—3 раза и образуются две-три клетки-спутницы при одной ситовидной трубке (рис. 103, А, Б). Наблюдается и поперечное деление клетки-спутницы с последующим образованием нескольких сопровождающих клеток, расположенных продольным рядом вдоль ситовидной трубки.

Первый этап развития ситовидных элементов характеризуется ростом, для него свойственны все особенности растущих клеток. Одновременно с ростом ситовидного элемента происходят спе-

цифические изменения в структуре клеточных стенок. Продольные (боковые) стенки у многих видов получают так называемые *перламутровые утолщения*. Оболочки с таким утолщением дают положительную реакцию на целлюлозу и пектины. Перламутровая оболочка в некоторых случаях настолько утолщается, что закрывает просвет клетки. В поперечных стенках в это же время начинается процесс, который в дальнейшем приводит к формированию ситовидных пластинок. Наблюдается интенсивное развитие органоидов, ответственных за синтез и секрецию веществ клеточной оболочки — аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума, в значительном количестве встречаются митохондрии и пластиды. Характерным компонентом структуры созревающих ситовидных элементов является «флоэмный белок» («Ф-белок»). По химической природе он близок к сократительным белкам микротрубочек и микрофиламентов цитоплазмы (рис. 103, Б).

Все последующие после завершения роста клеток этапы формирования ситовидных элементов носят деградиационный характер: цитоплазма и нуклеоплазма сокращаются в объеме, происходит распад тонопласта и эндоплазматического ретикулума, затем ядра. Клетка теряет рибосомы, диктиосомы, частично сохраняются митохондрии, пластиды, причем в сильно измененном виде. Одновременно формируются ситовидные поля (на боковых стенках) и ситовидные пластинки (на поперечных).

Ситовидная пластинка в общих чертах — это группа перфораций, выстланных плазмолеммой, расположенных на общей для двух члеников поперечной стенке. Перфорации ситовидной пластинки — результат дифференциации плазмодесм. Развитие сита начинается с дифференциации окаймляющей поверхности плазмодесм. Вдоль этой поверхности происходит отложение

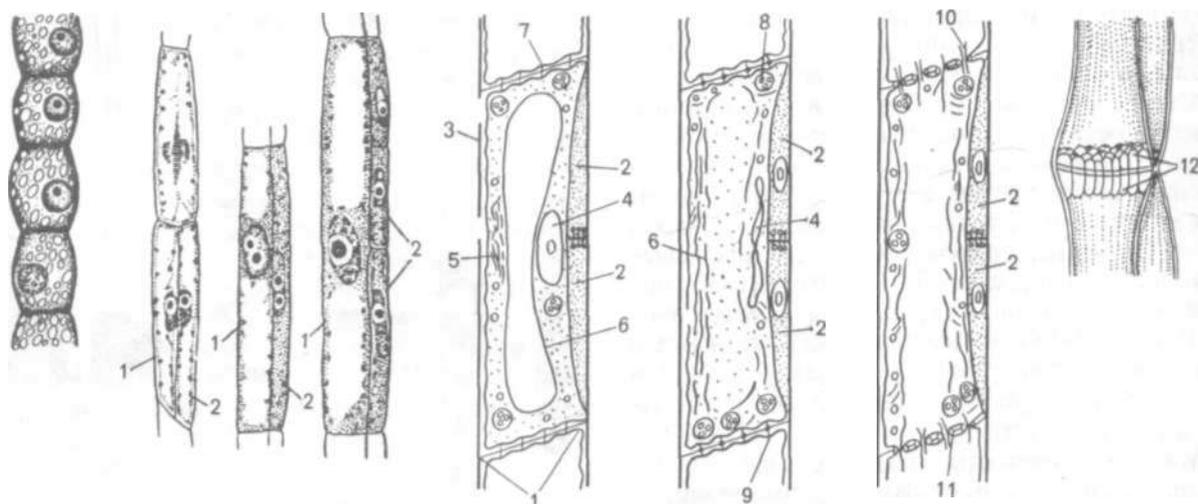


Рис. 103. Гистогенез ситовидных элементов (схемат.):

А — меристематические клетки; Б — образование клеток, дающих начало ситовидной трубке и клеткам-спутницам; В — ситовидный элемент с перламутровой оболочкой и Ф-белковым телом; Г — ядро в ситовидном элементе дегенерирует, тонопласт частично разрушен, Ф-белок рассеян по клетке, в будущих ситовидных пластинках образовались срединные полости; Д — зрелый ситовидный элемент, в ситовидных пластинках сформировались отверстия, которые выстланы каллозой и содержат Ф-белок; Е — образование мозолистого тела (12); 1 — ситовидная трубка; 2 — клетки-спутницы; 3 — перламутровая оболочка; 4 — ядро; 5 — Ф-белок; 6 — тонопласт; 7 — плазмодесмы; 8 — пластид; 9 — срединная полость; 10 — отверстие ситовидной пластинки; 11 — каллоза

аморфного вещества, в составе которого преобладает каллоза. Основной материал оболочки при этом подвергается лизису, освобождая место для каллозных отложений. Конечный этап формирования отверстий ситовидной пластинки — расширение плазмодесменных каналов за счет уплотнения (или удаления) каллозных образований (рис. 103, Г). Ситовидные поля на боковых стенках ситовидных трубок имеют более разнообразную структуру, составляющие их элементы могут сохранять различную степень сходства с плазмодесмами.

В зрелых ситовидных элементах плазмалемма окружает протопласт, содержащий небольшое число митохондрий, пластид и агранулярный эндоплазматический ретикулум. Тонoplast разрушен, ядро отсутствует. Цитоплазма теряет полупроницаемость и становится вполне проницаемой для растворов органических и неорганических веществ. Ситовидные пластинки имеют перфорации, выстланные плазмалеммой и заполненные каллозой и фибриллами «Ф-белка», которые ориентированы продольно. На этом формирование ситовидной трубки в основном завершается.

У двудольных растений ситовидные трубки функционируют чаще 1–2 года, затем камбий образует новые элементы. Известны случаи, когда этот срок превышает 2–3 года, а у некоторых растений, лишенных камбиального прироста, — и более длительное время, например у винограда, липы и других древесно-кустарниковых пород. У некоторых папоротников ситовидные элементы «работают» до 5–10 лет, а у некоторых пальм даже десятки лет. По мере старения ситовидной трубки, чаще к осени, резко увеличивается количество каллозы на ситовидных полях. В результате поровые поля, которые весной выглядели как углубление в оболочке, вначале выравниваются, а затем приподнимаются над ней. Таким образом, к осени ситовидное поле бывает покрыто плотным слоем каллозы (мозолистое тело). Функционирование ситовидных трубок прекращается, так как они становятся непроницаемыми для пластических масс. Впоследствии отмершие трубки сплющиваются давящими на них соседними живыми клетками. В отдельных случаях (например, у винограда) весной каллоза рассасывается и ситовидная трубка вновь начинает функционировать.

Ситовидные трубки имеют общий план строения и различаются у разных растений лишь в деталях. Так, длина ситовидной трубки картофеля равна 138–140 мкм, в листовом черешке настурции около 240 мкм, самая длинная ситовидная трубка достигает 550 мкм. Длина отдельных членников колеблется в пределах 150–300 мкм, поперечник — 20–30 мкм. Поперечники канальцев ситовидных полей — около 0,5–0,7 мкм.

Клетки-спутницы, или сопровождающие клетки. Образуются из одной материнской клетки с ситовидной трубкой (рис. 104) и функционально связаны с ней. Это паренхимные элементы флоэмы, обеспечивающие регуляцию передвижения веществ по флоэме, они связаны с ситовидными

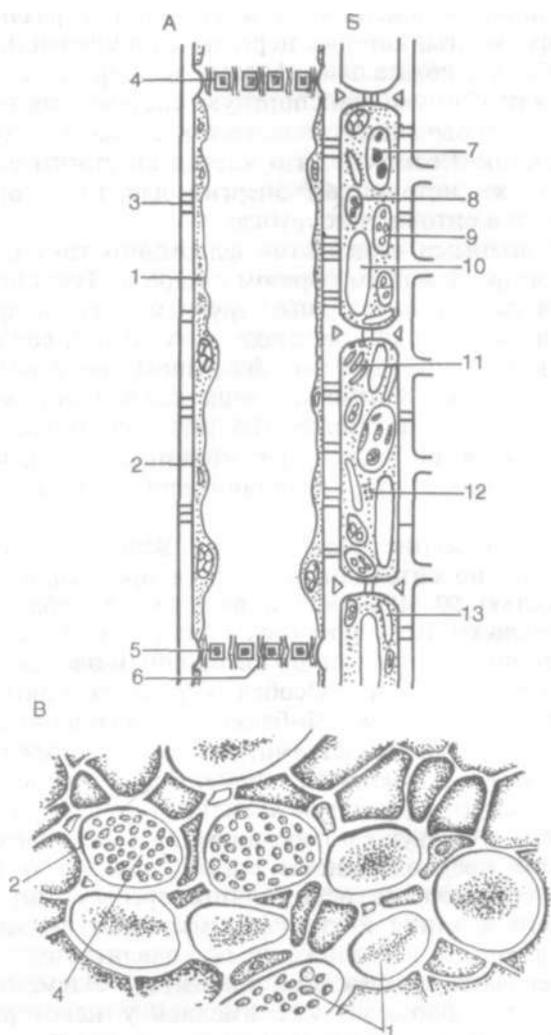


Рис. 104. Строение ситовидной трубки (А) и клетки-спутницы (Б) (схемат.):

1 — цитоплазма; 2 — плазмалемма; 3 — плазмодесмы; 4 — ситовидная пластинка; 5 — каллоза в порах ситовидной пластинки; 6 — Ф-белок; 7 — ядро; 8 — митохондрия; Р — пластиды; 10 — вакуоль; 11 — аппарат Гольджи; 12 — рибосомы; 13 — эндоплазматический ретикулум; Б — поперечный срез

элементами плазмодесмами. Протопласты клеток-спутниц отличаются метаболической активностью: ядро и ядрышко крупные, множество хлоропластов, крупных митохондрий, рибосом, имеется эндоплазматический ретикулум.

Клетки вакуолизированы, часто содержат много мелких вакуолей. Особенностью клеточных стенок является не только наличие многочисленных ветвящихся плазмодесм (например, в листе ясеня их до 24 000 на клетку), но и обилие в них инвагинаций («лабиринтов»), выстланных плазмалеммой, что значительно увеличивает поверхность (см. рис. 104). В целом клетки-спутницы по своей ультраструктуре сходны с секреторными клетками, и их способность выщелачивать сахар в проводящие элементы против градиента концентрации позволяет предполагать, что они выполняют секреторную функцию.

Активный метаболизм в клетках-спутницах, тесная связь их с ситовидными трубками, в значительной степени утративших признаки самостоятельных живых систем, указывают на активную роль сопровождающих клеток во флоэмном транспорте. Предполагают, что в клетках-

спутницах интенсивно вырабатываются различные ферменты, которые передаются в ситовидные трубки. Следовательно, флоэму надо рассматривать как единую транспортную систему, состоящую из проводящих элементов и смежных с ними клеток. Возможно, что клетки-спутницы служат также источником энергии для транспорта веществ в ситовидных трубках.

Основными веществами флоэмного тока служат сахара, главным образом сахароза. Транспортироваться по ситовидным трубкам могут и другие сахара — рафиноза, стахиоза (у ясени), сорбит у яблони, спирты. Во флоэмном соке обнаружены также азотистые вещества (белки, аминокислоты — не более 0,5 %), органические кислоты, витамины, фитогормоны (ауксин, гиббереллин и др.), неорганические соли (до 1-3 %).

Передвижение пластических веществ (ассимилятов) по ситовидным трубкам происходит со скоростью 50—100 см/ч и включает в себя три взаимосвязанных процесса — загрузку флоэмы, транспорт ассимилятов по ситовидным элементам и разгрузку флоэмы. Особая роль здесь принадлежит, по-видимому, Ф-белку, обладающему сократительными свойствами, а также живому содержанию ситовидных элементов и особенно клеток-спутниц, которые активно, т. е. с затратой энергии, участвуют в передвижении ассимилятов. С этим предположением согласуется тот факт, что передвижение ассимилятов требует интенсивного дыхания клеток флоэмы: если дыхание затронуто, то передвижение останавливается.

4. Эволюция ситовидных элементов. Элементы, сходные с флоэмной, уже имелись у некоторых водорослей, т. е. в эволюционном плане флоэма значительно старше ксилемы. Более того, можно сказать, что основной физиологический признак клеток флоэмы — способность проводить растворенные органические вещества — в той или иной степени вообще присущ любой живой клетке, и, следовательно, механизм, обеспечивающий эту способность, возник на самых первых этапах развития жизни на Земле. При специализации отдельных групп клеток высших растений на проведение органических растворов была выработана определенная морфоструктура флоэмной ткани, но суть оставалась той же.

Рассматривая эволюцию флоэмы, необходимо отметить, что тонкие целлюлозные оболочки ее клеток плохо сохраняются в ископаемом состоянии в отличие от клеток ксилемы с одревесневшими стенками. Поэтому сведения о последовательных этапах развития элементов флоэмы более отрывочны.

Предполагают, что у самых первых наземных растений — риниофитов — клетки флоэмы отличались от фотосинтезирующих или запасающих паренхимных клеток вытянутой вдоль оси формой. Однако даже такое структурно упрощенное растение, как псилот, уже имеет на стенках проводящих элементов мелкие, своеобразно устроенные отверстия (ситовидное поле, или ситечко).

В процессе эволюции возникли высокоспециализированные поры (расширенные плазмо-

десмы), которые встречаются у всех высших растений, кроме риниофитов, но порядок их расположения различен.

У всех споровых растений (хвощевидных, плауновидных, папоротниковидных) и у голосеменных небольшие ситовидные поля рассеяны по всей длине оболочки ситовидного элемента (ситовидные клетки; см. рис. 102, 1, 2). У цветковых они образуют ситовидные пластинки в ситовидных трубках. Следует отметить, что в ситовидных клетках часто сохраняется ядро, правда, в полуразрушенном состоянии (так называемые некротические ядра), тогда как ситовидные трубки лишены ядра.

Клетки-спутницы появились на очень высоком уровне эволюционного развития флоэмы. У высших споровых флоэма не содержит специализированных сопровождающих клеток. Клетки Страсбургера (альбуминовые) голосеменных растений, иногда встречающиеся рядом с ситовидными клетками, в структурном отношении представляют нечто среднее между клетками-спутницами и клетками флоэмной паренхимы покрытосеменных. У цветковых растений клетки-спутницы связаны с ситовидной трубкой единым происхождением, структурой и функцией. У многих примитивных покрытосеменных (например, австробайлея пятнистая — *Austrobaileya maculata*) они отсутствуют.

У более примитивных семейств цветковых растений ситовидные трубки во многом сходны с ситовидными элементами голосеменных: они длинные, боковые стенки их незначительно скошены, ситовидные пластинки состоят из 10 и более отдельных ситовидных полей, располагающихся на боковых стенках (см. рис. 102, 3, 3a). Промежуточный тип ситовидных трубок имеет короткие ситовидные элементы, ситовидные пластинки у которых скошены, с небольшим числом (до 10) ситовидных полей (см. 102, 4, 4a).

Наиболее совершенные ситовидные трубки двудольных имеют относительно короткие клетки с поперечной стенкой, на которой располагается ситовидная пластинка, где уже невозможно выделить отдельные ситовидные поля (см. рис. 102, 5, 5a, 6, 6a).

Клетки-спутницы претерпели также некоторую эволюцию. Наиболее примитивной является клетка-спутница, возникающая в результате одного митотического деления вместе с клеткой — будущей ситовидной трубкой. Последующая эволюция привела к появлению нескольких клеток-спутниц при продольном и поперечном делении исходной клетки. Таким образом, можно говорить о специализации ситовидных элементов в ходе филогенеза.

Лубяная паренхима. Это постоянный компонент флоэмы. В клетках лубяной паренхимы активно протекают обменные реакции и накапливаются различные эргастические вещества — крахмал, жиры, различные органические соединения, а также таннины, смолы, кристаллы. Клетки первичной флоэмной паренхимы имеют продолговатую форму и располагаются параллельно ситовидным трубкам. Связь их осуществ-

ляется посредством простых пор, которые собраны группами и со стороны ситовидных трубок напоминают ситовидные пластинки. Оболочки паренхимных клеток целлюлозные, тонкие, физиологическая активность высокая, расположение среди ситовидных элементов беспорядочное.

Вторичная флоэмная паренхима подразделяется на две системы: вертикальную и горизонтальную. В вертикальной системе лубяная паренхима располагается вместе с ситовидными и механическими элементами, горизонтальная система представляет паренхиму сердцевинных лучей. Такая структура особенно характерна для древесных растений.

Кристаллообразующая паренхима флоэмы чаще всего имеет лигнифицированные оболочки со вторичными утолщениями. Паренхимные клетки, расположенные рядом с ситовидными элементами, могут участвовать в загрузке и разгрузке проводящих элементов, часто они дифференцируются в передаточные клетки с внутренними выростами оболочки. Ряд авторов предполагает, что между паренхимными клетками и ситовидными элементами существует онтогенетическое родство. У многих двудольных членики ситовидных трубок и некоторые паренхимные клетки происходят от общих флоэмных инициалей и отмирают вместе с ситовидными элементами (К. Эсау, 1955). Этот тип флоэмной паренхимы занимает промежуточное положение между клетками-спутницами и запасующей паренхимой.

Склеренхимные элементы. Представлены древесинными волокнами и склереидами.

Волокна относятся к обычным компонентам первичной и вторичной флоэмы. В первичной флоэме волокна встречаются только в периферической части ткани, во вторичной — распределены по всей ткани среди других клеток осевой системы. В зрелом состоянии волокна могут быть живыми или мертвыми, одревесневшими или неодревесневшими. Живые волокна выполняют функцию запаса. У многих видов первичные и вторичные лубяные волокна используются как источники промышленного волокна.

Во флоэме часто встречаются склереиды. Они располагаются в комбинации с волокнами либо отдельной группой и в осевой, и в лучевой системах вторичной флоэмы. Как правило, склереиды образуются в более старых участках флоэмы вследствие склерификации паренхимных клеток. Нередко склерификации предшествует интрузивный рост клеток, формируются нитчатые и разветвленные склереиды. Длинные и тонкие склереиды напоминают волокна и часто называются волокнистыми склереидами.

Онтогенез флоэмы. Схематично его можно представить следующим образом. Как и первичная ксилема, первичная флоэма дифференцируется на *протофлоэму* и *метафлоэму*. Протофлоэма возникает из прокамбиальных клеток в период интенсивного роста органа в длину. Это узенькие клетки, превращающиеся в ситовидные трубки. Клетки-спутницы в протофлоэме отсутствуют, а ситовидные трубки быстро теряют ядро и не могут расти.

Метафлоэма возникает обычно в момент завершения роста органа в длину и представлена ситовидными клетками и клетками-спутницами. Быстро развивающаяся метафлоэма сплющивает членики протофлоэмы, которые у двудольных часто превращаются в лубяные волокна.

У однодольных протофлоэма обычно не содержит лубяных волокон и резко ограничивается от участков метафлоэмы. У двудольных переходы между прото- и метафлоэмой незаметны. У однодольных метафлоэма сохраняется как активная проводящая ткань, так как вторичная флоэма, в связи с отсутствием камбия, не образуется. У двудольных камбий формирует вторичную флоэму. Подробнее первичная и вторичная флоэма рассматривается в темах «Стебель» и «Корень».

ПРОВОДЯЩИЕ ПУЧКИ

Проводящие элементы в комплексе с паренхимными и механическими элементами образуют в теле растения тяжи, которые называют *проводящими пучками*.

В молодых органах большинства растений проводящие пучки идут раздельно. На более поздних стадиях развития органов у двудольных и голосеменных растений проводящие пучки сливаются, образуя сплошной цилиндр, состоящий из тканей древесины и луба, так называемые *слои* проводящих тканей. У однодольных пучковая структура сохраняется на всех стадиях развития органа.

Система проводящих пучков возникла и совершенствовалась в процессе приспособления растений к наземным условиям существования. Она пронизывает все органы растений, объединяя их в одно целое и обеспечивая в растении единый обменный процесс со множеством разнообразных отправлений. Пучки хорошо видны в листьях в виде сети жилок, а также в сочных стеблях, например у недотроги. Проводящие пучки образуют сложную сеть не только в вегетативных, но и в генеративных органах, особенно в плодах.

Образование пучков. Прокамбий. Камбий. Формирование проводящих пучков осуществляется на ранних стадиях развития органов растения за счет деятельности специальной меристематической ткани — *прокамбия* (лат. pro — перед, раньше и позднелат. cambium — обмен, смена). Прокамбий дифференцируется из промеристемы в апексе побега в области формирования листовых зачатков (в корне представлен колонкой в центре органа). Клетки сильно вытянутые, тонкостенные, слабовакволизированные, возникают в стебле в виде небольших участков, расположенных кольцом. Отличаются от окружающих клеток густым содержимым и физиологической активностью (рис. 105). Прокамбий откладывает снаружки органа элементы флоэмы, внутрь — элементы ксилемы.

Первыми в прокамбии дифференцируются элементы протофлоэмы и протоксилемы; вторая ступень дифференциации — метафлоэма и метаксилема. Образовавшиеся из прокамбия про-

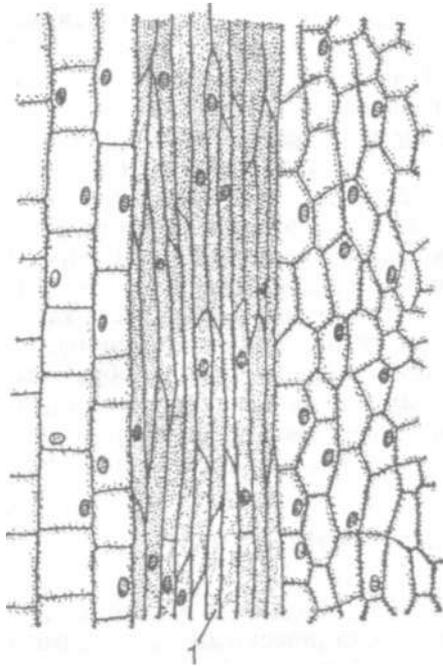


Рис. 105. Разрез через верхушку стебля льна (*Linum usitatissimum*) с тяжем прокамбиальных клеток (1)

дящие пучки, состоящие из флоэмы и ксилемы, называются *первичными*. В результате работы прокамбия формируются два типа проводящих пучков. Если все клетки прокамбия дифференцируются в ткани проводящего пучка, то такой пучок не способен к дальнейшему росту и называется *закрытым*. Если же между флоэмой и ксилемой остается прокамбиальный слой, дающий начало камбию, пучок продолжает расти благодаря образованию новых элементов флоэмы и ксилемы и называется *открытым*. Закрытые пучки наблюдаются обычно у однодольных растений и очень редко у двудольных; открытые — характерны для двудольных и хвойных растений, стебли и корни которых способны к утолщению (рис. 106).

Камбий как меристематическая ткань несколько отличается от прокамбия. Он содержит два типа клеток: удлиненные с заостренными концами — *веретеновидные инициали* и почти изодиаметрические, сравнительно небольшие клетки —

лучевые инициали (рис 107). Веретеновидные инициали дают начало всем элементам проводящих тканей, которые расположены вдоль продольной оси органа (продольные или осевые элементы ксилемы и флоэмы — трахеиды, сосуды, ситовидные элементы, волокна, паренхима). Лучевые инициали дают начало клеткам лучей (поперечная, или лучевая, система ксилемы и флоэмы). Плоские широкие стороны каждой клетки камбия обращены внутрь (к ксилеме) и наружу (к флоэме). Остальными стенками клетка смыкается с соседними клетками камбия.

Камбий может быть *ярусным* и *неярусным*. В ярусном камбии веретеновидные инициали более короткие и в меньшей степени перекрывают друг друга, чем в неярусном (рис. 108). Ярусный камбий дает начало ярусной древесине, а из неярусного камбия возникает неярусная древесина.

Камбиальные инициали, делясь периклинально в тангенциальной плоскости (т. е. параллельно плоским сторонам), образуют элементы *вторичной ксилемы и флоэмы*. В период наибольшей активности камбия деление клеток происходит быстро, и к моменту появления новых клеток ранее отложенные еще остаются меристематическими. В результате формируется широкая зона недифференцированных клеток, которую называют *камбиальной зоной*. В ней только один слой представлен делящимся камбием, остальные слои — так называемые флоэмные и ксилемные инициали, или материнские клетки проводящих тканей.

Камбиальные клетки сильно вакуолизованы, несут на оболочках первичные поровые поля с многочисленными плазмодесмами. Радиальные стенки этих клеток утолщены сильнее, чем тангенциальные. Камбиальные клетки в 4 раза чаще превращаются в элементы ксилемы, чем в элементы флоэмы.

Классификация пучков. Проводящие пучки различаются по происхождению, составу, способности к росту и т. д.

По элементарному составу различают четыре группы пучков.

Простые пучки по структуре наиболее примитивны и состоят из однородных гистологических элементов: а) из одних трахеид, например в ли-

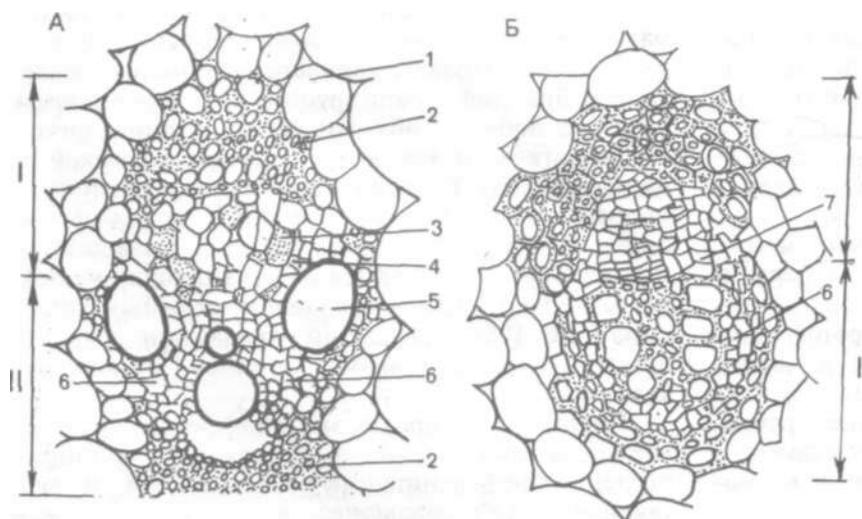


Рис. 106. Проводящие пучки: А — закрытый пучок стебля кукурузы (*Zea mays*); Б — открытый пучок стебля лютика ползучего (*Ranunculus repens*); / — флоэма; // — ксилема; 1 — лубяная паренхима; 2 — склеренхима; 3 — ситовидные трубки; 4 — клетки-спутницы; 5 — сосуды; 6 — древесинная паренхима; 7 — камбий

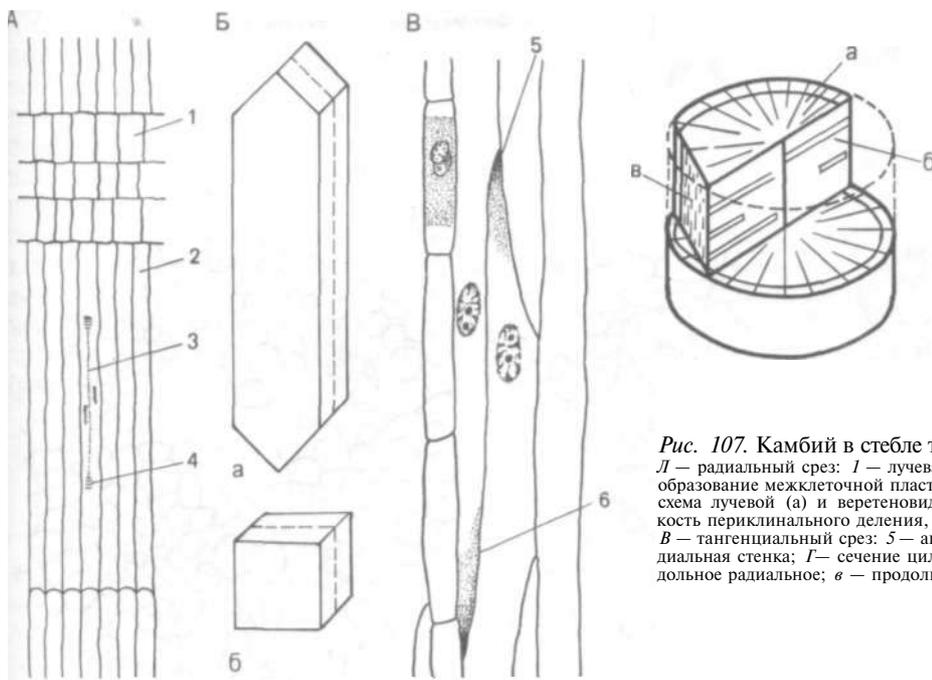


Рис. 107. Камбий в стебле табака (*Nicotiana tabacum*):
Л — радиальный срез: 1 — лучевая инициаль; 2 — веретеновидная инициаль; 3 — образование межклеточной пластинки в делящейся клетке; 4 — фрагмопласт; *Б* — схема лучевой (а) и веретеновидной (б) шпигалей: пунктиром показана плоскость периклиального деления, приводящая к образованию производных клеток; *В* — тангенциальный срез: 5 — апикальный интрузивный рост; б — наклонная радиальная стенка; *Г* — сечение цилиндрического органа: а — поперечное; б — продольное радиальное; в — продольное тангенциальное

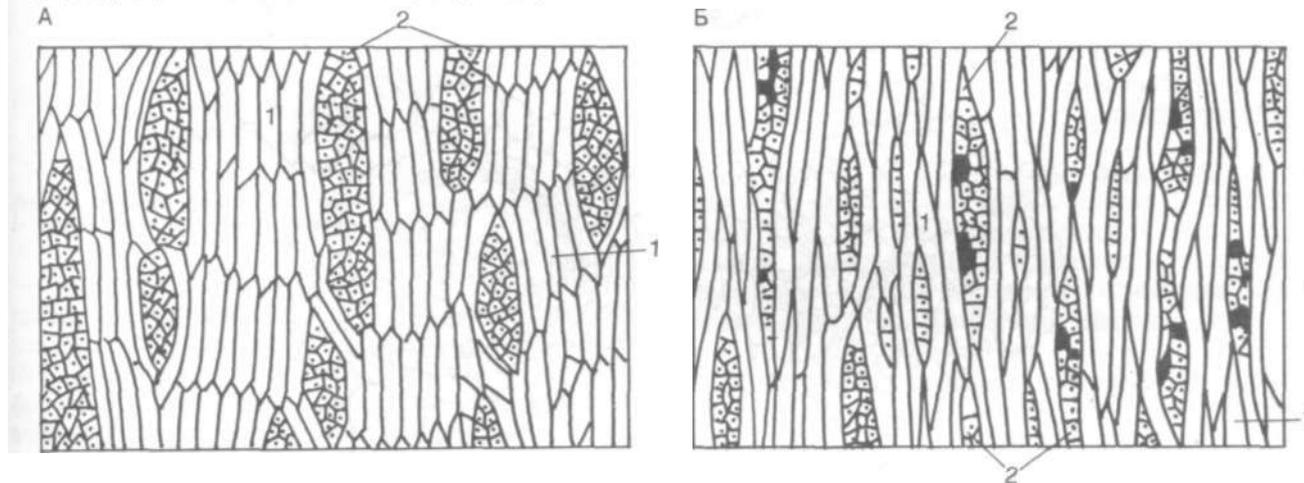


Рис. 108. Типы камбия:
Л — ярусный у акации (*Robinia*); *Б* — неярусный у ореха (*Juglans*); 1 — веретеновидные инициали; 2 — лучевые инициали

стях многих растений, особенно вблизи края листовой пластинки, или б) из одних ситовидных трубок, например в цветочных стрелках лука (*Allium sera*) и др. *Общие пучки* — трахеиды, сосуды и ситовидные трубки расположены бок о бок. *Сложные пучки*, помимо проводящих элементов, содержат паренхимные элементы. *Сосудисто-волоконистые пучки*, наиболее специализированные и широко распространенные, включают все элементы ксилемы и флоэмы.

По наличию или отсутствию камбия, как уже говорилось, пучки бывают *открытые* и *закрытые*. В. Г. Александров (1966) в этой группе пучков выделяет *элементарный пучок*, который содержит первичные анатомические элементы, образованные прокамбием, и вторичные элементы, образованные продолжающим функционировать в пучке камбием.

Расположение ксилемы и флоэмы может быть различным, и в связи с этим выделяют следующие типы проводящих пучков.

Коллатеральным (лат. *com* — вместе, с и *lateralis* — боковой) или *бокобчным* называют пучок, когда флоэма и ксилема располагаются бок о бок, т. е. на одном радиусе (рис. 109, 1; рис. ПО, А). Наружная часть пучка обычно представлена флоэмой, внутренняя — ксилемой. Этот тип пучка наиболее распространен и встречается в листьях всех семенных растений, в осевых органах всех однодольных и многих травянистых двудольных. Формально к этому типу можно отнести и строение осевых органов древесных растений, полагая, что весь ствол или корень содержит лишь один пучок.

Биколлатеральный, или *дважды бокобчный*, пучок — флоэма прилегает к ксилеме с обеих сторон, один участок флоэмы более мощный — наружный, другой — слаборазвитый — внутренний (рис. 109, 2; рис. ПО, Б). Эта форма проводящих пучков присуща растениям из сем. тыквенных, пасленовых, колокольчиковых, сложноцветных. Биколлатеральные пучки образуются, по-види-

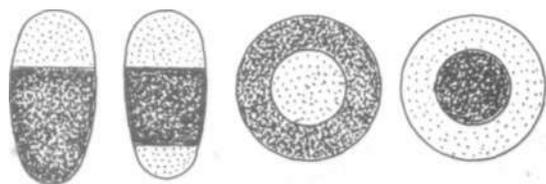


Рис. 109. Схемы типов проводящих пучков: 1 — коллатеральный; 2 — биколлатеральный; 3 — концентрически амфивазальный; 4 — концентрический амфикрибральный; 5 — радиальный. Флоэма светлая, ксилема темная

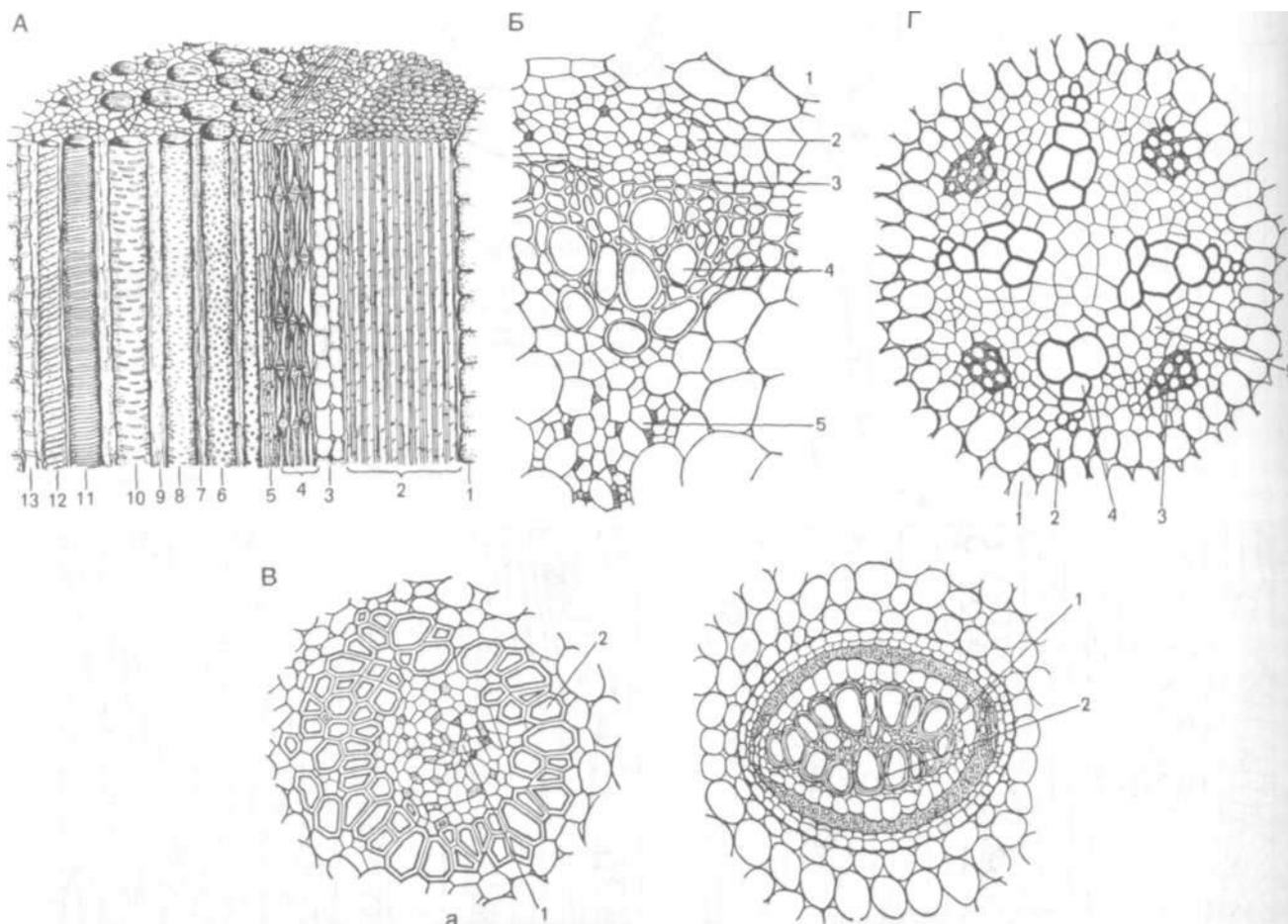


Рис. 110. Типы проводящих пучков:

А — коллатеральный открытый сосудисто-волокнистый проводящий пучок подсолнечника (*Helianthus annuus*) в продольном разрезе: 1 — основная паренхима; 2 — склеренхима; 3 — лубяная паренхима; 4 — ситовидные трубки с клетками-спутницами; 5 — камбий; 6 — пористый сосуд; 7 — древесинная паренхима; 8 — сетчатый сосуд; 9 — либриформ; 10 — лестничный сосуд; 11, 12 — спиральные сосуды; 13 — кольчатый сосуд; Б — биколлатеральный проводящий пучок картофеля (*Solanum tuberosum*) на поперечном срезе: 1 — основная паренхима; 2 — наружная флоэма; 3 — камбий; 4 — ксилема; 5 — внутренняя флоэма; В — концентрические пучки: а — амфивазальный из корневища касатика (*Iris*); б — амфикрибральный из корневища орляка (*Pteridium aquilinum*): / — флоэма; 2 — ксилема; / — радиальный проводящий пучок корня подсолнечника на поперечном срезе: 1 — эндодерма; 2 — перипелл; 3 — флоэма; 4 — ксилема; 5 — паренхима

тому, в результате слияния двух коллатеральных пучков.

Концентрический пучок встречается относительно редко. Различают два варианта: а) амфивазальный, в котором ксилема замкнутым кольцом окружает флоэму (рис. 109, 3); встречается у однодольных, например в корневище ландыша, касатика (рис. ПО, В, а), во вторичном приросте стебля у древовидных однодольных (например, у драцены), из двудольных — у клеверины; б) амфикрибральный, в котором флоэма окружает ксилему (рис. 109, 4). Встречается у папоротниковидных, например у орляка (рис. ПО, В, б).

В радиальном пучке участки флоэмы и ксилемы лежат по разным радиусам, разделены паренхимной тканью (рис. 109, 5). Этот тип пучка характерен для первичного строения корня у дву-

дольных растений (рис. ПО, Г). В корне однодольных такие пучки сохраняются до конца жизни. У двудольных при переходе от первичного ко вторичному строению корня радиальное расположение флоэмы и ксилемы сменяется коллатеральным.

У разных растений при формировании первичной структуры корня развивается строго определенное число лучей ксилемы и флоэмы, при этом число лучей флоэмы равно числу лучей ксилемы. Встречаются однолучевые (монархные), двухлучевые (диархные), трехлучевые (триархные), четырехлучевые (тетрархные, рис. 110, 7) и многолучевые (полиархные; греч. αρχή — начало, происхождение) радиальные пучки. Наиболее распространены пятилучевые (пентархные). Ксилема в центре корня обеспечивает сопротивление на разрыв.

Во всех открытых пучках, где из прокамбия дифференцируется камбий, структура динамична и постепенно усложняется. Камбий, расположенный внутри пучка, называется *пучковым*. Он представлен или сплошным замкнутым кольцом, или в форме тяжей, отграниченных от основной паренхимы. Работа камбия приводит к разрастанию пучков в радиальной и тангенциальной плоскости. В стебле часто после начала деятельности пучкового камбия из живых паренхимных клеток, образующих первичные сердцевинные лучи, возникает *межпучковый камбий*. Участки межпучкового камбия, соединяясь с участками пучкового камбия, образуют *камбиальное кольцо* (рис. 111).

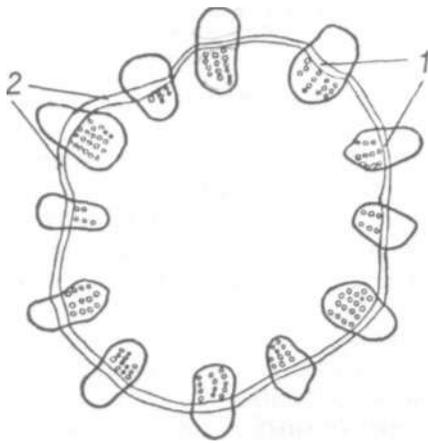


Рис. 111. Образование камбиального кольца (схемат.): 1 — пучковый камбий; 2 — межпучковый камбий

Межпучковый камбий начинает формировать новые пучки, камбий в пучках — новые элементы ксилемы и флоэмы. Постепенное разрастание пучков нарушает пучковую структуру. В процессе формирования пучков происходит не только новообразование анатомических элементов, но и их отмирание и удаление.

В ходе развития высших споровых и семенных растений типы проводящих пучков совершенствовались. Их структура служит показателем уровня эволюционного развития. Наиболее примитивен концентрический, а наиболее эволюционно продвинуто коллатеральный пучок открытого типа.

ПАРЕНХИМНЫЕ ТКАНИ

Паренхима — основная ткань, составляющая большую часть тела растений, внутри которой дифференцируются высокоспециализированные ткани.

Слово «паренхима» происходит от греч. *para* — рядом и *enchyma* — налитое. Этот термин отражает старое представление о паренхиме как о полужидком веществе, как бы разлитом вокруг тканей с более плотной структурой.

Несмотря на то что некоторые авторы возражают против классификации паренхимы как основной ткани, это в какой-то мере оправдано как в морфологическом, так и в физиологическом

смысле. Термин «основные ткани», предложенный немецким ботаником Ю. Саксом, быстро стал общепринятым. Действительно, эти ткани основные не только потому, что составляют основную массу всех органов, в которую как бы инкрустированы арматурные и проводящие ткани. Они являются основными и потому, что в ходе онтогенеза, при развитии из семени проростка, служат монолитной основой апексов, из которых развиваются разнообразные по структуре органы тела растений. Наконец, в ходе исторического развития паренхимные ткани составляли основу всех многоклеточных растительных организмов и предшествовали другим тканям. У растений более высокого эволюционного уровня основные ткани прошли сложный путь дифференциации, специализируясь на выполнении соответствующей функции. Эти функции зависят от происхождения, структуры и расположения тканей в теле растений и лежат в основе их классификации.

Основные функции паренхимных тканей связаны с синтезом и запасанием органических веществ. Эти ткани — источник и потребитель углеводов в растении. В вакуолях паренхимных клеток могут накапливаться запасные белки, жиры, антоцианы, танины и другие вещества. У многих растений сухих местообитаний в паренхиме запасается вода, у водных растений — газы.

К паренхимным тканям относятся и различные типы секреторных клеток, специализирующихся на синтезе специфических белков, жиров, полисахаридов, терпенов и т. д. Спектр функций может меняться благодаря физиологической пластичности паренхимных клеток.

Однако даже на высоких уровнях специализации основные ткани сохраняют свои характерные черты. Все клетки основной паренхимы живые, изодиаметрической формы. Оболочки тонкие, с простыми порами, реже утолщенные и одревесневшие. В типичных случаях в этих тканях хорошо развиты межклетники. Клетки основной паренхимы не теряют способности к делению и могут возвращаться к меристематическому состоянию, например при заживлении ран, регенерации тканей и органов, образовании придаточных корней. Выделяют несколько групп основных тканей.

АССИМИЛЯЦИОННЫЕ, ИЛИ ХЛОРОФИЛЛОСНЫЕ, ТКАНИ (ХЛОРЕНХИМА)

Главная функция ассимиляционных тканей — фотосинтез. Именно в этих тканях синтезируется основная масса органических веществ и связывается энергия, получаемая землей от солнца. Фотосинтез определяет характер всей биосферы нашей планеты и делает ее пригодной для жизни человека.

Клетки ассимиляционной паренхимы тонкостенные, содержат хлоропласты, которые чаще

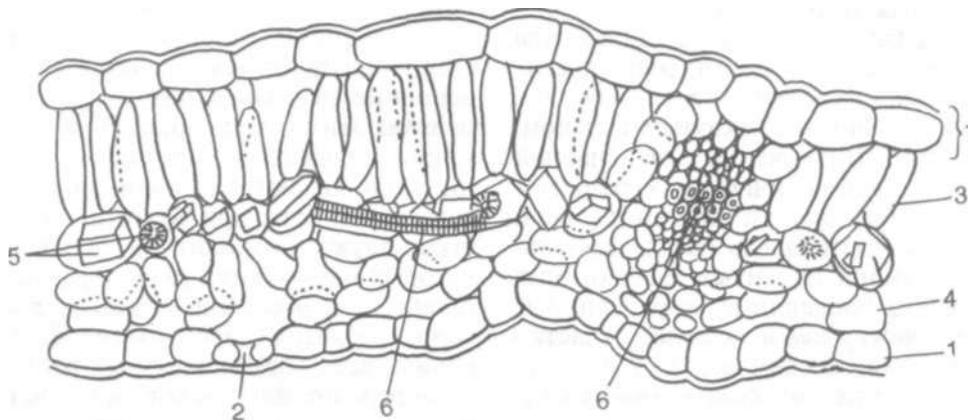


Рис. 112. Часть поперечного среза через лист белены черной (*Hyoscyamus niger*):
1 — эпидермис; 2 — устьице; 3 — палисадная паренхима; 4 — губчатая паренхима; 5 — кристаллические включения; 6 — проводящие пучки в поперечном и продольном сечениях

всего располагаются одним слоем вдоль стенок, не затемняя друг друга.

В разных органах размеры и форма клеток хлоренхимы неодинаковы. Наиболее разнообразна хлоренхима листьев (рис. 112). Продолговатая форма таких клеток называется *столбчатой* или *палисадной*. Хлоренхима, состоящая из округлых клеток с большими межклетниками, называется *губчатой* паренхимой. Фотосинтетическая активность хлоренхимы листа (мезофилла) пропорциональна числу находящихся в ее клетках хлоропластов. Так, процентное соотношение хлоропластов в клетках столбчатой и губчатой паренхимы у земляники (*Fragaria vesca*) равно 86 и 14.

Важное значение в структуре хлоренхимы играют межклетники. Они резко увеличивают зеленый экран листа, т. е. площадь соприкосновения клеток мезофилла с воздушной средой, из воздухоносных полостей в клетки поступает CO_2 , необходимый для фотосинтеза, а в них выделяется O_2 . Такую поверхность клеток мезофилла называют внутренней поверхностью листа; внешней поверхностью служит эпидермис. Внутренняя поверхность листа во много раз превышает внешнюю (например, у катальпы в возрасте 20 лет это соотношение равно соответственно 390 м^2 и 5200 м^2). В некоторых случаях внутренняя поверхность хлоренхимы листа увеличивается за счет образования внутренних складок оболочки клеток, как, например, в листьях-иглах сосны, ели. Эта паренхима называется *складчатой*.

Хлоренхима образуется также в молодых стеблях, цветках, плодах. Как правило, она залегает непосредственно под эпидермисом, что обеспечивает хорошее освещение и газообмен в стебле. Просвечивая сквозь прозрачную кожу, хлоренхима окрашивает в зеленый цвет молодые части растений. Иногда она располагается в глубине стебля вокруг пучков или более поверхностно под механической тканью. В данном случае ее функция, вероятно, связана со снабжением внутренних тканей стебля и в первую очередь живых клеток проводящих пучков кислородом, который образуется в процессе дыхания.

В редких случаях хлоренхима образуется и в корнях, доступных свету (в воздушных, в корнях водных растений).

ЗАПАСАЮЩИЕ ТКАНИ

Вещества, поступающие из внешней среды или синтезированные растением, могут запасаться. Вещества запаса легко обнаружить в живых клетках любой ткани, однако массовое отложение органических веществ происходит только в специализированных запасующих тканях, являющихся основным типом тканей ряда органов.

Запасные вещества накапливаются в определенных частях растения: у деревьев и кустарников — в паренхимных клетках коры, сердцевинных лучей, древесинной паренхимы стволов и корней, а у молодых побегов — в клетках сердцевинны. У многолетних травянистых растений обычно имеются специализированные органы запаса — корнеплоды, луковицы, клубни, корневища. Накопленные летом запасы органических веществ расходуются весной на образование молодых побегов и корней.

В плодах и семенах запасующая паренхима составляет основу органов. Запасующая ткань сочных плодов является одной из самых крупноклеточных, диаметр клеток достигает 1–2 мм. В семенах однодольных органические вещества накапливаются в специализированной ткани — эндосперме: у злаков, например, в нем выделяются упорядоченно расположенные клетки алейронового слоя; в семядолях, являющихся органом запаса многих двудольных, — столбчатая и губчатая паренхима (рис. 113).

Специализация запасующих тканей определяется в значительной степени составом аккумулируемых продуктов. Вещества накапливаются в растворимом или твердом состоянии. В семенах, которые по мере созревания сильно обезвоживаются, высыхают, откладываются высокомолекулярные запасные соединения в виде твердых зерен (белки, крахмал, гемицеллюлозы); жиры представлены гидрофобными липидами. Чаще всего в запасующих тканях семян присутствуют одновременно два (белок и крахмал или белок и жир) или все три типа основных запасных веществ (см. рис. 113). В клубнях, корневищах, околоплодниках, уровень оводненности которых лишь незначительно изменяется по мере созревания, редко накапливаются белки или липиды.

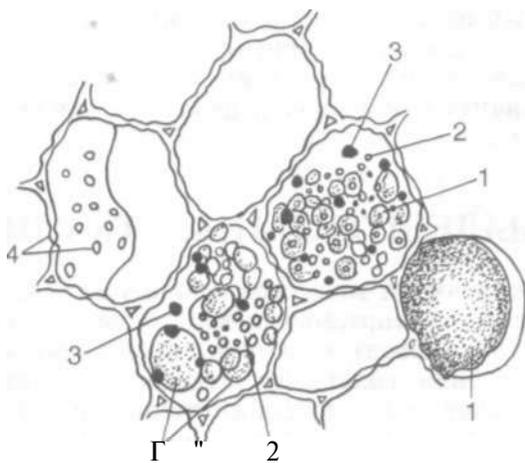


Рис. 113. Участок запасяющей ткани семяздоли земляного ореха (*Arachis hypogaea*): 1 — капли масла; 2 — алейроновые зерна; 3 — крахмальные зерна; 4 — поры оболочки

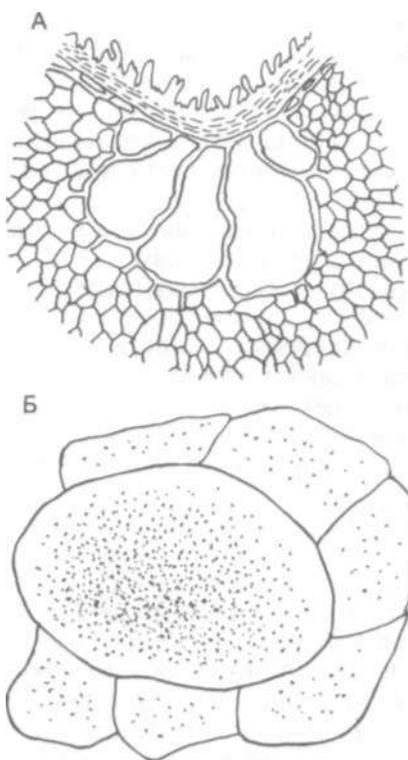


Рис. 114. Водоносная паренхима: А — водоносные клетки в листьях риса (*Oryza sativa*); Б — клетки коры корня тамуса обыкновенного (*Tamus communis*), содержащие слизь и воду

Запасными продуктами в этих органах обычно являются высокополимерные углеводы (крахмал, инулин, гемицеллюлозы) или водорастворимые сахара (корнеплоды свеклы, моркови, луковицы лука, стебли сахарного тростника, мякоть плодов арбуза, винограда). Иногда в яблоках и в ягодах винограда в качестве промежуточного продукта накапливаются органические кислоты.

Различие химической природы запасных веществ приводит к специализации тканей, проявляющейся и на уровне ультраструктуры. Так, отложение крахмала происходит в амилопластах, местом запасания белков и Сахаров служат вакуоли клетки, липидные капли накапливаются непосредственно в гиалоплазме, а гемицеллюлозы — в клеточной оболочке.

Растения, периодически испытывающие недостаток воды, иногда образуют особые *водоносные запасяющие ткани*. Чаще всего эти ткани состоят из крупных тонкостенных паренхимных клеток, которые заполнены смесью слизи и воды (рис. 114). Водоносная паренхима встречается в стеблях и листьях растений-суккулентов (кактусы, агавы, алоэ), у многих растений солончаков (солерос, саксаул), в листьях некоторых злаков (рис. 114, А). Иногда воду накапливают одиночные клетки-идиобласты, а также запасяющие ткани луковиц, клубней.

ВОЗДУХОНОСНЫЕ ТКАНИ (АЭРЕНХИМА)

Во всех органах и тканях растений имеются межклетники, осуществляющие газообмен и общающиеся с внешней средой через отверстия покровных тканей. В процессе жизнедеятельности (фотосинтез, дыхание, испарение) растения выделяют в межклетники одни газы и поглощают другие, поэтому газовый состав в межклетниках сильно отличается от атмосферного. Характер циркуляции газов по межклетникам, обеспечивающий нормальную жизнедеятельность, обусловлен типом растения, условиями обитания. Во многих случаях в растениях образуется ткань с крупными межклетниками и преобладающей функцией газообмена (вентиляции). Такую ткань называют *аэренхимой*.

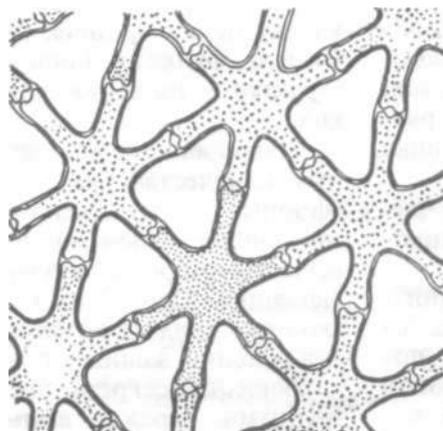
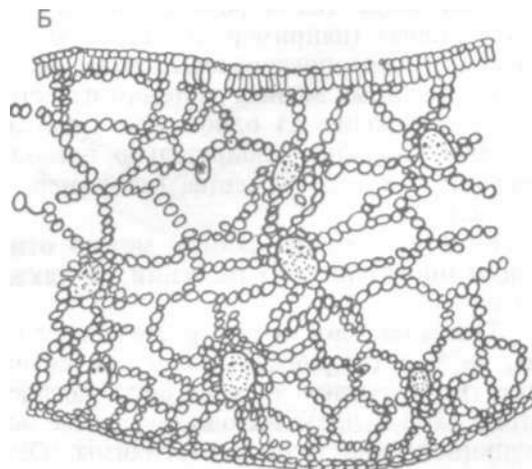


Рис. 115. Аэренхима: А — в стебле ситника (*Juncus efusus*); Б — в листе белокрыльника болотного (*Calla palustris*)



Паренхимные клетки воздухоносной ткани могут иметь различные модификации и сочетания, что обуславливает характер межклетников. В одних случаях крупные паренхимные клетки звездчатой формы образуют перемычки и между ними остаются большие полости, заполненные воздухом (камыш озерный, ситник, рис. 115 А), в других — небольшого размера паренхимные клетки, располагаясь цепочкой, окружают воздушную полость (рдест блестящий, кубышка, белокрыльник, рис. 115, Б).

Аэренхима хорошо развита у растений, которые обитают в среде, затрудняющей нормальный газообмен и снабжение внутренних тканей кислородом, например у водных и болотных растений. У многих из них она простирается от корня по стеблю до листьев. Помимо аэрации, воздушные полости внутри стебля и в листьях позволяют растению свободно плавать в воде. Аэренхима выполняет также механическую (арматурную) функцию: ее структура, напоминая пчелиные соты, наиболее полно и экономно обеспечивает прочность и эластичность органов тела растений в водной среде.

ВСАСЫВАЮЩИЕ ТКАНИ

Всасывающие ткани у растений довольно многообразны и играют важную роль в их жизнедеятельности, обеспечивая поступление воды и растворенных веществ. Они очень различны по структуре и по распространенности среди высших растений. Наиболее типично эта ткань представлена в ассимилирующей зоне, молодого корешка *ризодермой* (греч. *rhiza* — корень и *derma* — кожа) — наружным слоем клеток с выростами — корневыми волосками. Через ризодерму в корень из почвы всасывается вода с растворенными веществами (корневое питание).

Остальные типы всасывающих тканей, как правило, связаны с определенными условиями существования или приурочены к какому-то таксону. Поэтому более подробно они будут рассмотрены при изучении соответствующих органов или групп растений. Всасывающая ткань присосок (гаусторий) хорошо развита у растений-паразитов, а также у насекомоядных и сапрофитов, *веламен* — на воздушных корнях орхидей. Поглощающие ткани развиваются в прорастающих семенах (например, на щитке у зародышевой злаков) и в водопоглощающих волосках листьев.

У некоторых водных растений известны *гидроподы*, состоящие из одной или группы клеток, которые способны избирательно поглощать растворенные в воде вещества (например, кубышка желтая).

К поглощающим тканям можно отнести ризоиды многих низших растений, а также микоризу.

Таким образом, в теле растительного организма, во всех его органах размещаются паренхимные ткани, различающиеся физиологически, поэтому даже в пределах одного органа могут быть функционально разные паренхимы. Однако все

паренхимы топографически могут быть классифицированы по органам: паренхима корня (первичная и вторичная), паренхима стебля (первичная и вторичная), паренхима листа, плода, семени и т. д.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

В отличие от животных, обмен у которых всегда связан с непрерывным выделением азотистых продуктов распада, у растений происходит реутилизация, или накопление, как поступающих, так и синтезируемых веществ в течение всей жизни с частичными потерями в виде листопада, веткопада, слущивания наружных слоев корки и т. п. Многие древесные растения в течение сотен, а то и тысяч лет сохраняют органические вещества в виде отмерших тканей, не прерывая роста и наращивая фитомассу.

В то же время многие вещества, которые продуцируются растительной клеткой и, по видимому, являются побочными продуктами метаболизма, не используются растением, а изолируются от живого протопласта или удаляются из тела растения. Эти вещества (секреты или экскреты) накапливаются или выбрасываются из тела растения особыми тканями — *выделительными*, которые также часто называют *секреторными структурами*.

Функция секреции свойственна в той или иной степени любой живой растительной клетке. У выделительных тканей, представленных одиночными клетками (идиобласты) или клеточными комплексами, секреция является преобладающей функцией.

Выделительные ткани изучены пока недостаточно, классификация их довольно противоречива. Связано это прежде всего с огромным разнообразием их структуры и размещения в растительном организме. Секретируемые растением вещества имеют разную химическую природу, образуются растением в различные периоды онтогенеза; причем одни и те же выделительные ткани могут продуцировать различные секреты, а одинаковые вещества выделяются разными типами секреторных структур. Функция многих выделяемых веществ в жизнедеятельности растений до сих пор не выяснена, можно только предполагать, что они образуются при наиболее интенсивных обменных процессах, сопровождающих рост, закладку новых органов, размножение. Достоверно изучены функции лишь немногих выделительных структур — пищеварительных железок, нектарников.

Накопление у многих растений в значительных количествах катаболитов (например, смол, эфирных масел) можно объяснить определенными дополнительными функциями, которые эти вещества-отбросы получили в ходе адаптивной эволюции. Например, наличие смол в древесине хвойных придает ей большую устойчивость против гниения, защищает от поедания животными.

Вещества-секреты представлены несколькими группами. Прежде всего это *терпены* (сильно

восстановленные производные непредельного углеводорода изопрена). С увеличением конденсационного числа (n равно от 500 до 5000) образуются все менее летучие жидкости, затем твердые вещества (эфирные масла — бальзамы — смолы — каучук). Терпены чаще всего находятся в смеси друг с другом. Например, *живица* (терпентин) — смолистое вещество, которое выделяется при ранении хвойных деревьев, содержит 40—65 % смоляных кислот, 20—35 % монотерпенов, 5—20 % сесквитерпенов и дитерпенов. Живица — основное сырье для получения канифоли и скипидара, которые представляют собой смеси химических соединений.

Кроме того, растения секретируют белковые вещества, полисахариды (сахара, слизи), соли, воду. Характерные черты большинства секреторных клеток в активном состоянии: мелкие размеры, густая цитоплазма, наличие тонких неодревесневающих оболочек, отсутствие в большинстве случаев хлоропластов, а поэтому гетеротрофный характер метаболизма.

Электронно-микроскопические исследования показали высокую насыщенность цитоплазмы секреторных клеток органоидами определенного типа, связанными с химической природой выделяемого вещества. Так, выделение белков связано с сильным развитием гранулярного, а выделение терпенов — агранулярного эндоплазматического ретикула, продуцирование слизи — с развити-

ем комплекса Гольджи. В связи с этим описание ультраструктуры секреторных тканей проводится по основному выделяемому веществу.

Секреторные ткани весьма разнообразны по морфологии и топографии в теле растения. Секретируемые продукты у *идиобластов* накапливаются в центральной вакуоли или в пространстве между плазмалеммой и оболочкой. Примерами могут служить кристаллоносные клетки, содержащие кристаллы оксалата кальция, эфирномасляные клетки, слизевые идиобласты, синтезирующие и выделяющие аморфные полисахариды.

Классификация секреторных комплексов (довольно условная) основана на их микроструктуре и расположении. Одни из них располагаются на поверхности надземных частей растения и выделяют секрет наружу — наружные выделительные ткани (железистые волоски и многоклеточные железки); другие локализованы внутри органов, не связаны непосредственно с наружной средой и имеют вид каналов (ходов) или полостей, выстланных эпителием — внутренние выделительные ткани.

НАРУЖНЫЕ ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Наружные (поверхностные) секреторные структуры характеризуются общим происхождением. Все они возникают либо из клеток эпидермиса,

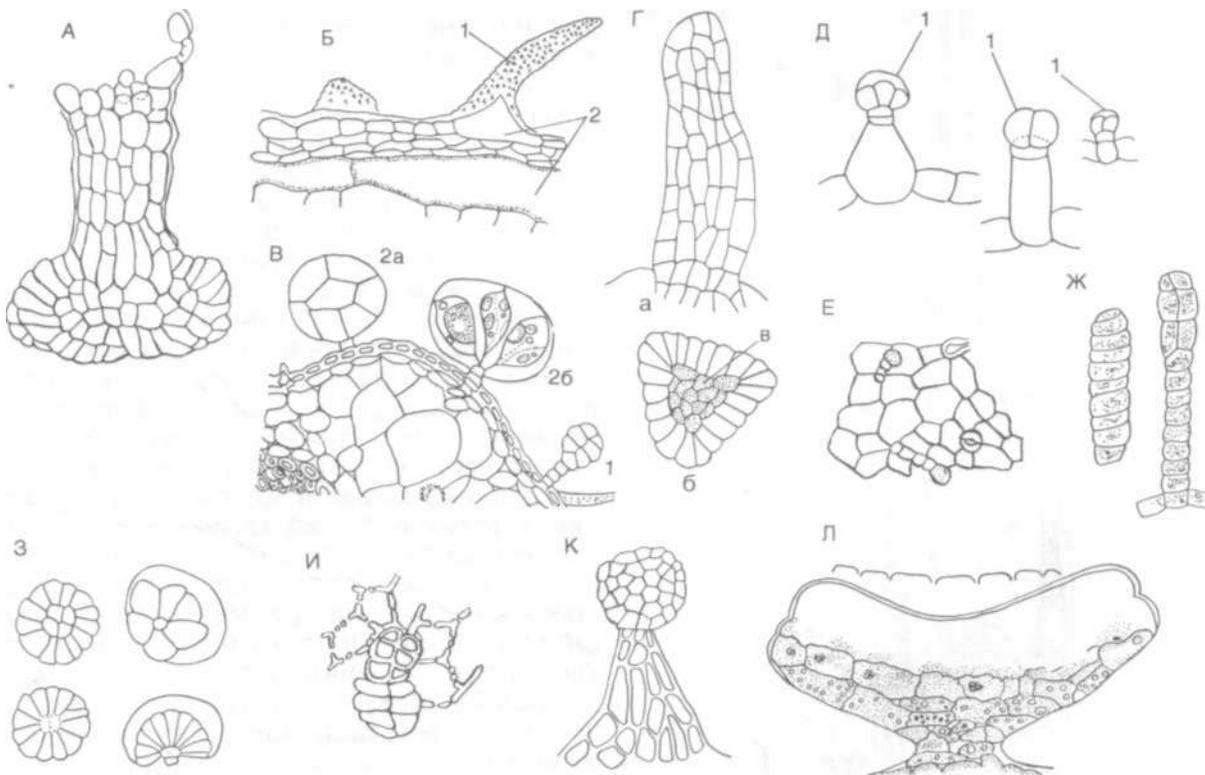


Рис. 116. Железистые волоски:

А — чашелистика айвы обыкновенной (*Cydonia oblonga*); Б — плода аниса обыкновенного (*Anisiura vulgare*): 1 — волосок с бородавчатой кутикулой; 2 — эфирномасляные каналы; В — многоклеточный железистый волосок (7) и эфирномасляная железка (2) листа багульника болотного (*Ledum palustre*): 2а — внешний вид железки; 2б — в разрезе видны капли эфирного масла; Г — железки на листьях березы бородавчатой (*Betula verrucosa*): а — внешний вид, б — поперечный срез, в — бурые клетки с накопленным суберином; Д — железки на листьях яснотки белой (*Lamium album*): 1 — кутикула, отодвинутая секретом железки; Е — железистый волосок чашелистика земляники (*Fragaria vesca*) с одноклеточной головкой; Ж — волоски семянды какао (*Theobroma cacao*); З — масляная железка прицветника конопли посевной (*Cannabis sativa*); И — железка чашелистика костяники (*Rubus saxatilis*); К — железистый волосок смородины красной (*Rubus rubrum*); Л — пельтатная железка листа смородины черной (*R. nigrum*)

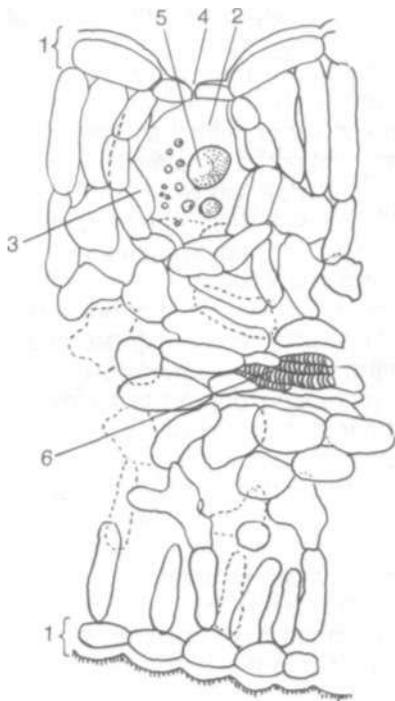


Рис. 117. Эфирномасляные железки листьев руты душистой (*Ruta graveolens*), поперечный срез листа:
1 — эпидермис; 2 — железка; 3 — эпителиальные клетки железки; 4 — щель между «замыкающими клетками» железки; 5 — капли масла; 6 — проводящий пучок

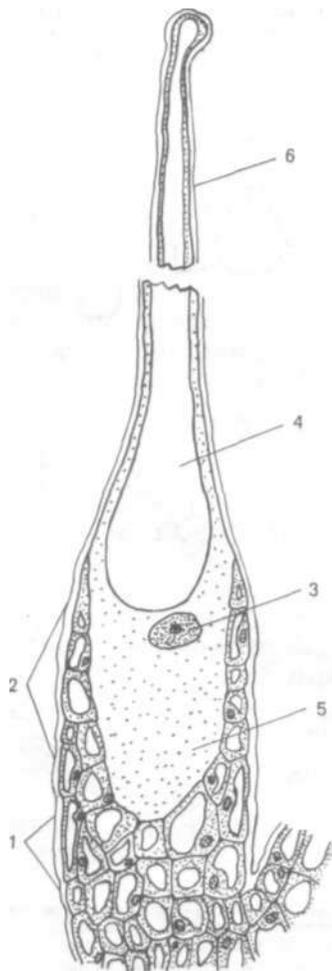


Рис. 778. Жгучий волосок листа крапивы (*Urtica dioica*):
1 — основание волоска; 2 — жгучая клетка; 3 — ядро; 4 — вакуоль; 5 — цитоплазма; 6 — обломившийся кончик жгучей клетки

либо из субэпидермальных слоев. Продукты выделения — эфирные масла, нектар, вода.

Железистые волоски. Они могут быть трихомами и эмергенцами, содержащими пространство (вместилище) для накопления секрета и выделительную систему. Могут выводить из тела растения разнообразные секреторные вещества в газообразном, жидком, твердом виде, т. е. являются выщелачивающими волосками. По строению многообразны, но видоспецифичны.

Более сложные секреторные структуры называют *железками*, однако резкой разницы между железками и железистыми волосками нет.

Железки можно классифицировать по *местоположению* — наружные и внутренние; *строению* — однорядные, двухрядные, головчатые с одноклеточной головкой и с многоклеточной головкой и ножкой; *по продуктам выделения* — слизевые, масляные, камедевые, солевые (рис. 116).

Иногда наружные железки имеют вид щипка на ножке, например *пельтатные железки* у смородины (рис. 116, Л). Железистые волоски обычно выделяют секрет в пространство между оболочкой и кутикулой; при этом кутикула сильно растягивается (рис. Мб, Д) и в конце концов лопается. Иногда кутикула восстанавливается, накопление секрета происходит повторно. У некоторых растений от железистых волосков постепенно отделяются верхние клетки с накопленным секретом, что, по-видимому, связано с гидратацией и набуханием срединной пластинки.

Высокоспециализированные железки многих растений имеют довольно сложное строение. Так, у руты душистой железки листа погруженные (внутренние), представляют собой сферические схизо-лизигенные эфирномасляные вместилища, выстланные эпителиальными клетками. С внешней средой они сообщаются при помощи 2–4 «замыкающих» клеток, между которыми можно наблюдать очень узкую щель (рис. 117). Такое же строение железок у citrusовых.

К наружным железистым эмергенцам можно отнести *жгучие волоски*. Они встречаются на наземных органах у некоторых представителей таких семейств двудольных растений, как крапивные (*Urticaceae*), молочайные (*Euphorbiaceae*), гидрофилловые (*Hydrophyllaceae*). Состоят из удлиненной, так называемой жгучей клетки, заостренной на конце, и многоклеточного основания. В вакуолях жгучей клетки синтезируются и накапливаются токсины (ацетилхолин, гистамин и др.). При соприкосновении, например, с шерстью животных вытянутый кончик волоска, имеющий пропитанные кремнеземом очень хрупкие стенки, обламывается и острыми краями впивается в кожу, выдавливая сок (рис. 118). Жгучий секрет раздражает кожу человека или животного, вызывая сокращение гладких мышц. Характерной особенностью жгучей клетки является крупное (25–35 мкм), очевидно, полиплоидное ядро, образующее глубокие лопасти, между которыми встречаются пластиды и крупные вакуоли. В цитоплазме видны многочисленные митохондрии, сильно развит эндоплазматический ретикулум.

Нередко наружные секреторные структуры представлены участками железистой ткани. Так, у смолки липкой (*Viscaria viscosa*, из сем. гвоздичных) на стеблях под узлами образуются клейкие пояса. Эпидермис этих поясов дифференцирует выделительные клетки — крупные, богатые протопластом и снабженные сосочковидными выступами наружной оболочки. В почечных чешуях многих древесных пород (тополь, береза и т. д.), некоторых трав (щавель) из клеток эпидермиса образуются крупные железистые участки, выделяющие камеди, смолы, слизи и т. д.

Солевые железки образуются на листьях, стеблях многих растений солончаков — *галофитов*. Они служат для выведения (против градиента концентрации) на поверхность растения избытка минеральных солей, поступающих через ксилему из почвы, что позволяет растениям переносить очень сильное засоление субстратов. Так, у растений сем. плюмбаговых (*Plumbaginaceae*) — виды родов кермек, акантолимона и др. — солевые железки представляют многоклеточные образования, несколько напоминающие устьица, но более сложно устроенные (рис. 119). Это типичные эпидермальные трихомы, не связанные с проводящей системой органов, на которых они расположены. На поверхности надземных частей их много (до 600—700 на 1 см²), секрция солей в них чрезвычайно интенсивная. По опытным данным, выделяемая за сутки листьями кермека широколистного жидкость составляет около половины массы самих листьев. Солевые железки сем. плюмбаговых получили даже особое название — «органы Ликбполи», по имени первого их исследователя, итальянского ботаника Гаэтано Ликполи. В последнее десятилетие появилось довольно много работ о секрции солей и о солевых железках у галофитов (исследования голландских ботаников, работы А. Е. Васильева и др.).

Некоторые исследователи не выделяют солевые железки в особую группу секреторных образований, а рассматривают их как водяные железки, или гидатоды, по сходству структуры и функции; концентрация солей в растворах бывает

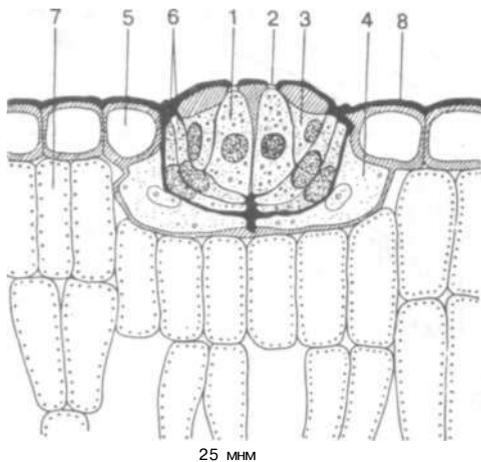


Рис. 119. Солевая железка листа кермека Гмелина (*Limonium gmelinii*) на поперечном срезе: 1 — секреторная клетка; 2 — пора в кутикуле; 3 — побочная клетка; 4 — собирательная клетка; 5 — клетка эпидермиса; 6 — бокальчатая клетка; 7 — мезофилл; 8 — кутикула

различной, вплоть до очень малой, и тогда железки действуют в качестве типичных гидатод.

Гидатоды (греч. *hydor*, род. п. *hydatos* — вода и *hodos* — путь). Это водяные устьица, комплекс клеток в листьях, обеспечивающий выделение из растений капельно-жидкой воды и солей. Этот процесс обычно называют *гуттацией* (лат. *gutta* — капля).

В гидатодах развивается группа рыхлых тонкостенных клеток мезофилла листа — *эпитема*. С эпитемой соприкасается ксилемная часть проводящего пучка, в основном трахеиды (рис. 120, А). Водяные устьица эпидермиса, лежащего над гидатодой, отличаются тем, что щели их постоянно открыты. У многих растений это объясняется тем, что клетки водных устьиц рано теряют содержимое. От хлоренхимы листа гидатода отделяется обкладкой, состоящей из крупных бесцветных клеток паренхимы. Иногда гидатода представляет собой многоклеточный волосок, например у фасоли — *Phaseolus multiflorus*; у некоторых растений они сложные и, по-видимому, связаны с секреторной тканью.

Гуттацию можно наблюдать у многих растений, особенно у травянистых (земляника, манжетка, буквица), рано утром или в условиях повышенной влажности. Так как гидатоды чаще всего расположены по краям листьев, на зубчиках, то как раз на них можно наблюдать висящие капельки воды. Иногда водные устьица располагаются напротив разветвленных жилок (тутовые, крапивные). У камнеломок гуттационная во-

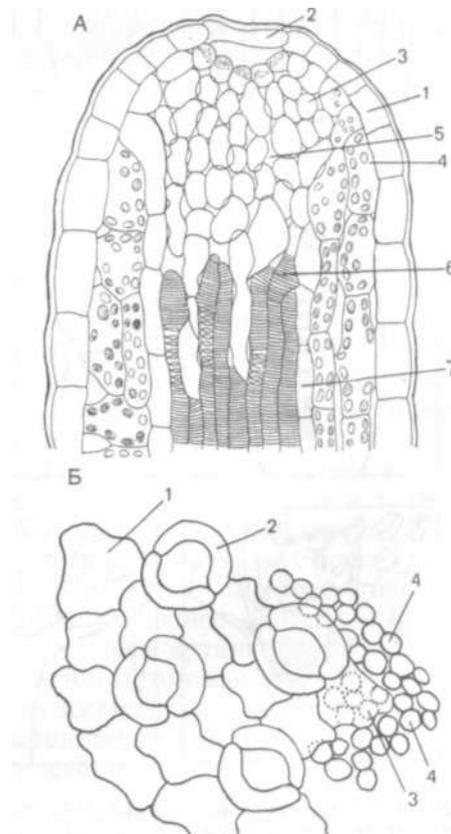


Рис. 120. Гидатода листа первоцвета (*Primula sinensis*): А — продольный разрез; Б — вид с поверхности; 1 — эпидермис листа; 2 — замыкающая клетка водяного устьица; 3 — эпитема; 4 — хлоренхима; 5 — межклетники; 6 — проводящий пучок; 7 — обкладка

да, испаряясь, оставляет на листе осаждающуюся в твердом виде углекислую известь. У некоторых растений (смородина, черемуха, настурция, эконит) с возрастом листа гидатоды засыхают.

Значение гуттации, вероятно, заключается в том, что растение освобождается от избытков воды и солей. Выделяемая вода содержит также сахара и другие органические вещества.

Нектарники (nectaria). Представляют собой разнообразные железистые образования, выделяющие нектар. Располагаются большей частью в цветках (*флоральные нектарники*), реже — на вегетативных органах (*экстрафлоральные*, или *внецветковые, нектарники*). Флоральные нектарники у двудольных могут находиться у основания тычинок (гвоздичные, маревые); в виде диска или кольца у основания завязи (пасленовые, яснотковые); на вершине завязи в виде особой трубчатой структуры (астровые); на особых органах — медовиках. Иногда нектарниками являются видоизмененные тычинки, или *стаминодии* (сем. барбарисовых, мотыльковых). У однодольных нектарники часто находятся в выемках, или септах, завязи и имеют вид кармашков с железистой внутренней поверхностью. Если они глубоко погружены в завязь, то имеют выходные каналы, ведущие к поверхности завязи (рис. 121). Внецветковые нектарники могут развиваться на цветоножках, прилистниках, стеблях и листьях.

Секреторная ткань нектарников формируется либо эпидермисом, либо субэпидермальной тканью. К секреторной ткани обычно примыкает проводящая. Выводится нектар через особые устьица или непосредственно через стенку клетки при разрыве кутикулы.

В некоторых семействах (барбарисовые, лютиковые) отмечены определенные направления эволюции нектарников, например, от шпорцевых нектарников у видов аконита к лепестковидным у живокости, что ведет к увеличению околоцветника. В некоторых случаях сложное строение медовиков и нектарников с трудом поддается объяснению, поскольку связь с насекомыми-опылителями давно утратилась.

Нектар, продуцируемый этими секреторными структурами, — сахаристый сок, по составу — водный раствор Сахаров с небольшой примесью спиртов, азотистых и ароматических веществ, кислот, ферментов. Количество нектара, выделяемое отдельным цветком за время цветения, у разных растений различно. У известного медоносного растения липы — от 0,15 до 7,46 мг, у малины — в среднем 14 мг. Функция нектара — привлечение насекомых и птиц, осуществляющих перекрестное опыление. Кроме того, нектар со-

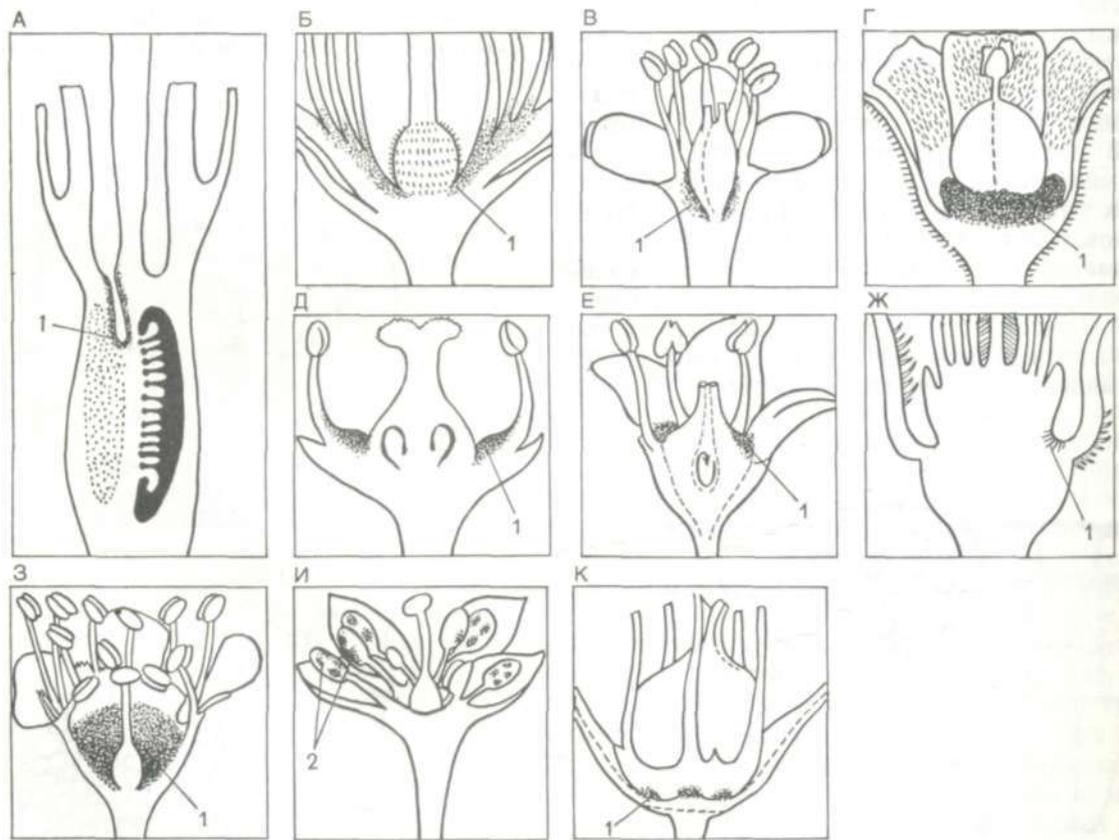


Рис. 121. Флоральные нектарники на продольных разрезах цветков (по К. Эсау, 1969): А — нарцисса (Narcissus) в септе завязи; Б — наружный чай (Thea) в основании тычинок; В — кокколобы ягодоносной (Coccoloba uvifera) в виде колец под тычинками; Г — сем. молочайных (Euphorbiaceae) в виде дисков под завязью; Д — сем. бересклетовых (Celastraceae) в виде дисков между завязью и тычинками; Е — сем. зонтичных (Umbelliferae) в виде дисков в верхней части нижней завязи; Ж — джута (Cochlosia) в форме подушковидных собраний волосков; З — сливы (Prunus), выстилающий цветочную чашу; И — корициника (Cinnamomum) в виде измененных бесплодных тычинок — стаминодиев; К — льна (Linum) в виде железок у основания тычинок (1 — нектарники; 2 — стаминодии)

держит вещества гормональной природы, участвующие в репродуктивных процессах (прорастание пыльцы, оплодотворение, развитие завязи). Нектар обладает также бактериостатическими свойствами. Из собранного с цветков нектара пчелы вырабатывают мед.

У волчеягодника, багульника, азалии, чемерицы нектар ядовитый.

Осмофоры (греч. *osme* — запах и *phore* — носитель). Присущий многим цветкам аромат, привлекающий насекомых-опылителей, обусловлен летучими веществами, главным образом эфирными маслами, которые находятся в клетках эпидермиса лепестков. Однако у некоторых долгоцветущих растений (сем. орхидные, ластовневые, аristolоховые) аромат продуцируют особые железки, названные С. Фогелем (1949) *осмофорами*. Различные части цветка могут дифференцироваться в осмофоры; при этом они могут быть крыловидные, иногда в виде ворса, ресничек (рис. 122). Секреторная ткань осмофор обычно многослойная, выделение летучего секрета происходит в течение короткого времени и связано с использованием большого количества запасных веществ.

Кроме специализированных образований осмофор, запахи источают лепестки, тычинки, стаминодии, нектарники, пыльца. Причем разные части цветка имеют специфические запахи и насекомые хорошо их различают.

Летучие эфирные масла, которые в основном придают характерный аромат цветкам и их частям у различных видов растений, по физическим и химическим показателям весьма разнообразны. Компонентами эфирных масел являются спирты, альдегиды, фенолы и другие вещества. Так, аромат цветка розы обусловлен первичными спиртами (гераниолом, перолом, цитронеллом), а запах

фиалки — кетонами, пармонами. Различают около 500 разных цветочных запахов. Эфирные масла придают запах вегетативным органам, чаще листьям, многих ароматических, пряных растений. Распространяются они, как и газы, токами воздуха.

К наружным выделительным тканям относят *пищеварительные железки* насекомоядных растений (росянки, пузырчатки и др.). Жидкость, выделяемая этими железками, содержит вещества (ферменты, кислоты), с помощью которых перевариваются пойманные животные.

ВНУТРЕННИЕ ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Внутренние выделительные ткани представлены у растений идиообластами, особыми местами выделений и млечниками. Секрет, накапливаемый этими тканями, может храниться на протяжении многих лет и выводится во внешнюю среду только при механических повреждениях или при естественном отмирании и опадении органов (листьев, веток и т. д.). Продуктами внутренней секреции служат смолы, эфирные масла, дубильные вещества, кристаллы минеральных солей и др.

Выделительные клетки — идиообласты. Встречаются среди клеток разных тканей, могут иметь разнообразную форму и химический состав. Они накапливают различные вещества — кристаллы оксалата кальция (одиночные, друзы, рафиды и т. д.; см. рис. 59), слизи, танины, эфирные масла. Последние начинают накапливаться в выделительной клетке внутри пузырька, прикрепленного к оболочке. Постепенно пузырек разрастается и замещает полость клетки. Одновременно на оболочку клетки изнутри откладывается суберин, который изолирует ядовитое содержимое от окружающих тканей.

Эфирномасляные идиообласты характерны для ряда семейств — магнолиевых, перечных, лавровых, кирказоновых и др.

Вместилища выделений. Встречаются у растений разных систематических групп, разнообразны по форме, размерам, происхождению. По происхождению различают схизогенные и лизигенные вместилища.

Схизогенные вместилища (греч. *schizo* — расщепляю, раскалываю) образуются за счет расширения межклетников в молодых тканях. При этом клетки, прилегающие к вместилищу, становятся эпителиальными, т. е. вырабатывают и выделяют в полость экскреторное вещество. Они представлены одним слоем крупноядерных клеток, заполненных густой цитоплазмой. Эпителий изолирует экскрет от живых тканей.

Схизогенные вместилища представлены удлиненными *ходами*, идущими по всему органу, иногда переходящими в другие органы, округлыми или продолговатыми железками. Каналообразные ходы чаще встречаются в стеблях, корнях, реже — в листьях и содержат смолы, эфирные масла, слизи, камеди. Они встречаются у разнообразных

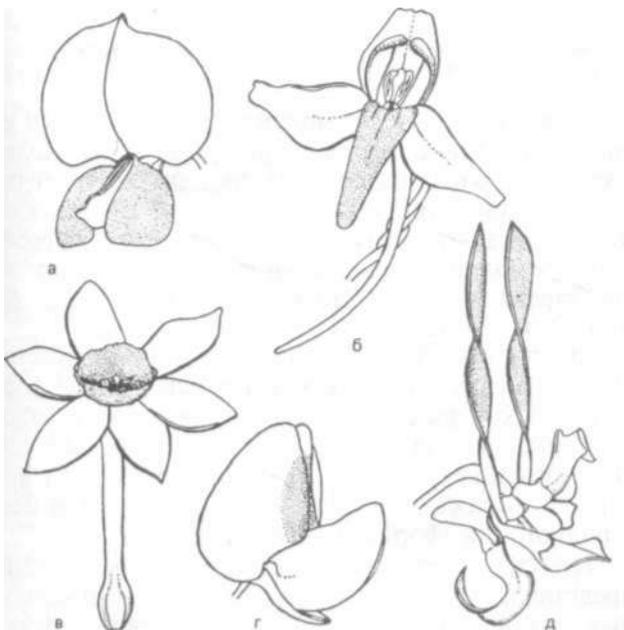


Рис. 122. Осмофоры в цветках растений (по К. Эсау, 1969): а — спартиум (*Spartium junceum*); б — любка двулистная (*Platanthera bifolia*); в — нарцисс (*Narcissus jonquilla*); г — люпин (*Lupinus crackhanksii*); д — дендробиум (*Dendrobium minak*). Осмофоры показаны точками

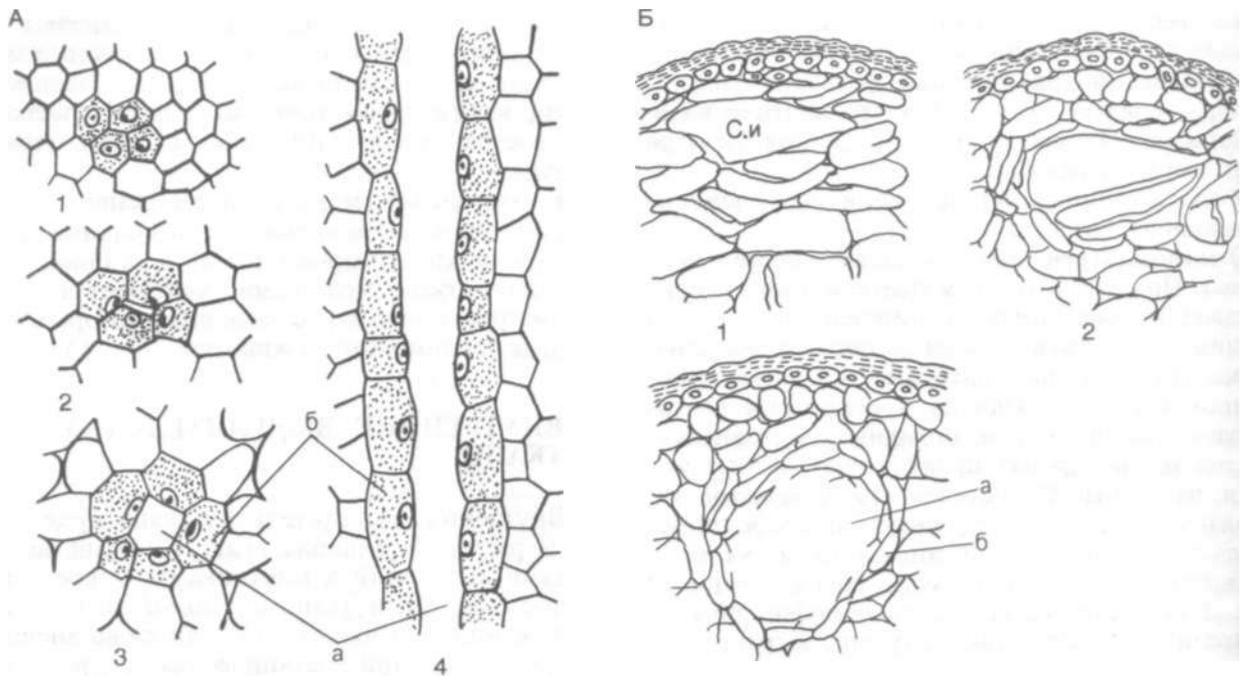


Рис. 123. Смоляные ходы:

Л — ели обыкновенной (*Ketea abies*): 1–3 — на поперечных срезах; 4 — в продольном разрезе; *Б* — в коре побега можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*): 1–3 — последовательные этапы формирования лизигенного вместилища; *а* — полость канала; *б* — эпителий, *С.и* — смоляной идиобласт

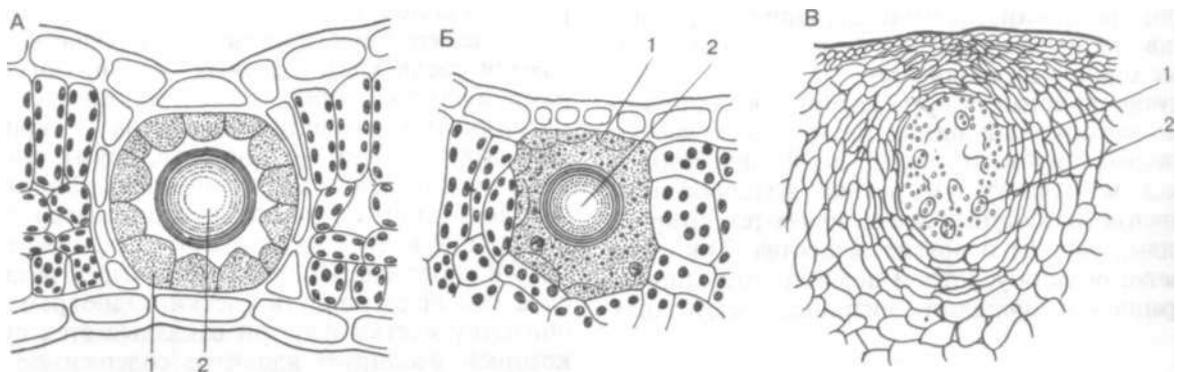


Рис. 124. Типы вместилищ эфирных масел на поперечном срезе:

А — схизогенное вместилище в листе зверобоя (*Hypericum perforatum*); *Б* — лизигенное вместилище в листе ясенца (*Dietamnus fraxinella*); *В* — лизигенное вместилище в коже плода мандарина (*Citrum unshiu*); 1 — эпителий; 2 — эфирное масло

групп растений — от водорослей (например, ламинариевых) до покрытосеменных. Особенно характерны для хвойных (роды сем. сосновых, *Pinaceae* — сосна, ель, лиственница, пихта, кедр и др.) (рис. 123, *А*).

В типичных случаях схизогенные смоляные ходы представлены сложной сетью продольных и поперечных каналов, пронизывающих органы хвойных растений.

Различные филогенетические группы растений накапливают в схизогенных вместилищах разные экскреторные вещества: виды миртовых, сельдерейных — летучие терпены; аралиевые — вязкие бальзамы; стеркулиевые, мараттиевые — камеди, слизи и т. д. (рис. 124).

Лизигенные вместилища (греч. *lysis* — растворение) возникают в результате растворения соседних клеточных стенок накапливающимися выделениями. В результате возникают ходы или железы внутренней секреции, окруженные слоем эпителиальных клеток.

У можжевельника смоляной ход образуется из смоляного идиобласта (см. рис. 123, *Б*, 1). Количество смоляных выделений постепенно релаксируется. Под влиянием их нарастания стенки клеток подвергаются лизису и формируется шарообразная смоляная железка. Лизигенные вместилища характерны для цитрусовых (рис. 124, *В*), многих зонтичных.

Между схизогенными и лизигенными вместилищами существуют различные переходные формы, в некоторых случаях они образуются одновременно и лизигенно, и схизогенно. Желзы внутренней секреции смешанного происхождения хорошо выражены в листьях зверобоя, лавра благородного, камфорного дерева и др.

Иногда внутренние выделительные ткани представлены цепочками клеток в виде продольных рядов, сопровождающих проводящие пучки (фасоль, листья бука, ароидные). В них могут накапливаться дубильные вещества, рафиды (у лилейных).

Млечники (млечные трубки). Представлены отдельными клетками и продольными цепочками слившихся клеток, содержащих в вакуолях *млечный сок*. Как элементы выделительных тканей покрыпосеменных растений млечники встречаются почти у 12 500 видов (в основном сем. молочайные, колокольчиковые, астровые, маковые), представляющих разные жизненные формы — деревья, травы, кустарники, лианы.

Млечники — живые клетки. Вполне сформировавшиеся и функционирующие млечники, изученные с помощью электронного микроскопа, содержат постенный слой цитоплазмы с многочисленными ядрами, крупную вакуоль с млечным соком. Оболочка млечников отличается высокой эластичностью, состоит в основном из клетчатки, не подвергается одревеснению, поры малочисленные и слабо заметны.

Млечный сок представляет собой жидкость молочного цвета (отсюда название), иногда окрашен в другие цвета (у чистотела — ярко-оранжевый, у мака — желтый, у конопли — желтовато-коричневый, у шелковицы, олеандра — прозрачный). В мякоти плодовых тел некоторых грибов имеются толстостенные гифы (аналог млечников) с млечным соком различного цвета.

По физическому состоянию млечный сок — это эмульсия: различные вещества (терпены — смолы, каучук, алкалоиды, танины, белки) накапливаются в виде гидрофобных капелек, взвешенных в водянистом клеточном соке. Он может содержать также амилопласты.

По происхождению и структуре все млечники можно разделить на две большие группы — членистые и нечленистые.

Членистые, или сложные, млечники возникают из многих отдельных млечных клеток, которые в местах соприкосновения друг с другом растворяют оболочки, а их протопласты и вакуоли сливаются в единую разветвленную систему (рис. 125, А, Б). Они найдены у маковых, лобелиевых, колокольчиковых, астровых (роды цикорий, латук). Членистые млечники чаще всего бывают с анастомозами — соединениями (рис. 125, А), но могут быть и без них, как у некоторых лилейных, например у лука (рис. 125, Б). Местоположение членистых млечников разнообразно: у гефеи они сосредоточены во флоэме, в листьях цикория пронизывают весь орган.

Нечленистые, или простые, млечники представляют одну гигантскую клетку, которая, возникнув у зародыша, растет, распространяясь во все органы растений. Важная особенность этой клетки состоит в том, что ее интрузивный рост и деление ядра не сопровождаются заложением перегородок. Образуются многоядерные клетки, не сливающиеся в единую систему. В одних случаях они не ветвятся и сохраняют более или менее цилиндрическую форму (крапива, конопля, олеандр; рис. 125, В), в других — сильно ветвятся и пронизывают все органы (шелковица, молочай).

Несмотря на то что млечники изучаются давно, сведения об их морфологии, физико-химическом составе, физиологических функциях еще не достаточны, а нередко противоречивы. Суще-

ствуют разные мнения о значении млечников и млечного сока. Некоторые авторы выделяют несколько основных функций млечников: экскреторную, проводящую, запасную. Проводящая функция осуществляется при транспортировке запасных продуктов от места их синтеза к местам потребления. В таком случае флоэмная часть пучка развита слабо, а млечники часто

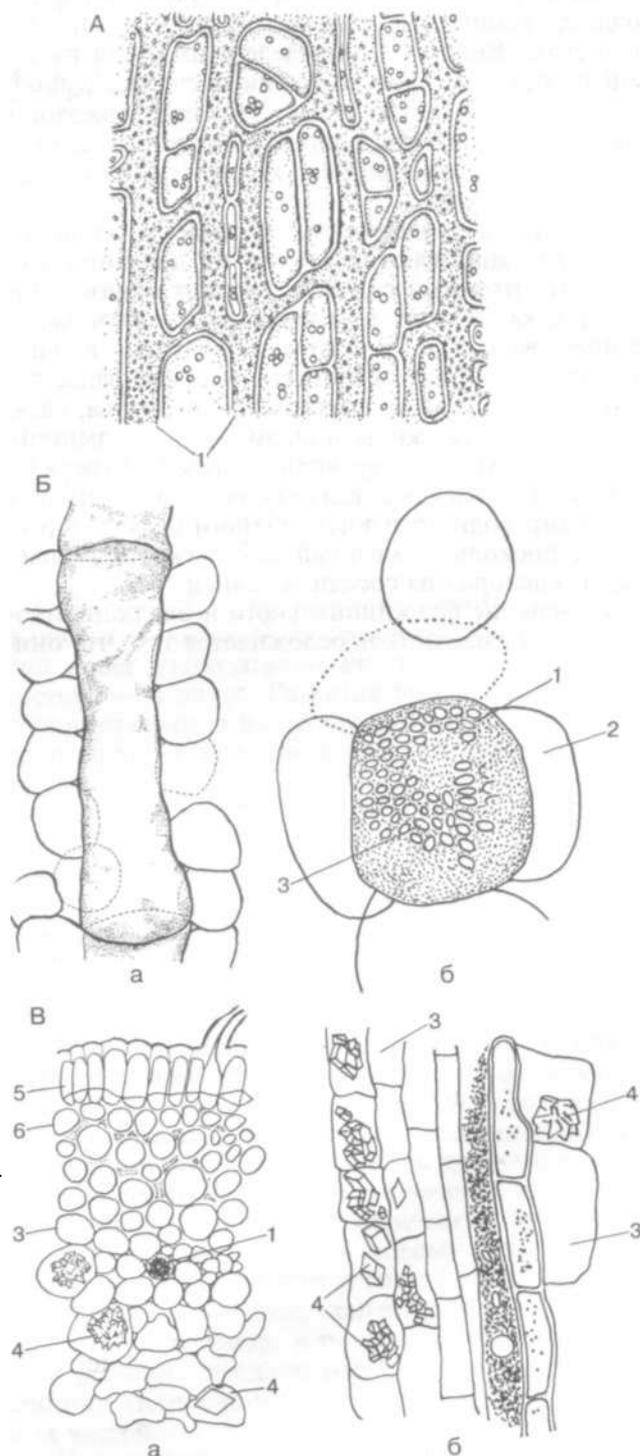


Рис. 125. Млечники:
Членистые: А — с анастомозами в продольном разрезе корня латука (*Lactuca sativa*); Б — без анастомозов в мясистой чешуе лука репчатого (*Allium cepa*): а — в продольном разрезе; б — на поперечном срезе. В — *нечленистые* в первичной коре однолетней ветки олеандра обыкновенного (*Nerium oleander*): а — на поперечном срезе; б — в продольном разрезе; 1 — млечники; 2 — сетчатая перфорационная пластинка; 3 — рыхлая паренхима; 4 — кристаллы минеральных солей; 5 — эпидермис; 6 — колленхима

содержат перфорационные пластинки (рис. 125, Б, б).

О выделительной и запасающей функциях млечников можно судить в какой-то степени по составу млечного сока. У многих растений млечный сок содержит не только конечные продукты обмена веществ (таннины, алкалоиды, органические кислоты, соли кальция и калия), но и побочные вещества метаболизма (терпены, каучук, смолы и др.). Наряду с этим в млечном соке находятся типичные запасные продукты, иногда ферменты. Видимо, у определенных групп растений на разных этапах развития млечники выполняют разнообразную роль. Это подтверждается разным химическим составом млечного сока у растений и изменением его количества на разных фазах онтогенеза.

Млечники, содержащие горькие и ядовитые вещества, защищают растения от поедания животными, млечный сок способствует заживлению ран, так как поверх их свертываются каучукоподобные вещества. Запасные продукты в виде крахмала содержат млечники молочая, запасные белки находятся в млечном соке фикуса, сахара — у цикория, жиры и ферменты — у дынного дерева, каучук — у каучукового дерева, бересклета и т. д. Отмечают важную роль млечников в регуляции водного и кислородного балансов растений, поскольку млечный сок легко поглощает воду и кислород из соседних тканей.

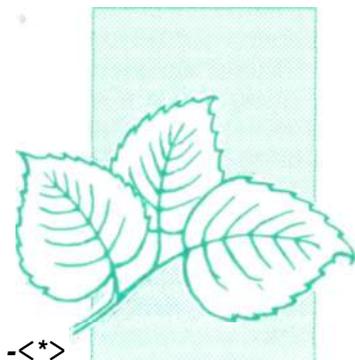
Выяснение функционального и эволюционного значения млечников осложняется тем, что они

не являются обязательным структурным компонентом всех высших растений.

Ценность многих растений, обладающих млечным соком, давно известна человеку. Растения, млечный сок которых богат сахарами, крахмалом, белком, служат хорошими кормовыми травами. Многие тропические растения с млечным соком используют как наркотические. Употребляют в пищу млечный сок коровьего дерева (Южная Америка), по составу сходный с коровьим молоком.

Особую ценность представляют *растения-каучуконосы*, в млечном соке которых содержится значительное количество каучука и гуттаперчи. Млечный сок этих растений обычно называют *латексом* (многие авторы используют это название для млечного сока вообще). Широко известное каучуковое дерево (*Hevea brasiliensis*) — главный источник каучука на мировом рынке. Такие растения, как эвкоммия (Китай), пивоя (Мексика), также распространенные каучуконосы, культивируемые во многих странах мира.

В 30-е годы советские ботаники провели серьезную работу по отысканию дикорастущих каучуконосных растений. Были найдены травянистые каучуконосы — кок-сагыз, тау-сагыз, крым-сагыз, произрастающие в горах Кавказа, Крыма, Казахстана, введенные затем в культуру. Одновременно химики развернули работу по созданию синтетического каучука. В настоящее время производство синтетического каучука свело к минимуму выращивание каучуконосов.



Вегетативные органы растений

ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ О ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНАХ

Вегетативные органы (лат. vegetatio — произрастание, рост), представляющие вегетативное тело растения, выполняют основные функции питания и обмена веществ с внешней средой. На основе строения вегетативного тела все растения подразделяются на две большие группы: низшие и высшие. Низшие растения многоклеточные (водоросли), а также грибы более примитивны и однообразны по строению в связи с водным образом жизни или гетеротрофизмом. Тело их представляет однородное *слоевидие*, или *таллом*, и либо совсем не дифференцировано на органы и ткани (нитчатые, некоторые пластинчатые водоросли, мицелии грибов), либо расчленено на специализированные части, которые внешне сходны с органами высших растений, но не имеют сложного тканевого строения (многие крупные зеленые и бурые водоросли). У высших растений вегетативное тело дифференцировано на органы, а органы — на ткани. В эволюции вегетативные органы возникли в результате усложнения тела растений при выходе на сушу и освоения воздушной и почвенной сред. Контрастные условия окружающей среды были основной движущей силой адаптивной специализации растений.

Основные вегетативные органы растений — *листочкостебельные побеги* (обеспечивают фотосинтез) и *корни* (обеспечивают водоснабжение и минеральное питание).

Основные органы тела высших растений заложены уже в зародыше семян (или спор), которые при прорастании формируют *проросток*, содержащий корень, стебель, листья специфической морфоструктуры и тканевого строения (рис.

126). Корни образуют *корневую систему*, а стебель и листья — *побег*. У большинства высших растений побег располагается над почвой, а корневая система — в почве. Развитие проростка приводит к формированию взрослого растения с типичной структурой и функцией каждого вегетативного органа.

Большинство растений характеризуется особенностями роста и формирования: типичные растения растут и надстраивают свое тело в течение всей жизни; параллельно нарастанию новых участков тела идет отмирание старых. Рост и формообразование происходят ритмично, поэтому к уже имеющимся участкам тела периодически подстраиваются новые, и тело растения оказывается состоящим из однотипных участков, повторяющих друг друга. Повторяемость строения тела во времени и в пространстве (*метамерность*) свойственна всем многоклеточным растениям — от водорослей до цветковых.

У большинства растений в течение жизни увеличивается число меристематических зон, каждая из которых дает начало новому участку тела, сходному с предыдущим и соседним. Происходит *ветвление* — процесс, характерный для растительных организмов, в результате чего большинство растений представляет собой разветвленную систему (или системы) из однотипно построенных частей.

Повторяемость строения вдоль продольной оси тела и разветвленность — важнейшие особенности внешнего строения тела растения.

Одна из общих закономерностей организации структуры вегетативных органов — *симметрия*. Обычно она наблюдается в характере расположе-

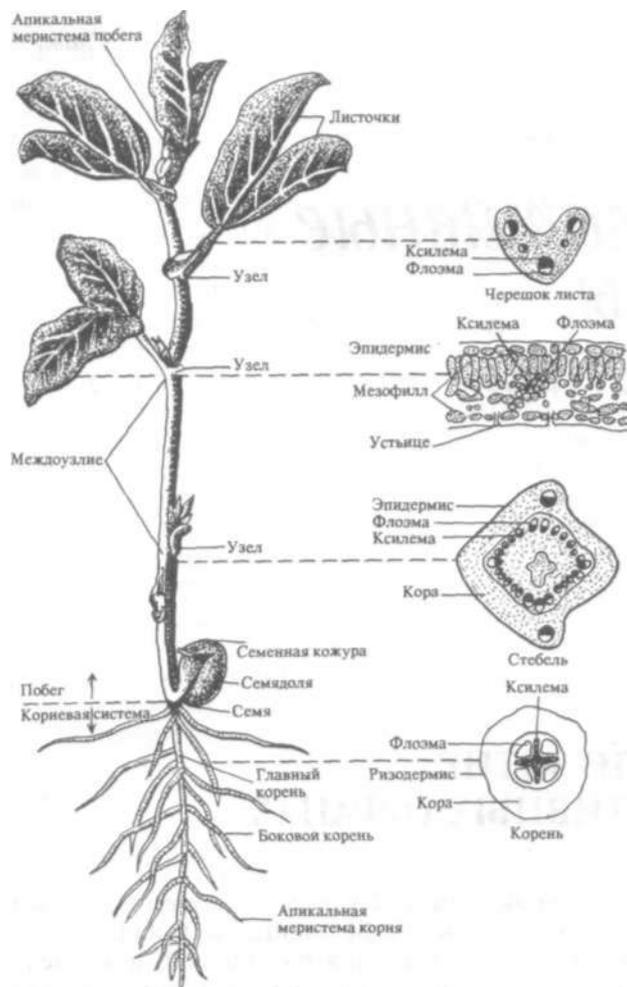


Рис. 126. Строение молодого растения конских бобов (*Vicia faba*). Показаны основные вегетативные органы и ткани высшего растения

ния боковых частей органа по отношению к оси. В морфологии растений под симметрией понимают такую структуру, при которой плоскость симметрии, проходящая через ось, рассекает орган на две тождественные (зеркально подобные) части. В связи с этим различают три группы органов — несимметричные, моносимметричные (греч. *monos* — один) и полисимметричные.

Одна из общих морфофизиологических закономерностей вегетативных органов — *полярность*. Каждый орган имеет два полюса: верхний, или верхушечный, — *терминальный* (лат. *terminalis* — верхушечный), *апикальный*; нижний — *базальный* (греч. *basis* — основа, основание).

Физиологические различия между апикальной и базальной частями растений находят свое выражение в явлении *тропизма* (греч. *tropos* — поворот). Тропизмы связаны с воздействием света, силы тяжести, химических и других раздражителей, сообразно которым их называют фототропизмами, геотропизмами, хемотропизмами и т. д. Если изгиб происходит в сторону раздражающего фактора, тропизм положительный, если в противоположную сторону — отрицательный. Главный стебель обычно растет вертикально и одновременно тянется к свету, т. е. обладает отрицатель-

ным геотропизмом и положительным фототропизмом. Главный корень всегда растет в землю и избегает света, т. е. обладает положительным геотропизмом и отрицательным фототропизмом.

Корень и стебель обычно располагаются вертикально, образуя единую ось, и являются поэтому *осевыми органами*, несущими на себе боковые придатки (листья, шипы, волоски и т. д.).

Итак, вегетативное тело любого высшего растения (кроме моховидных) в каждый момент его жизни состоит из побеговой и корневой систем, которые построены из повторяющихся элементов структуры — побегов и корней. В течение жизни у растения происходит как отмирание старых частей, так и образование новых (вначале семядолей, листьев, молодых корешков, затем более крупных участков побеговой и корневой систем).

Таким образом, *тело растения постоянно меняет свое положение в пространстве и изменяет свой облик во времени*.

В процессе эволюционного развития вегетативные органы претерпевали видоизменения (метаморфоз), обуславливая приспособление растений к различным условиям обитания.

КОРЕНЬ

Корень (*radix*) — один из основных вегетативных органов листостебельных растений, служащий в типичном случае для поглощения воды и питательных веществ из почвы. Корень — осевой орган, обладающий, как правило, цилиндрической формой, радиальной симметрией и неограниченным ростом за счет деятельности апикальной меристемы.

Корень морфологически отличается от побега тем, что обладает положительным *геотропизмом* и *гидротропизмом*, его апикальная меристема всегда прикрыта корневым чехликом, и на корне никогда не формируются листья, в связи с чем нет интеркалярного роста. В редких случаях корни образуют придаточные почки, из которых развиваются придаточные побеги.

В связи с главной функцией всасывания растворов из почвы для корня характерны интенсивное ветвление и огромная внешняя поверхность, что позволяет более полно освоить почвенное пространство. Во внутренней структуре корня в связи с этим важное место занимают специальная поглощающая ткань и проводящие ткани.

Поглощающая из почвы воду и растворенные в ней вещества, корни обладают способностью подавать эту воду вверх в стебель и листья. Способность корней нагнетать в стебли воду из почвы называется корневым давлением, которое у растений обычно равно 0,2—0,3 МПа (2—3 атм), у некоторых значительно выше. Растения, обладающие очень высоким корневым давлением, могут расти в сухих степях и пустынях, где они добывают воду из глубоких слоев почвы. Подача корнем воды вверх по стеблю бывает хорошо заметна весной на пнях, на поверхности которых выделяется большое количество сока.

Корни, как и все другие органы растений,

дышат, используя кислород почвы и выделяя в почву углекислый газ. Корни растений менее разнообразны, чем стебли и листья, так как среда их обитания довольно однообразна.

Помимо главной функции — поглощение веществ из почвы, корни выполняют ряд других физиологических и механических функций:

1) закрепляют («заякоривают») растения в почве, делают возможным вертикальный рост и вышесение побегов вверх, обладают огромной прочностью на разрыв. Например, чтобы выдернуть из почвы молодое растение кукурузы, надо приложить силу около 100–130 кг;

2) в корнях происходит синтез различных веществ (многих аминокислот, алкалоидов, гормонов и пр.), поступающих затем в другие органы растений. Многие авторы установили, что роль корня в образовании органических веществ незаменима;

3) служат органом запаса, а нередко преобразуются в запасающий орган (например, у свеклы, моркови, редьки);

4) взаимосвязаны с другими организмами, населяющими почву. Своими выделениями корень способствует симбиозу с грибами и почвенными бактериями, которые также участвуют в процессе поглощения и превращения веществ;

5) с помощью корней или их частей растения могут вегетативно размножаться.

Перечисленные функции характерны для большинства нормально развитых корней. У многих растений корни выполняют особые функции.

Типичные корни, у которых главный корень развивается из зародышевого корешка и формирует корневую систему, встречаются преимущественно у голосеменных и покрытосеменных растений. Хотя и здесь бывают исключения: отсутствуют корни у некоторых водных растений (вольфия бескорневая, пузырчатка), а также у взрослых паразитических растений (омела, повилика).

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ КОРНЯ

Филогенетически корень возник позднее, чем стебель, и, вероятно, произошел от корнеподобных образований первых наземных растений — *ришофитов* (см. гл. 7). Тело риниофитов еще не было дифференцировано на побеги и корни, а состояло из осевых органов, нараставших в длину за счет верхушечных меристем и дихотомически ветвившихся. Одни из ответвлений располагались вертикально, другие расстилались по земле, образуя корнеподобные веточки — *ризомоиды*, и впитывали водные растворы минеральных солей. Риниофиты были растениями небольших размеров, обитали у кромки воды и в воде, в местах с влажным климатом. Отсутствие корней и примитивное строение не мешали их нормальному обеспечению водой. Подобные ризомоиды из ныне живущих растений сохранились только у псилофитовых.

В процессе дальнейшего развития отдельные ризомоиды стали углубляться в почву и дали на-

чало корням, приспособленным к более совершенному почвенному питанию. Появление корней как специализированных органов почвенного питания вызвало всеобщую перестройку их структуры, появление специализированных тканей. Настоящие корни первоначально появились у плауновидных и папоротниковидных. Эволюционное развитие корня привело постепенно к функциональной дифференциации отдельных его частей: поглощать водные растворы из почвы стали молодые участки корешков, появилась особая всасывающая ткань — ризодермис, более старые участки корня приняли на себя функции «заякоривания», запаса и т. д. «Оседлый» образ жизни растений требовал освоения больших площадей почвенного питания, что обеспечивалось увеличением общей поглощающей поверхности корней за счет ряда факторов. Главные из них: а) ветвление и возникновение все большего числа всасывающих окончаний; б) постоянный рост корней и передвижение их в новые участки почвы; в) образование специальных структур всасывания — корневых волосков; г) образование новых придаточных корней. Возникло новое структурное образование для защиты растущего участка корня — *корневой чехлик*.

Образование корней было крупным эволюционным шагом в развитии наземных растений, оно обеспечило завоевание засушливых местообитаний, позволило растениям «подняться» над землей, что наряду с другими факторами привело к появлению крупных растительных форм.

Из нынеживущих сосудистых растений корни отсутствуют у наиболее древних и примитивных порядков риниевых (*Rhyniales*) и псилофитовых (*Psilophytales*). Нет корней у мхов. Их роль выполняют ризоиды, отличающиеся от корней отсутствием тканевой структуры и происхождением от внешне расположенных тканей — экзогенным происхождением (греч. *êxo* — вне, снаружи и *genesis* — происхождение), тогда как настоящие корни закладываются эндогенно (греч. *endon* — внутри). У сфагновых мхов нет и ризоидов.

В ходе эволюционного развития корень и стебель формировались одновременно и уже в зародыше семенных растений зачаточный побег и корневой полюс составляют структурно целостную ось растения. Их морфофизиологическое сходство свидетельствует о родстве. Следовательно, *корневые системы нельзя анализировать в отрыве от системы побегов, причем и ту, и другую следует рассматривать в динамике*. В учебной литературе органы растений рассматриваются как самостоятельные части организма для более полного и целостного представления об их структуре и функциях.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ. КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ

Корень закладывается уже в зародыше семени. Развивающийся из зародышевого корешка корень называют *первичным*. У голосеменных и двудоль-

ных (особенно древесных — береза, дуб, груша и др.), многих травянистых (бобы, фасоль, горох, свекла) он становится *главным корнем* и растет прямо вниз. По мере роста главный корень значительно утолщается и разветвляется, образуя *боковые корни*, самые старые из которых находятся ближе к стеблю, а самые молодые ближе к кончику корня (рис. 127, А, см. рис. 126).

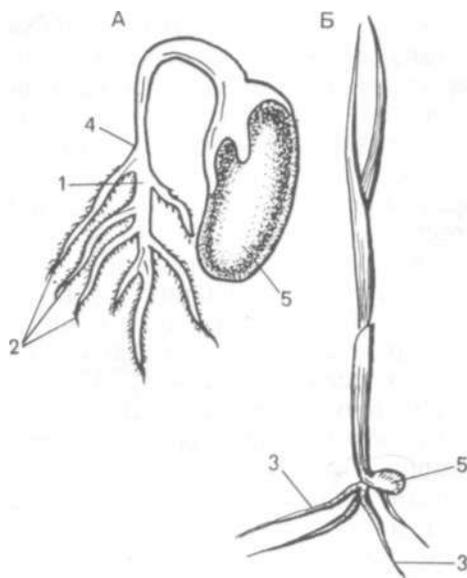


Рис. 127. Развитие корня:
А — у фасоли (*Phascolus vulgaris*); Б — у пшеницы (*Triticum durum*); 1 — главный корень; 2 — боковые корни; 3 — придаточные корни; 4 — корневая шейка; 5 — семя фасоли, зерновка пшеницы

У большинства двудольных растений главный корень бывает тоньше, чем стебель, поэтому переход стебля в корень выражен довольно четко. Этот участок перехода стебля в корень носит специальное название — *корневая шейка* (см. рис. 126, 127).

У однодольных первичный корень, как правило, недолговечен и формирующиеся корни берут начало от нижней части стебля (рис. 127, Б). Корни, берущие начало от других органов растения (стеблей, листьев, клубней, луковиц), называются *придаточными* или *адвентивными* (рис. 127, Б, 3). По мнению одних авторов, они никогда не образуются ни от зародышевого корешка, ни от главного корня (В. Б. Хржановский, 1982; В. Х. Тутаюк, 1980 и др.). Н. С. Воронин (1988) считает, что придаточные корни могут образовываться и на старых участках корня (корнеродные придаточные корни). Ткани, в которых возникают придаточные корни, очень разнообразны — апикальная меристема, камбий, феллоген, сердцевинные лучи и т. д. От придаточных корней, так же как от главного, отходят соответственно боковые корни — оси второго и последующих порядков ветвления. Таким образом, у однодольных развиваются в основном придаточные корни. При вегетативном размножении двудольных черенками, усами, отводками, клубнями, корневищами развиваются только придаточные корни. У картофеля, например, при размножении клубнями образуются придаточные

корни, а при размножении семенами формируется хорошо выраженный зародышевый главный корень.

Внешне придаточные корни не отличаются от обычных боковых корней и выполняют те же функции.

Развитие корней в онтогенезе приводит к формированию корневой системы. Под *корневой системой* понимают совокупность всех корней одного растения независимо от их происхождения и структуры. Корни и корневые системы очень разнообразны по происхождению, морфологии, типам ветвления, расположению. Отсюда разные подходы к классификации корней. Чаще всего в основе их классификации лежат происхождение (генетический принцип), форма и характер ветвления (морфологический) и отношение к субстрату (экологический). Типы корней по происхождению уже назывались — главный, боковые и придаточные корни. Поскольку при любой классификации речь идет об особенностях развития этих трех типов корней, они считаются общеморфологическими признаками корня. Чаще всего выделяют три типа корневых систем.

1. *Система главного корня* — состоит из главного корня, его боковых корней первого, второго и последующих порядков. Н. С. Воронин (1988) относит сюда и придаточные корни, образующиеся на перечисленных корнях. По отношению к главному корню боковые корни расположены более или менее перпендикулярно. Главный корень (ось первого порядка) всегда выделяется центральным местоположением, большими диаметром и длиной, хотя боковые корни второго и даже третьего порядка по толщине мало уступают главному корню (рис. 128, А). Такая корневая система характерна для большинства голосеменных и древесных двудольных, не образующих придаточных корней на стеблях, и многих трав, особенно однолетних. В некоторых случаях главный корень не разветвляется или ветвится мало — простой корень. Такой корень имеют кермек широколистный, морковь, ряска, а также виды с втягивающими корнями (лилии). Систему главного корня часто называют *стержневой*.

2. *Система придаточных корней* (рис. 128, Б, В). Придаточные корни развиваются в основном на стебле (стеблеродные придаточные корни).

У наиболее древних наземных растений (плаунов, хвощей, папоротников) главный корень вообще отсутствует и корневая система изначально формируется только из придаточных корней. Это явление, получившее название *первичной гоморизии* (греч. homos — одинаковый и rhiza — корень), наиболее примитивное в эволюционном отношении. Появление в процессе эволюции семени, содержащего зародыш с зародышевым корешком, привело к образованию системы главного корня — *аллоризии* (греч. alios — иной, другой).

У однодольных главный корень рано редуцируется и формируется система придаточных корней. Такое явление получило название *вторичной гоморизии* (злаки — ячмень, овес, пшеница и др., осоки, лилейные). У двудольных система при-

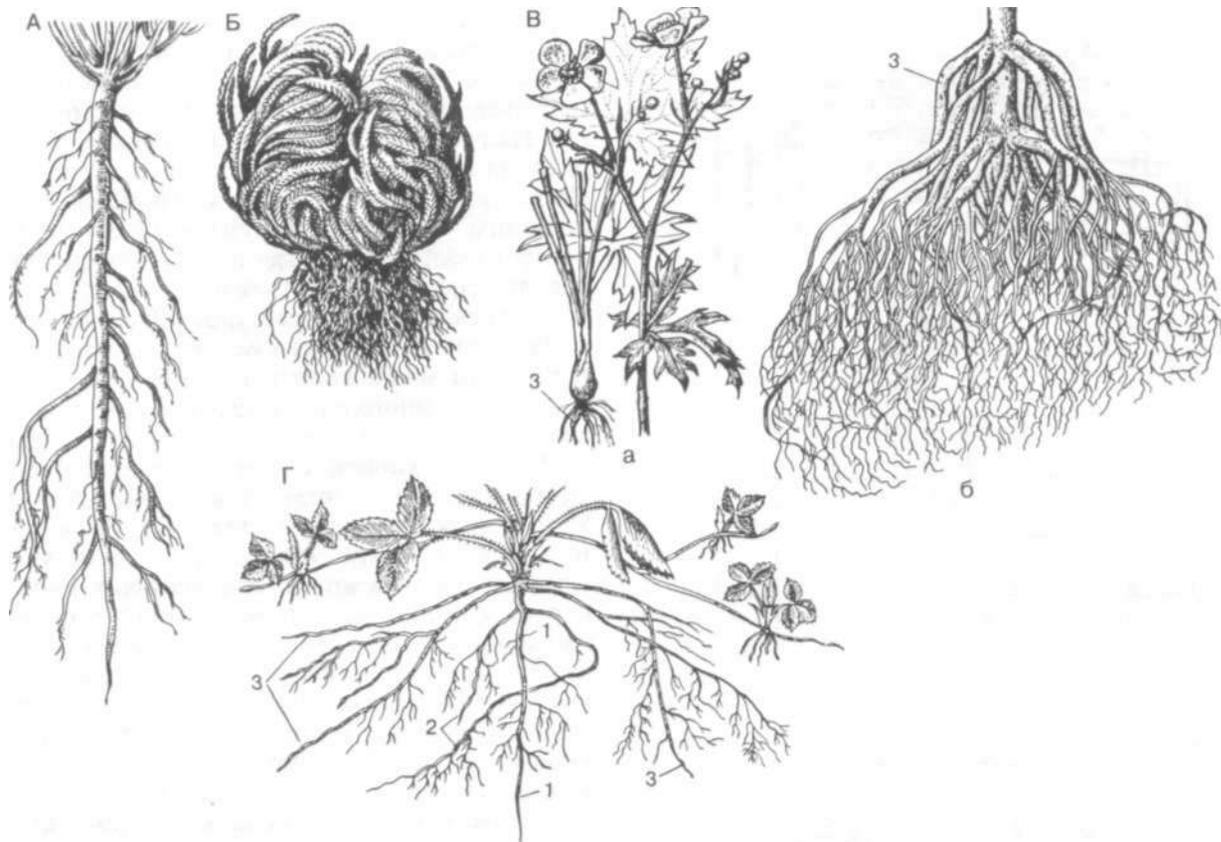


Рис. 128. Корневые системы:

А — главного корня (аллоризная) одуванчика (*Taraxacum officinale*); Б — первично гоморизная у селлагинеллы тамарисколистной (*Sellaginella tamariscina*); В — вторично гоморизная: а — у лютика едкого (*Ranunculus acer*); б — у пшеницы (*Triticum*); Г — главного и придаточных корней (смешанная) у земляники (*Fragaria vesca*): 1 — главный корень; 2 — боковые; 3 — придаточные корни

точных корней развивается редко, например у лютиков.

3. Систему главного корня с возникающими затем на стебле придаточными корнями часто называют *смешанной*. Она встречается у многих двудольных травянистых растений (подсолнечник, фасоль, земляника и др.).

ФОРМЫ КОРНЕЙ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОСТА КОРНЯ

В пределах трех типов корневых систем морфологическое разнообразие корней по общей конфигурации, консистенции, способам ветвления и распространения в субстрате чрезвычайно велико.

В системе главного корня в зависимости от морфоструктуры основной оси бывают такие формы: цилиндрическая (тмин, хрен, кермек широколистный), веретенообразная (морковь), реповидная (редис, репа, редька), клубневидная (георгина, чистяк), древовидная (у многих древесных, особенно в молодом состоянии).

У растений с высоко расположенными подземными побегами (однолетние и плотнокустовые злаки, многие эпифиты) система придаточных корней по форме мочковатая, формирующаяся у основания стебля.

По консистенции корни бывают мясистые, травянистые, одревесневающие.

По способам ветвления и внешнему виду выделяют простые, разветвленные и нитевидные корни (мочковатые).

В зависимости от распределения массы корней по горизонтам почвы корневые системы бывают поверхностными, глубинными и универсальными, что обусловлено приспособлением растений к существованию на различных почвах и в условиях различного водоснабжения.

Пластичность растений, имеющая большое значение в процессе приспособления к различным почвенным условиям, во многом определяется особенностями корневой системы.

При оптимальных условиях обитания корни растений проникают на большую глубину в почву и сильно разрастаются в ширину. Нередко растения образуют корневую систему в 2—3 яруса, что обусловлено расположением в почве питательных веществ и влаги (рис. 129, А). У хлебных злаков (пшеница, рожь, ячмень, кукуруза), корнеплодов корни могут проникать на глубину 1,5—2 м. Из травянистых растений длинную корневую систему имеют люцерна (5—10 м и более), клевер (3 м). Но основная масса корней у однолетних растений сосредоточена в пахотном слое, на глубине 30—40 см. У древесных растений корни проникают на глубину до 10—15 м. Рекордная глубина проникновения корней в почву отмечена у пустынного мескитового кустарника (*Prosopis juliflora*): их находили на глубине 53,3 м в штате Аризона (США). Корни тамариска и акации обнаруживались на глубине 30 м (Египет). Пло-

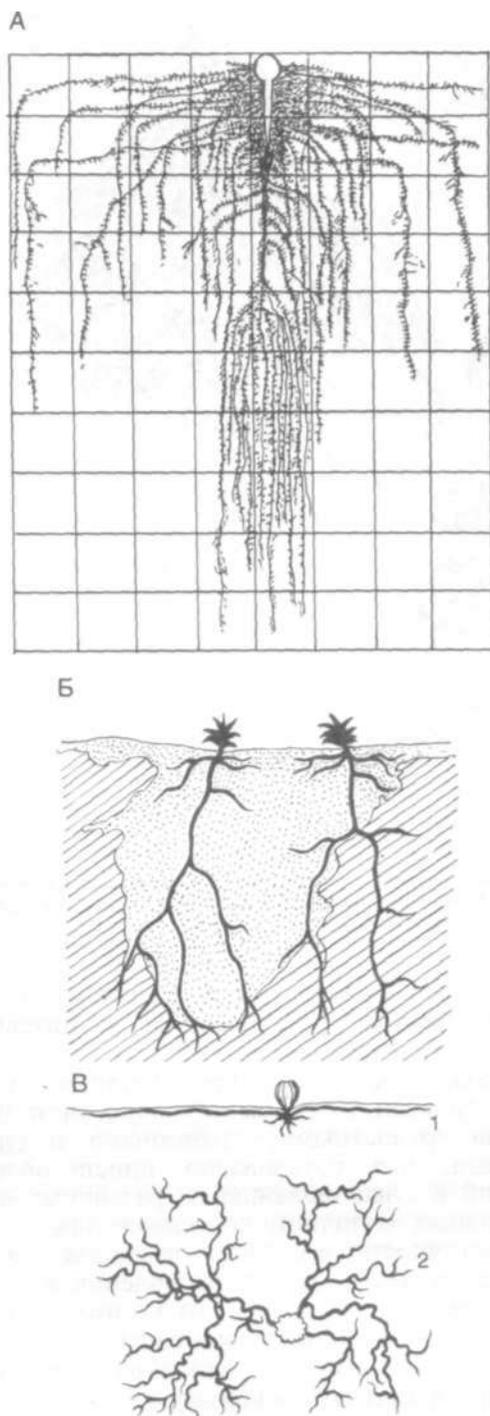


Рис. 129. Расположение корневой системы в почве: А — свекла (*Beta vulgaris*); В — верблюжья колючка (*Alhagi*); В — кактус (*Ferocactus vrislizenii*): 1 — вид сбоку; 2 — сверху

щадь, занятая корневой системой, у древесных растений намного превышает диаметр кроны и достигает 10—18 м.

Обильное ветвление корней обеспечивает огромную всасывающую поверхность. Так, общая длина корневой системы у одного растения хлебных злаков, вытянутая в длину, включая корневые волоски, будет равна 20 км. При специальной агротехнике длина всех корней риса достигает 630 км; если к этой цифре добавить длину корневых волосков, то получится 11 000 км. При этом суточный прирост корней равняется при-

мерно 5 км, а общая поверхность корней превышает площадь надземной массы в 130 раз и более.

Темпы развития корней большинства растений превышают темпы развития надземных побегов. Например, у проростка люцерны в фазе 2-3-го листа корень, разветвляясь, углубляется до 1 м. На той же фазе корень овса углубляется до 80 см, пшеницы — на 45, кукурузы — на 30 см. У двухлетнего сеянца дуба высотой 30—40 см главный корень успевает углубиться на 1,5—2 м.

Корневая система растений обладает не только большой длиной, она велика и по массе. Считается, что масса корней озимой ржи составляет 3—4 т/га, а многолетних травосмесей в пахотном слое — более 4—7 т/га.

Развитие корней связано с внешней средой. Особенно существенное влияние оказывает влага. У растений пустынь и полупустынь корни не только значительно углубляются, но могут образовывать два-три яруса. У саксаула в Каракумах корень образует мощно ветвящийся второй ярус на глубине 6—7 м. На тех же песках джугун образует корни другого типа — горизонтальные, закрепляющие подвижный субстрат: главный корень углубляется всего на 1,5—2 м, а горизонтальные — захватывают более 20 м. Мощная корневая система образуется и у травянистых растений пустынь и полупустынь. У верблюжьей колючки высота надземной части составляет 50—60 см, а корни углубляются на 15—20 м к подземной влаге (рис. 129, Б). Корневая система многих кактусов широко разветвляется близ поверхности почвы (рис. 129, В). На болотных почвах при избытке влаги корни растений развиваются главным образом в верхних слоях почвы, где они обеспечены достаточным количеством воздуха и влаги.

Почва, на которой произрастают растения, имеет первостепенное значение в развитии корней. На песчаных, легких почвах корневая система проникает глубже в направлении грунтовых вод и хорошо ветвится. На глинистых почвах корень растет в глубину с большим трудом и в основном развивает боковые горизонтальные корни. В зоне вечной мерзлоты Крайнего Севера корневая система также развивается в горизонтальном направлении. Мощная корневая система развивается на черноземах, богатых питательными веществами. Некоторые растения, например можжевельник, инжир, в отдельных случаях бук, сосна, свободно растут и развиваются на скалах. Такие растения называются *скальными*. Особенности корневой системы и высокое тургорное давление в процессе роста приводят к тому, что скалы раскалываются. Кислотные выделения корней постепенно растворяют субстрат.

В природных условиях корни травянистых растений различных видов располагаются ярусно и плотно переплетают всю толщу почвы.

Некоторые растения, предпочитая определенный тип почвы, тем не менее способны расти на других субстратах. Так, сосны — растения песчаных почв — встречаются на болотах, скалах, в условиях тундры, в лесостепи и т. д. Такие растения, обладающие необычайной пластичностью

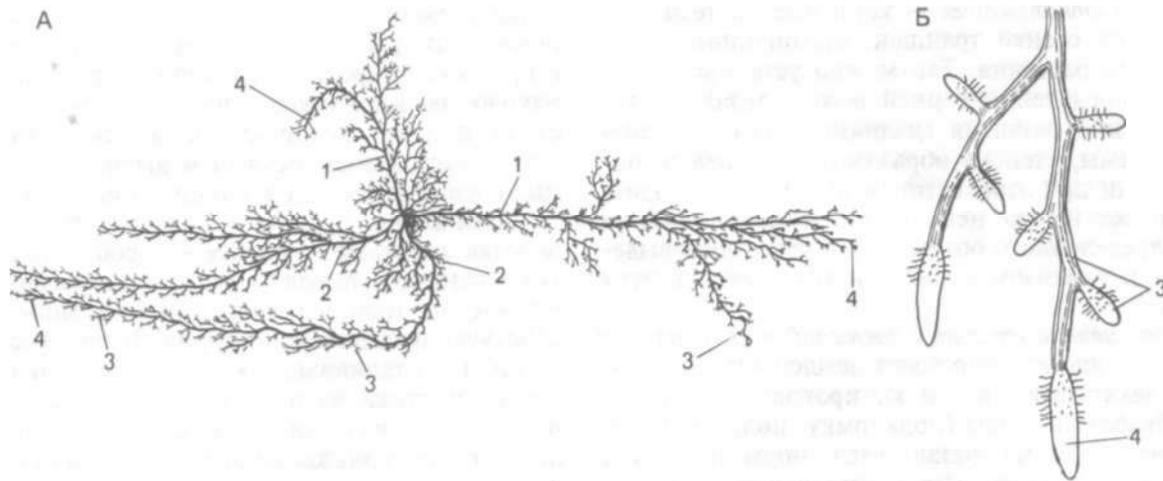


Рис. 130. Дифференциация корней в корневой системе яблони — *Malus domestica* (схемах):
 А — общий вид корневой системы; Б — корневая мочка; 1 — скелетные; 2 — полускелетные корни; 3 — ростовые корни; 4 — сосущие окончания

корневой системы, часто называют *растениями-космополитами*.

У культурных растений развитие корневой системы зависит от качества обработки почвы, удобрения, полива и ухода за растениями.

В зависимости от того субстрата, в котором расположены корни и откуда они извлекают воду и питательные вещества, различают четыре *экологических типа* корней: подземные, водяные (или плавающие), воздушные и гаустории.

Подземные корни целиком или хотя бы частично расположены в грунте. Такие корни имеют до 70 % высших растений. Они чрезвычайно разнообразны по структуре и функциям.

Водяные корни всегда расположены в толще воды и никогда не достигают дна водоема (ряска, водокрас обыкновенный).

Воздушные корни находятся в воздухе, поглощая атмосферную влагу. Такие корни бывают у растений-эпифитов — обитателей влажных тропических лесов.

Гаустории — корни-присоски паразитических растений (повилика, омела).

Перечисленные морфологические особенности дают некоторое представление о разнообразии корневых систем. В любой корневой системе постоянно идут процессы отмирания, наращивания, дифференциации, приводящие ее в соответствие с возрастом надземной системы побегов, сменой сезонов года, окружающими условиями. Без знания этих процессов нельзя понять, как взаимодействуют между собой растения леса, луга, болота и других фитоценозов.

Типичная, нормально развитая корневая система включает участки разной структуры и функций. У древесных растений различают толстые *скелетные* и *полускелетные корни*, на которых возникают недолговечные обрастающие *корневые мочки*, развивающиеся близко к поверхности почвы, особенно в связи с дождями или поливом. В состав корневых мочек, непрерывно заменяющих друг друга, входят *ростовые* и *сосущие* окончания. Ростовые окончания обычно более мощные по сравнению с сосущими, быстро удлиняются и продвигаются в глубь почвы. В них хорошо развита и энергично работает апикальная

меристема. Сосущие окончания, возникающие в большом количестве на ростовых корнях, растут медленно, и их апикальные меристемы часто почти прекращают свою деятельность. Сосущие окончания как бы останавливаются в почве и интенсивно поглощают питательные вещества данного участка (рис. 130). Сосущие корешки обычно недолговечны. Ростовые корни могут длительно существовать или отмирать вместе с сосущими корнями. Скелетные и полускелетные ветви часто запасают питательные вещества. У травянистых растений в корневой системе в основном дифференцируются ростовые и сосущие корни.

Структурные изменения в корневых системах растений, используемых человеком, представляют интерес для растениеводов, поскольку почти все агротехнические приемы (вспашка, удобрение, полив, пересадка, прополка и др.) направлены в основном на создание оптимальных условий для развития и деятельности корневых мочек. В связи с этим ученые многих направлений (ботаники, луговеды, агрономы, лесоводы, физиологи, биохимики) серьезно изучают корневую систему растений, разрабатывая разнообразные методы ее эффективной деятельности.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Изучение корневых систем связано с большими трудностями. Динамику роста и развития корня можно изучить только на «работающей» корневой системе, в естественных условиях ее обитания. Выделение корней из почвы даже у травянистых растений связано с частичным их травмированием, корни древесных растений полностью извлечь из почвы вообще невозможно. К тому же в вынутых из почвы корнях быстро прекращаются многие процессы жизнедеятельности, и они погибают.

Наиболее полное представление можно составить, сравнив данные, полученные разными методами. Чаще всего для изучения корневых систем используют следующие методы.

Метод откапывания — корневые системы исследуют на стенке траншеи, выкопанной около изучаемого растения. Так можно установить степень распределения корней в горизонтах почвы, соотношение развития различных частей корневой системы, степень образования корневых мочек. Корни при этом осторожно отмывают водой. С этой же целью используют *метод почвенных проб* определенного объема с последующим выделением и анализом корней, находящихся в этих пробах.

Выращивание опытных растений в специальных ящиках — ящики заполняют землей нужного состава, закапывают в землю, проводят специальные обработки почвы (подкормку, полив и т. д.). Корневая система развивается нормально при заданных условиях. Через определенное время ящик выкапывают, фиксируют корневую систему длинными гвоздями, вколачивая их через боковую стенку, и отмывают струей воды, сняв противоположную боковую стенку. Таким образом можно изучить общую массу корней, распределение и соотношение их частей.

Сезонные и возрастные изменения в корневых системах изучают, откапывая растения в разные сроки.

Наблюдение за ростом корней можно вести из специальных подвалов через стеклянные окна, обращенные в почву. Однако вся корневая система при этом не видна, а лишь те ее ответвления, которые прижимаются к стеклу.

В последние годы корневые системы изучают на растениях, выращиваемых в специальных стеклянных сосудах на питательных растворах. Корневая система при этом затеняется специальными плотными экранами. Так можно моделировать различный режим питания, наблюдать динамику роста корней.

В связи с техническими трудностями, возникающими при исследовании корней, их строение и развитие изучены пока недостаточно. Тем не менее к настоящему времени в этой области имеется обширный научный материал по многим культурным и дикорастущим растениям, который используется в различных отраслях народного хозяйства (растениеводстве, плодоводстве, лесоведении и т. д.).

МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

Происхождение и рост первичных тканей. Строение молодого корешка. Рост большинства корней представляет собой, по-видимому, непрерывный процесс, который затормаживается или прекращается только при неблагоприятных условиях, таких как низкая температура и засуха. В почве корни распространяются по пути наименьшего сопротивления и часто заполняют пространства, оставшиеся после ранее отмерших и сгнивших корней. Нередко корням приходится прокладывать путь в очень твердой почве. Несмотря на тесный контакт с твердыми почвенными частицами, растущий корень не повреждается

и выполняет ответственную функцию всасывания почвенных растворов. Этому способствует специфическое строение молодого корешка, неодинаковое на всем протяжении. Выделяют ряд участков, или зон, которые отличаются морфоанатомическими особенностями и выполняют различные физиологические функции (рис. 131).

Зоны корня. Кончик корня покрыт в виде наперстка *корневым чехликом* — особой паренхимной тканью, которая защищает апикальную меристему от трения о почвенные частицы и способствует продвижению корня. В процессе роста корня и проталкивания корневого чехлика вперед клетки чехлика на периферии сдуваются, образуя слизь, которая обволакивает корень и облегчает его скольжение между частицами почвы. Апикальная меристема образует все новые и новые клетки корневого чехлика, которые быстро отмирают (продолжительность их жизни 4–9 дней в зависимости от длины чехлика и вида растения). Кроме того, они слабо соединены между собой, что облегчает их сдувание. Углублению корня способствует тургорное состояние клеток чехлика. Центральная осевая часть чехлика составляет так называемую *колумеллу*, в клетках которой содержится много крахмальных зерен.

Слизь, секретлируемая наружными клетками чехлика, представляет собой сильно гидратированный полисахарид, вероятно, пектиновой природы. Она накапливается в пузырьках дикписом,

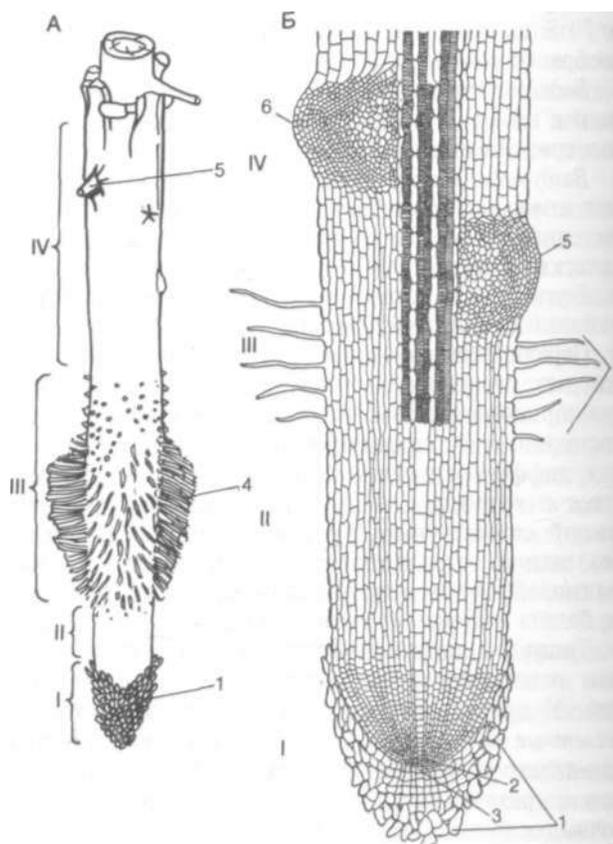


Рис. 131. Общий вид (А) и продольный разрез (схема, Б) молодого корешка:

1 — корневого чехлика, прикрывающий зону деления; II — зона растяжения; III — зона всасывания, или зона корневых волосков; IV — начало зоны проведения, или зоны боковых корней; 1 — корневого чехлика; 2 — группа инициальных клеток; 3 — калипроген; 4 — корневые волоски; 5 — выход бокового корня; 6 — боковые корни

которые, сливаясь с плазматической мембраной, высвобождают слизь в пространство между плазмалеммой и клеточной оболочкой. Слизь затем выходит на поверхность оболочки, образуя мелкие капли.

Корневой чехлик есть на кончиках корней всех наземных растений, а у водных вместо чехлика формируется чехликоподобное образование — *корневой кармашек*. Если водное растение попадает в почвенные условия, на кончике его корней появляется настоящий корневой чехлик. У многих однодольных в кончике корня хорошо развита меристема корневого чехлика, называемая *калиптрогеном* (чехликообразователь). По данным исследователей, в калиптрогене синтезируются гормоны — ауксины, стимулирующие рост корня.

Корневой чехлик выполняет и другие важные функции, контролируя, в частности, реакцию корня на гравитацию (геотропизм).

Корневой апекс, или *зона деления*, находится внутри чехлика. Это апикальная меристема корня, его точка роста. Длина ее колеблется от 1 до 5 мм. Состоит из относительно мелких (10—20 мкм в диаметре) многогранных клеток — инициалей и их непосредственных производных, отличающихся густой цитоплазмой и крупными ядрами. На живом корешке эта зона хорошо заметна по более темной (желтовато-бурой) окраске.

Хотя зона инициалей апикальной меристемы корня считалась когда-то местом активных клеточных делений, сейчас доказано, что это не так и большинство делений происходит на некотором расстоянии от инициалей. Инициальные клетки отличаются от остальных клеток меристемы более растянутым периодом деления, более медленным синтезом ДНК, РНК и белков, меньшим числом плазмодесм. Эти клетки получили название *покоящегося центра*. Область центра относительно неактивна, но при определенных условиях деления в ней происходят и покоящийся центр способен восстанавливать периферические зоны меристемы при их повреждении. Например, изолированные покоящиеся центры кукурузы, выращенные в стерильной культуре, способны вырастить в целые корни, минуя стадию каллуса, или раневой ткани; обнаружена четкая корреляция между размерами покоящегося центра и сложностью строения первичной проводящей системы корня кукурузы. Результаты исследований свидетельствуют о существенной роли покоящегося центра в развитии и формировании корня.

Зона растяжения (роста) находится дальше от апекса. Прекратившие деление клетки переходят к растяжению в направлении к оси корня. Именно рост клеток в этой зоне обуславливает основное удлинение органа. Объем корня увеличивается за счет общего оводнения клеток и появления крупных вакуолей. Протяженность зоны роста не превышает нескольких миллиметров, внешне корень выглядит гладким и более прозрачным.

Зона всасывания следует за зоной роста. Клетки резко прекращают растяжение, начинается их дифференциация. На покровной ткани (ризодермис) возникают многочисленные выросты — *корневые волоски*, плотно охватывающие частицы

почвы и как бы «срастающиеся» с ними. Эту зону часто называют зоной корневых волосков или зоной дифференциации (созревания), поскольку наряду с выростами ризодермиса здесь начинают формироваться первичные ткани корня и осуществляться его основная функция — всасывание почвенных растворов. Опыты показали, что подавляющую массу воды и солей молодые корни воспринимают именно в этой зоне, имеющей протяжение до нескольких сантиметров.

Зона всасывания непрерывно передвигается в почве, так как старые корневые волоски отмирают, а новые формируются со стороны зоны роста. Нарастание корня сопровождается также включением старых участков зоны всасывания в вышерасположенную зону. Таким образом, всасывающий аппарат молодого корешка — подвижное образование, непрерывно меняющее место в почве.

Зона проведения обладает хорошо развитой проводящей тканью и передает почвенные растворы выше по органу. Корневые волоски вместе с клетками ризодермиса погибают, и формируется покровная ткань, защищающая живые ткани корня. В этой зоне появляются боковые корни, поэтому ее часто называют зоной боковых корней.

Важно отметить, что переход от одной зоны к другой происходит постепенно, без резких границ. Некоторые клетки начинают удлиняться и дифференцироваться еще в зоне клеточных делений, в то время как другие достигают зрелости в зоне растяжения. Так же закономерно, в определенной последовательности, возникают в молодом корешке внутренние ткани.

Апикальный рост корней. Корень отличается от побега тем, что его апикальная меристема откладывает клетки внутрь и наружу, формируя чехлик. Производные апекса, откладываемые внутрь корешка, образуют хорошо заметные в структуре кончика корня продольные ряды клеток.

Организация апикальной меристемы (число инициалей, порядок их деления) у разных систематических групп растений неодинакова. У многих папоротниковидных апекс корня состоит из одной инициальной, или верхушечной, клетки тетраэдрической формы, дающей начало всем клеткам и тканям корня (рис. 132, А). Деление инициальной клетки происходит параллельно каждой грани тетраэдра. После каждого последовательного деления инициальная клетка восстанавливает свою форму и размеры. Отложенные ею клетки, многократно делясь, образуют четко оформленные комплексы.

В корнях семенных растений наблюдается несколько типов апикальной организации. У покрытосеменных апекс корня *многоклеточный*. При этом строение и функционирование апикальной меристемы у двудольных и однодольных имеют существенные различия.

У двудольных растений в типичном случае инициальные клетки расположены тремя слоями, каждый из которых содержит 1—4 инициали (рис. 132, Б, б). Инициали нижнего слоя дают начало чехлику и ризодермису. Инициали сред-

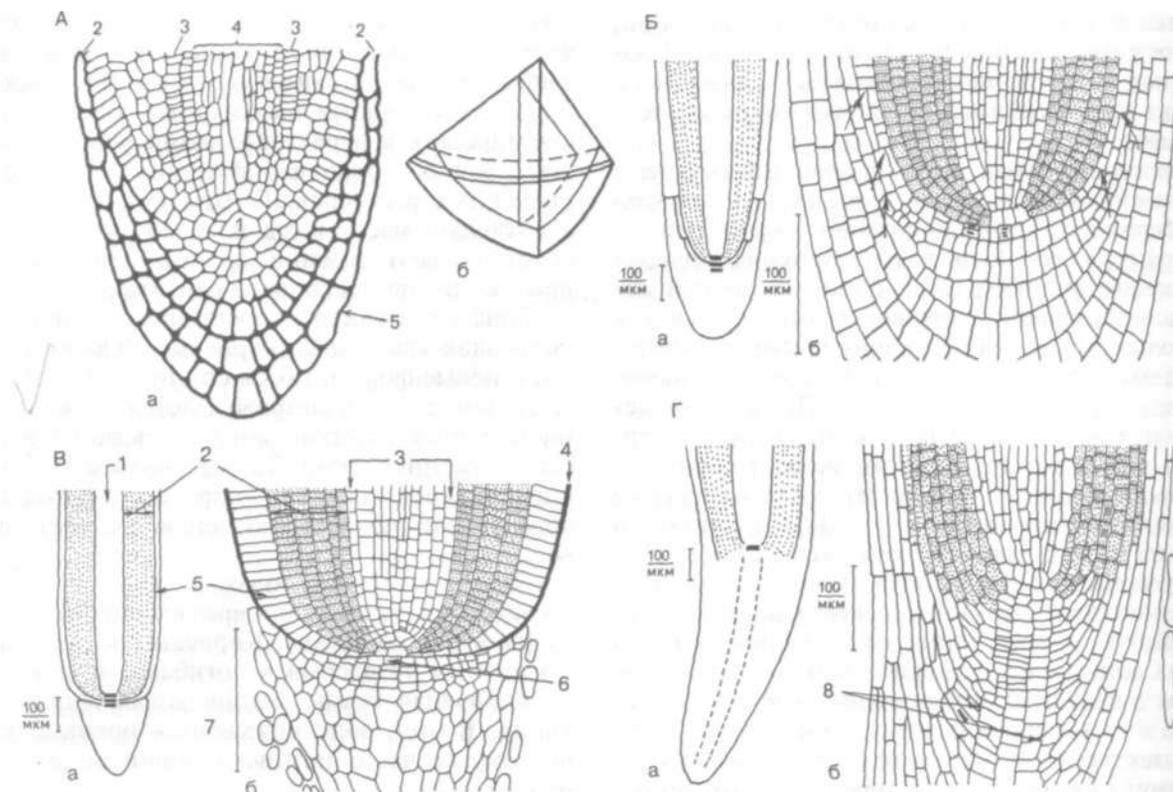


Рис. 132. Апикальная организация корня в продольных разрезах (по К. Эсау, 1969, 1980):

А — папоротника деннштедтия веховидная (*Dennstaedtia cicutaria*): а — организация апекса с верхушечной клеткой; б — объемная схема деления верхушечной клетки; 1 — верхушечная клетка; 2 — ризодермис; 3 — эндодерма; 4 — центральный цилиндр; 5 — корневой чехлик; Б, а, б — речиса (*Raphanus*). Видны три зоны организации. Ризодермис и корневой чехлик имеют общее происхождение; В, а, б — злака ковыля (*Stipa*). Видны три зоны инициалей, среди них инициали чехлика, формирующие калиптроген. Эпидермис и кора имеют общее происхождение; Г, а, б — ели (*Ксеа*). Все зоны корня происходят из одной группы инициалей. Корневой чехлик имеет центральную колонку, 1 — центральный цилиндр; 2 — первичная кора; 3 — перипикл; 4 — слизистый слой; 5 — эпидермис; б — калиптроген; 7 — корневой чехлик; 8 — колонка

него и верхнего слоев образуют все остальные ткани собственно корня. На рис. 132 видно, что уже в зоне деления, т. е. в самой апикальной меристеме, обнаруживается четкое разграничение на три зоны: наружная зона — *дерматоген* (греч. *derma*, род. п. *dermatos* — кожа и *genes* — рожденный). Клетки дерматогена относительно правильной формы, делятся антиклинально, образуют ризодермис с корневыми волосками. У двудольных вместе с калиптрогеном участвуют также в формировании корневой чехлика. Средний отдел инициалей формирует *периблему* (греч. *periblema* — оболочка, покров), из которой впоследствии возникают клетки первичной коры. Деление клеток в периблеме идет во всех направлениях, форма их неправильная. Внутренняя зона, которая берет начало от верхнего слоя инициалей, называется *плеромой* (греч. *pleroma* — наполнение). Ее клетки несколько вытянуты по оси, делятся преимущественно антиклинально, из них формируется осевой, или центральный, цилиндр.

У однодольных типичный корневой апекс отличается от апекса двудольных тем, что нижние инициали образуют только чехлик, а ризодермис дифференцируется из самого наружного слоя периблемы (рис. 132, В, в).

Однако среди однодольных и среди двудольных растений встречаются виды, у которых апикальная организация не дифференцирована на инициальные слои. Вся группа инициалей дает начало всем тканям корня, включая чехлик.

У голосеменных все зоны корня происходят из одной группы инициалей. Функцию дерматогена выполняет *протодерма*, которая дифференцируется из периблемы и формирует в дальнейшем ризодермис и клетки корневой чехлика. Корневой чехлик имеет центральную колонку поперечно делящихся клеток. От этой колонки в латеральном направлении возникают производные клетки (рис. 132, Г, г).

Представление о происхождении тканей корня из обособленных инициалей апекса было обосновано в *теории гистогенов* Дж. Ганштейном (1868, 1870). Согласно этой теории, тело растения развивается из массива меристемы, которая состоит из многих слоев клеток и содержит три гистогена (этажа, уровня, слоя) — три предшественника тканевых зон. При этом каждый из гистогенов берет начало в апексе от одной или нескольких инициалей, расположенных ярусами друг над другом. Этими гистогенами являются *дерматоген* (предшественник эпидермиса), *плерома* (предшественник центрального цилиндра) и *периблема* (предшественник первичной коры). Подразделение на три гистогена не имеет универсального применения, так как оно редко выявляется в побегах, но для описания дифференциации тканевых зон в корне удобно и часто используется.

Развитие постоянных тканей в корне. Дифференциация постоянных тканей в корне начинается очень близко к кончику корня. Вблизи апикальной меристемы уже можно различить слои

детерминированной меристемы — протодерму, прокамбий и основную меристему, т. е. первичные меристемы, преобразующиеся соответственно в ризодермис, первичные проводящие ткани и первичную кору. Клетки — производные апикальной меристемы — сначала удлиняются, затем дифференцируются в постоянные ткани в соответствии со своим положением в корне.

Первыми в центральном цилиндре обособляются материнские клетки сосудов метаксилемы. Они занимают центральное положение. Но завершается дифференциация в обратном порядке — первыми оформляются самые наружные сосуды, примыкающие к перициклу. Дальнейшее развитие первичной ксилемы идет в центростремительном порядке. Элементы первичной флоэмы дифференцируются раньше, чем элементы ксилемы. Это происходит еще в зоне растяжения клеток. Флоэма также развивается центростремительно.

Ткани коры образуются из основной коровой меристемы. Наиболее активно делятся внутренние клетки коровой зоны, прилегающие к перициклу. Новые клетки появляются в результате тангенциальных делений.

Рис. 133. Формирование первичных тканей в молодом корешке тыквы (*Cucurbita pepo*):

А — корневой чехлик; Б — зона деления; В — зона растяжения; Г — зона всасывания; Д — зона ветвления (проведения); 1 — дерматоген; 2 — периблема; 3 — плерома; 4 — меристематические зачатки боковых корней; 5 — корневой волосок; 6 — ризодермис; 7 — кора; 8 — центральный цилиндр; Р — экзодерма; 10 — эндодерма; 11 — перицикл; 12 — первичная флоэма; 13 — первичная ксилема; 14 — боковой корень

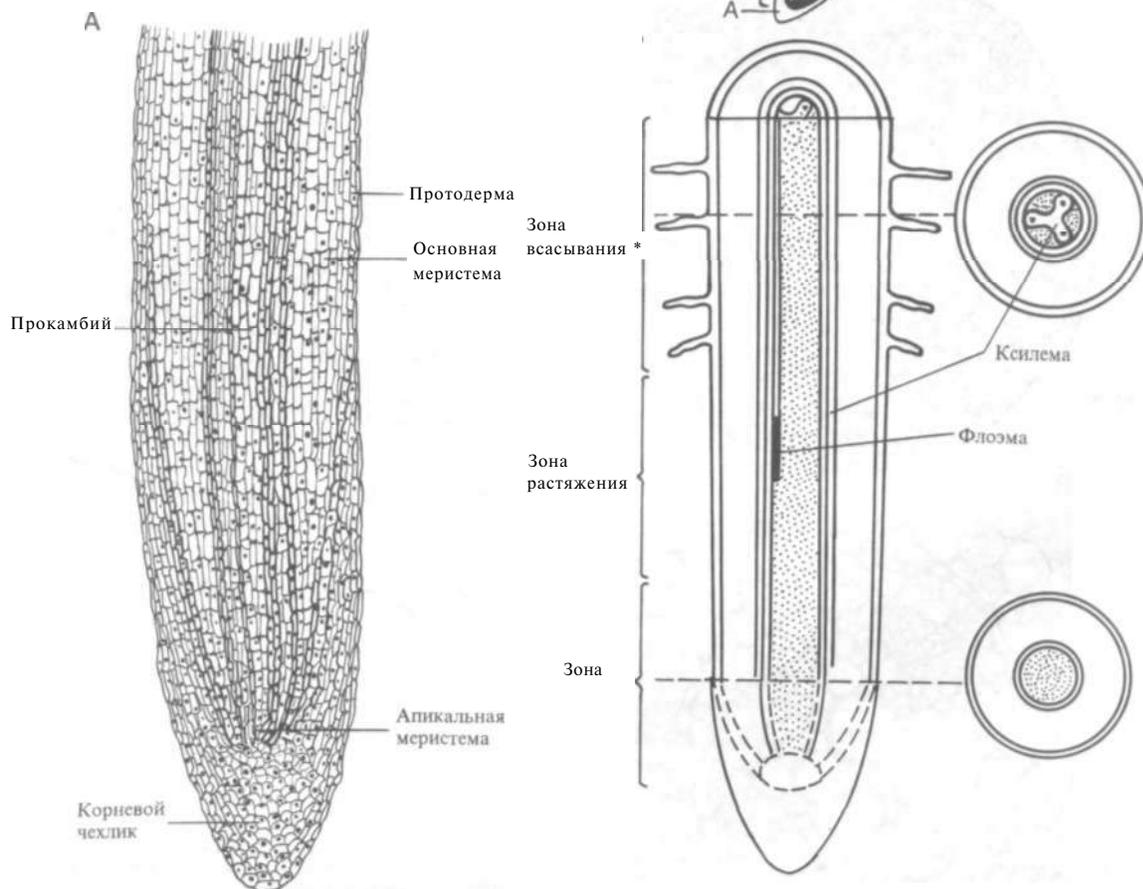
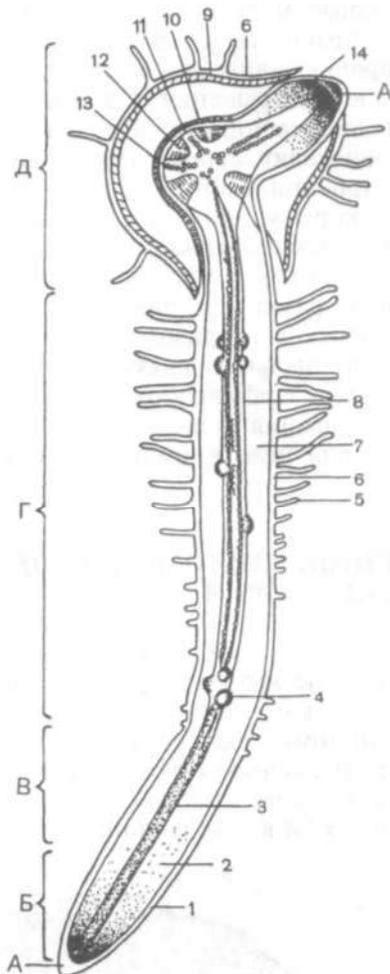


Рис. 134. Формирование постоянных тканей в корне:

А — продольный срез кончика корня лука (АШШ сера); Б — схема стадий первичного роста кончика корня

Производные меристематических клеток располагаются правильными радиальными рядами, которые хорошо видны при первичном строении корня. После прекращения деления внутренний слой коры дифференцируется в эндодерму. В ее клетках происходят своеобразные изменения в составе и строении клеточных оболочек. Основные клетки коры удлиняются, вакуолизируются, появляется система межклетников.

Первые элементы ксилемы формируются одновременно с развитием эндодермы в корне и корневых волосков на ризодермисе, что подчеркивает функциональную связь этих структурных элементов. Для правильного понимания динамики формирования первичной анатомической структуры корня надо внимательно изучить рис. 133, 134.

ПЕРВИЧНОЕ АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

На расстоянии нескольких миллиметров от кончика на корне можно увидеть нежный пушок корневых волосков, здесь уже сформировалась первичная анатомическая структура корня. Установлено, что первичное строение корня является исходным и наиболее простым как в ходе онтогенетического, так и в ходе филогенетического раз-

вития. При этом важно отметить, что первичное строение корня одинаково для корней всех голо-семенных, покрытосеменных и большинства высших споровых. По сравнению с внутренней структурой стебля у корня она относительно проста. Это прежде всего связано с отсутствием здесь листьев и соответственно узлов и междоузлий. В связи с этим в структуре корня на разных уровнях наблюдаются очень небольшие различия.

На первичной стадии развития постоянных тканей корня продольные (см. рис. 133, 134) и поперечные срезы (рис. 135, 136) легко позволяют выделить три системы тканей: ризодермис, или эпиблему (система покровной ткани), первичную кору (система основной ткани) и систему проводящих тканей. У большинства корней последняя образует сплошной цилиндр (лютик, рис. 135, А), а у некоторых — полый цилиндр вокруг паренхимы (кукуруза, ирис, рис. 136).

Ризодермис (эпиблема) — всасывающая ткань молодых корней, которая абсорбирует воду и минеральные соли. Общая всасывающая поверхность корней резко возрастает в связи с образованием клетками эпиблемы трубчатых выростов — корневых волосков. Они формируются на расстоянии 1,2–3 мм от апикальной меристемы, функционируют 10–20 дней, затем отмирают, но

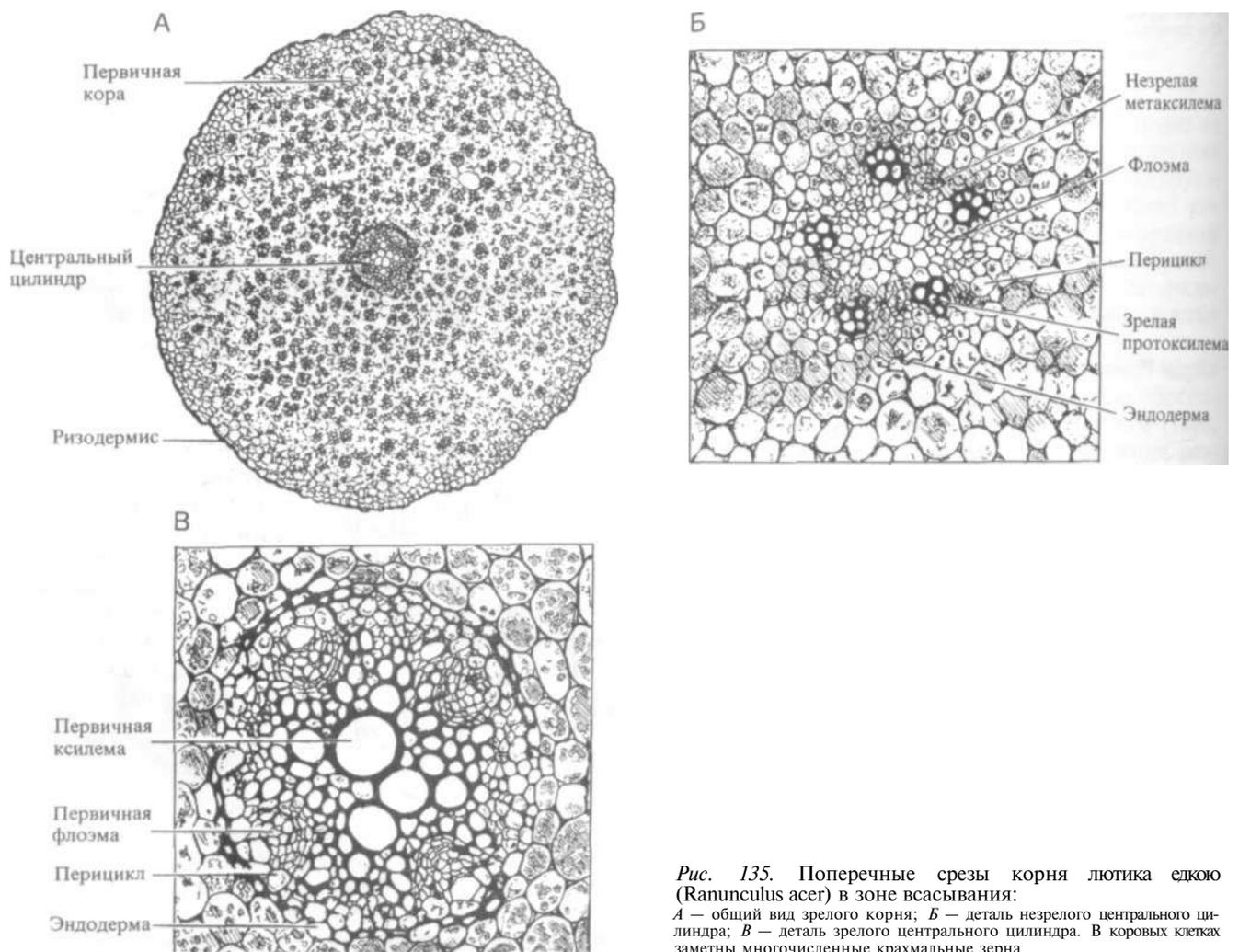


Рис. 135. Поперечные срезы корня лютика едкой (*Ranunculus acer*) в зоне всасывания: А — общий вид зрелого корня; Б — деталь незрелого центрального цилиндра; В — деталь зрелого центрального цилиндра. В корковых клетках заметны многочисленные крахмальные зерна

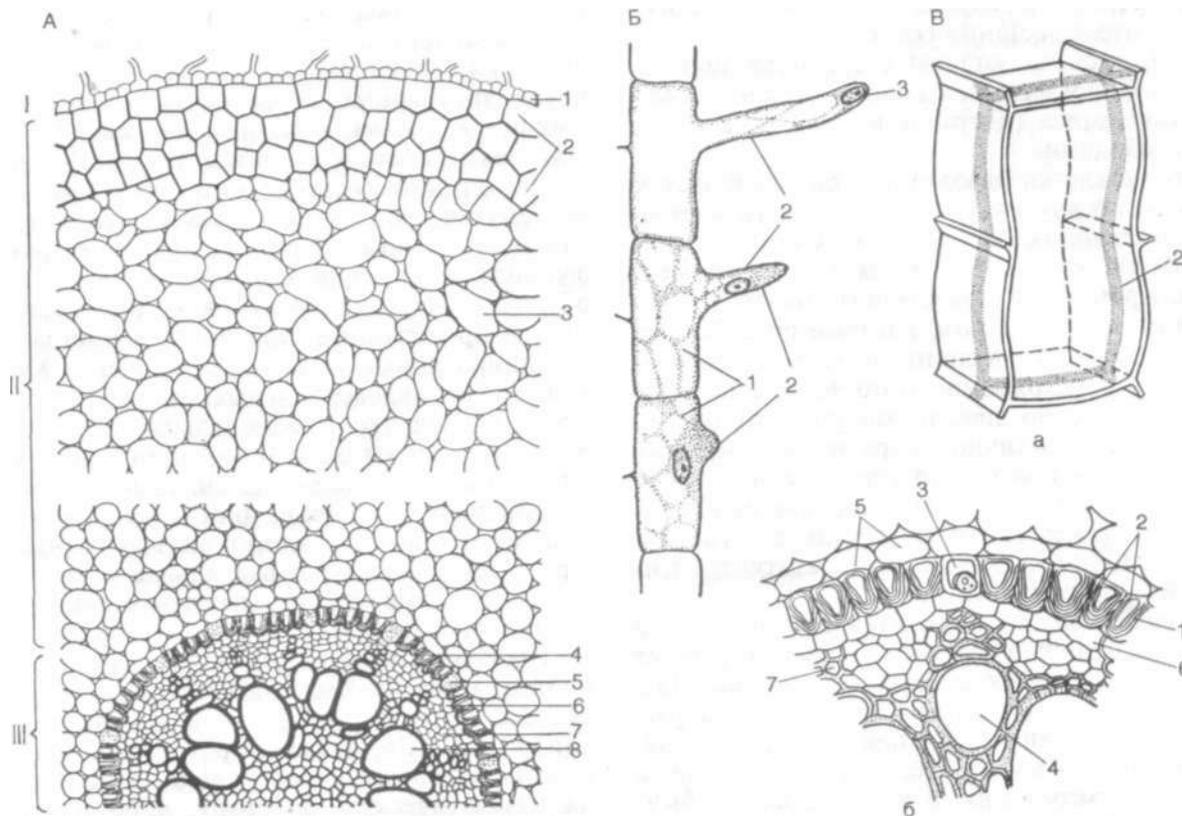


Рис. 136. Первичное строение корня ириса флорентийского (*Ins florentiana*):
 А — участок поперечного среза: I — ризодермис; II — первичная кора; III — центральный цилиндр; 1 — ризодермис с корневыми волосками; 2 — экзодерма; 3 — коровая паренхима; 4 — эндодерма; 5 — пропускная клетка; 6 — перичикл; 7 — флоэма; 8 — ксилема; Б — стадии развития *корневых волосков*: 1 — ризодермис; 2 — корневой волосок; 3 — ядро. В — *эндодерма с полосками Каспари*: а — схема клетки эндодермы; б — эндодерма в поперечном сечении; 1 — эндодерма; 2 — поясок Каспари; 3 — пропускная клетка; 4 — ксилема; 5 — коровая паренхима; 6 — перичикл; 7 — флоэма

с такой же периодичностью на границе с зоной растяжения формируются новые. По мере проникновения кончика корня в почву новые корневые волоски развиваются непосредственно за ним, образуя всасывающую поверхность в новых участках почвы.

Корневой волосок представляет асимметричный вырост клеток эпиблемы. Цитоплазма в этой волосконосной клетке расположена постенным слоем, вакуоль общая для основной клетки и ее выроста, ядро смещается в корневой волосок, что свидетельствует о его высокой физиологической активности (см. рис. 136, А, Б). Оболочка волоска тонкая, кутикула отсутствует, что облегчает всасывание воды из субстрата. У многих растений корневой волосок может образовывать любая клетка ризодермиса, у некоторых (горчица белая) — ризодермис наряду с клетками *трихобластами* (греч. *thrix*, род. п. *trichos* — волосок и *blastos* — росток, зародыш), образующими волоски, содержит клетки, не способные к их образованию.

Длина отдельно взятого волоска колеблется в зависимости от вида растений: у злаков — до 1,5 мм; у некоторых осок — до 2–2,5; у ясеня — 0,5; яблони-китайки — 0,3–0,4; рябины — 0,2; сахарной свеклы — 10; у рдестов в воде — 5; у элодей в иле — 4 мм и т. д. Общая длина корневых волосков одного растения нередко достигает 3–4 км, а у тыквы — до 25 км. Установлено, что у четырехмесячного растения ржи примерно 14 млрд корневых волосков с площадью по-

глошения 401 м² и суммарной длиной более 10 000 км (П. Рейвн и др., 1990).

Форма корневых волосков зависит от субстрата. При свободном росте корней в воде волоски цилиндрические, между твердыми частицами почвы волосок искривляется, сплющивается, плотно охватывает почвенные частицы, извлекая воду и минеральные вещества. Нередко корневые волоски выделяют кислоты (угольную, а при недостатке кислорода — уксусную и муравьиную), растворяющие минеральные частицы почвы. Как правило, степень развития корневых волосков, их длина зависят от условий среды — влажности, температуры, аэрации и других факторов, отсюда важность оптимальных агротехнических мероприятий при возделывании культурных растений.

У некоторых астровых, цезальпиниевых (например, у гледичии, бундука) корневые волоски одревесневают и сохраняются до 2 лет. Одревеснение корневых волосков чаще всего наблюдается в условиях сильной засухи или, наоборот, в условиях обильного водоснабжения.

Корневые волоски играют и механическую роль: дают опору верхушке корня, пробивающейся при росте между частицами почвы и способствуют «заякориванию» корневой системы в земле.

В природных условиях корневых волосков не образуют некоторые водные растения с корнями, находящимися в воде или в иле (кувшинка чисто-белая, сусак). У кубышки желтой корни в воде лишены волосков, а корни, проникающие в поч-

ву, образуют их. Нет корневых волосков у многих водно-болотных растений (калужница).

При отсутствии корневых волосков почвенный раствор поглощается непосредственно клетками ризодермиса (цитрусовые), но чаще микоризными корнями.

Молодые клетки ризодермиса большей частью имеют тонкую кутикулу, вследствие чего клеточная оболочка оказывает некоторое сопротивление прохождению сквозь нее воды и минеральных веществ. Кроме того, поверхность многих корней покрыта *слизистым чехлом*, который способствует установлению более тесного контакта с частицами почвы. Происхождение этого чехла еще точно не установлено, но предполагается, что он, по крайней мере частично, образуется корневым чехликом. Установлено, что слизь создает благоприятные условия для поселения полезных бактерий. Она может также влиять на доступность почвенных ионов и обеспечивать кратковременную защиту корня от иссушения.

Первичная кора располагается под эпиблемой и представляет основную массу тканей, имеющих важное физиологическое значение (см. рис. 136, II). Клетки первичной коры паренхимные, округлые, живые с жизнедеятельной цитоплазмой, ядром, содержат лейкопласты, органические и минеральные включения. В коре довольно обычны секреторные клетки, смоляные ходы, млечники, клетки с кристаллами и т. д. Эти образования служат доказательством высокой интенсивности обмена веществ в клетках коры. Хлорофилл отсутствует и есть только в клетках корней, произрастающих на свету (у водных растений, у эпифитов, имеющих воздушные корни).

Независимо от степени дифференциации коровая паренхима, располагаясь радиальными рядами, образует многочисленные схизогенные межклетники, имеющие большое значение для аэрации корня. Клетки здесь образуют друг с другом многочисленные связи через плазмодесмы.

Корни с интенсивным вторичным ростом, например у голосеменных и большинства двудольных, рано сбрасывают первичную кору. У них ее клетки остаются паренхимными. В противоположность этому первичная кора однодольных сохраняется в течение всей жизни корня и многие ее клетки, одревесневая, образуют вторичные оболочки.

У однодольных часто из клеток наружного слоя коры, подстилающих ризодермис, развивается более надежная покровная ткань — *экзодерма* (греч. *ēcho* — снаружи и *derma* — кожа; см. рис. 136, А, 2). Она бывает однослойной и многослойной. Клетки экзодермы отличаются от клеток основной части коры формой и размерами: в однослойной экзодерме они крупнее, в многослойной — мельче, форма обычно многогранная. Образуясь вместо сдвигающегося ризодермиса, клетки экзодермы располагаются плотно и часто опробковывают.

Самый внутренний слой первичной коры, прилегающий к центральному цилиндру, называется *эндодермой* (см. рис. 136, А, 4; В). В корне в отличие от стебля она всегда хорошо выражена,

особенно у однодольных. Клетки эндодермы расположены плотно, без межклетников, и характеризуются наличием на антиклинальных (т. е. перпендикулярных поверхности корня) клеточных стенках *поясков Каспари* (см. рис. 136, В, 2). На первых стадиях развития живые, физиологически активные клетки этого слоя обладают меристематической активностью и участвуют в образовании коры. При дальнейшем развитии функции и структура клеток меняются. В тонкой оболочке клетки появляются кутинизированные, иногда пропитанные суберином, а иногда и лигнифицированные участки — пояски Каспари. Протопласт эндодермальных клеток плотно прилегает к оболочке. У однодольных растений развитие эндодермы этим не заканчивается. У многих из них происходит дальнейшее утолщение и опробкование оболочки, иногда настолько значительное, что полость клетки сильно уменьшается. При этом утолщаются радиальная и внутренняя тангенциальные стенки, наружная тангенциальная остается тонкой.

Поскольку в эндодерме клетки располагаются плотно, а пояски Каспари непроницаемы для воды, все вещества, поступая в центральный цилиндр и из него, должны проходить через протопласты эндодермальных клеток, либо пересекая их плазматическую мембрану, либо передаваясь через многочисленные плазмодесмы, образующие связь с протопластами соседних клеток первичной коры и центрального цилиндра.

Роль поясков Каспари как барьера для передвижения веществ через клеточные оболочки эндодермы показана на многих опытах. Так, П. Рейвн и др. (1990) сообщают результат эксперимента на корнях кукурузы, поглощавших положительно заряженный ион лантана, не способный проникать через клеточные мембраны. Под электронным микроскопом этот элемент обнаружен только в клеточных оболочках коры, т. е. его транспорт в глубь корня полностью остановлен поясками Каспари. В связи с барьерной функцией эндодерму относят к внутренним пограничным тканям.

У растений, сохраняющих первичную кору с эндодермой, со временем по всей внутренней поверхности ее клеточных оболочек откладывается субериновая пластинка из чередующихся слоев суберина и воска, а затем — целлюлоза, которая может одревесневать. Такие изменения в эндодерме начинаются напротив флоэмных лучей и распространяются к протоксилеме, причем напротив ксилемы некоторые эндодермальные клетки могут оставаться тонкостенными, долгое время сохраняя свои пояски Каспари. Их называют *пропускными* (см. рис. 136, В, 3); у большинства видов они в конце концов опробковывают. У хвойных изменения клеточных оболочек в эндодерме оканчиваются отложением субериновой пластинки.

Центральный цилиндр (осевой цилиндр, или стела) в корне всех семенных растений четко ограничен от коры (см. рис. 136, А, III). В нем располагаются проводящие ткани. Разграничительной полосой между корой и центральным

цилиндром является наружный его слой — *перицикл*. Вместе с эндодермой первичной коры перицикл составляет непрерывное монолитное кольцо. У большинства растений перицикл однослойный, реже — многослойный, чаще у голосеменных, а среди покрытосеменных — у однодольных (некоторые злаки, агавы, пальмы и др.). Поскольку однодольные не способны к вторичному росту, перицикл с возрастом подвергается склерификации (одревесневает). У двудольных многослойный перицикл встречается сравнительно реже (шелковица, грецкий орех, некоторые бобовые). Многие водные растения и растения-паразиты вообще не имеют перицикла.

Центральный цилиндр дифференцируется непосредственно из клеток верхушечной меристемы, его тонкостенные паренхимные клетки в молодом корне долго сохраняют меристематическую активность. Генетически его можно рассматривать как остаточный наружный слой плеромы. Именно в перицикле начинают формироваться боковые корни. Поэтому его называют *корнеродным слоем*. У видов со вторичным ростом он участвует в формировании камбия и обычно дает начало первому слою феллогена. В перицикле часто происходит образование новых клеток, входящих затем в его состав.

Кроме основной меристематической функции, перицикл нередко выполняет и другие функции (например, запасную) или становитсяместилищем выделений. Так, у видов сем. астровых в клетках перицикла накапливается млечный сок, а у моркови — жирные масла. При одревеснении перицикл выполняет механическую функцию, которая довольно эффективна у однодольных, имеющих многослойный перицикл.

Внутреннюю часть центрального цилиндра у большинства корней занимает радиальный сосудисто-волокнистый пучок: тяж первичной ксилемы, образующий к перициклу выступы в виде ребер, между ними размещаются тяжи первичной флоэмы. Таким образом, центральный цилиндр корня является *протостелой*.

Число лучей первичной ксилемы неодинаково у разных видов, а иногда изменяется даже вдоль оси одного корня. Если их два, корень называют *диархным* (капуста, редька, свекла, морковь), если три — *триархным*, четыре — *тетрархным* (бобы), а если много — *полиархным*. В корнях яблони, груши пяти-семилучевая ксилема, у злаков — шестилучевая. Сто и более лучей наблюдается у пальм. Вначале образуются элементы протофлоэмы почти вплотную к перициклу, ситовидные трубки ее не имеют клеток-спутниц. Последующие элементы флоэмы — метафлоэмы — расположены ближе к центру корня и уже имеют сопровождающие клетки.

Ксилема формируется позже флоэмы.

Первые по времени образования сосуды протоксилемы самые наружные, они примыкают к перициклу. В центре располагаются сосуды метаксилемы. Наблюдается такая последовательность в заложении и расположении сосудов — кольчатые, спиральные, сетчатые, лестничные, пористые.

Таким образом, в корне ксилема и флоэма закладываются в центростремительном направлении от периферии к центру, т. е. *экзархно* (греч. *ektos* — вне, снаружи и *archi* — начало, происхождение). Между флоэмой и ксилемой расположена тонкостенная паренхима. В отличие от стебля корни не имеют развитой сердцевины, хотя у некоторых однодольных (например, у кукурузы) сердцевина имеется; некоторые ботаники ее рассматривают как потенциальную сосудистую ткань.

КОРЕНЬ КАК ОРГАН ПОГЛОЩЕНИЯ И ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ВЕЩЕСТВ

Как орган поглощения водных растворов корень активен лишь в молодой своей части — в зоне корневых волосков, где сформировалась первичная анатомическая структура. Роль отдельных тканей в поглощении уже частично рассматривалась. Для понимания их взаимодействия в системе корня как органа абсорбции важно проследить последовательность их дифференциации и взаимного расположения.

Рис. 134, Б дает представление о последовательности дифференциации различных тканей корня, образующихся из его апикальной меристемы. Обособленный прокампбиальный тяж можно обнаружить сразу за зоной деления, а на расстоянии 100—150 мкм от нее возникают инициальные клетки ситовидных трубок. На расстоянии 250—300 мкм от зоны меристемы встречаются зрелые флоэмные элементы. Зрелые сосуды появляются на расстоянии 1000 мкм и более от точки роста. Здесь следует отметить важную корреляцию в развитии тканей. Экспериментально установлено, что меристематическая зона поглощает незначительное количество почвенных растворов, клетки зоны растяжения — много больше, но все поглощенные вещества используются в синтетических процессах, происходящих непосредственно в зонах. В связи с этим и происходит более ранняя дифференциация флоэмы — элемента внутреннего транспорта. Поглощение растворов здесь происходит непосредственно через клетки ризодермиса.

Для зоны корневых волосков характерно не только интенсивное всасывание почвенных растворов, но и передвижение их в надземные органы. Именно в этой зоне появляются корневые волоски, дифференцированные элементы ксилемы, своеобразная структура клеток эндодермы. Согласованность в процессах дифференциации ксилемы, эндодермы, ризодермиса показывает их взаимодействие в выполнении функции проведения веществ в зоне максимального поглощения.

Процесс поглощения почвенных растворов начинается с работы корневых волосков, из которых вода поступает через кору, эндодерму и перицикл к первичной ксилеме. Попав в проводящие элементы ксилемы, вода поднимается но

корню и стеблю в листья. Механизм передвижения воды по ксилеме в общих чертах рассмотрен в теме «Ксилема». На рис. 137, А схематично показано, как вода проходит по корню. В корне существует *градиент водного потенциала* — от более высокого уровня в клетках корневых волосков к более низкому в клетках, примыкающих к ксилеме.

Градиент водного потенциала поддерживается двумя способами:

1) за счет передвижения воды вверх по ксилеме, при котором, как мы уже говорили, в ксилеме создается натяжение и таким образом понижается водный потенциал ксилемного сока;

2) за счет того, что осмотическое давление в ксилемном соке намного выше, чем в более разбавленном почвенном растворе.

Вода передвигается в корне по симпласту, апопласту и через вакуоли.

Симпластный и вакуолярный пути. Известно, что симпласт — это система связанных между собой плазмодесмами протопластов клеток растения. По мере того как вода поднимается вверх по корневой ксилеме, ее замещает вода из соседних клеток паренхимы (как клетка 1 на рис. 137). В результате потери воды водный потенциал клетки 1 уменьшается, и в нее начинает поступать вода из клетки 2. Она переходит туда путем осмоса или по симпласту. Возможно, что этому способствуют токи цитоплазмы, тогда в свою очередь снижаются и водный потенциал клетки 2. В нее начинает поступать вода из клетки 3, и так далее

через весь корень до самого ризодермиса, образующего корневые волоски.

Почвенный раствор обычно бывает достаточно разбавленным, поэтому водный потенциал его выше, чем в клетках ризодермиса и корневых волосков. В результате вода входит в корень из почвы за счет осмоса и переходит из вакуоли в вакуоль по градиенту водного потенциала.

Апопластный путь. Апопласт — это система, образованная из примыкающих друг к другу клеточных стенок, создающих непрерывное целое (за исключением поясков Каспари) «свободное пространство», которое может быть заполнено водой; занимает до 50 % объема клеточных стенок.

Когда вода, передвигающаяся в стенках клеток (по апопласту), достигает эндодермы, ее дальнейшему продвижению препятствуют пояски Каспари (рис. 137, Б). Поэтому вода и растворенные в ней соли должны проходить через плазматическую мембрану под контролем цитоплазмы эндодермальной клетки. Как полагают, благодаря этому живые клетки могут регулировать ток веществ из почвы в ксилему. С возрастом вода и растворенные в ней вещества свободно проходят через пропускные клетки эндодермы.

Относительная роль апопластного, симпластного и вакуолярного путей не выяснена.

Транспорт водных растворов через цитоплазму и вакуоли осуществляется за счет энергии аэробного дыхания. Система межклетников в коревой паренхиме, обеспечивая ее хороший газообмен,

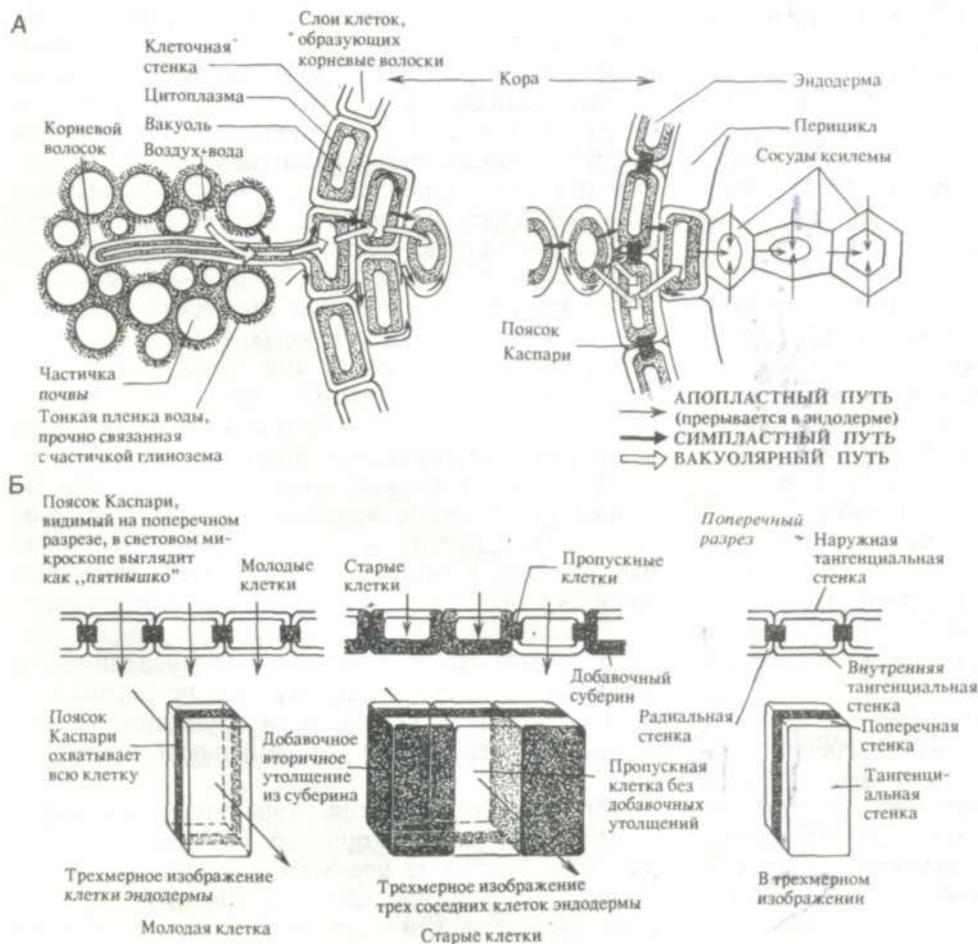


Рис. 137. Схема передвижения воды и ионов в корне (А, корень изображен на поперечном срезе). Объяснение в тексте. Структура и функция эндодермы корня (Б)

представляет собой важный фактор в активном передвижении веществ.

Наряду с активным транспортом исследователи признают и пассивное передвижение веществ по тканям корня. В периоды интенсивной транспирации ионы, аккумулярованные в ксилеме корня, выносятся в транспирационном токе, и осмотическое движение через эндодерму уменьшается. Корни при этом превращаются в пассивную поглощающую поверхность, через которую вода увлекается объемным потоком, образующимся в транспирирующих побегах. Некоторые исследователи считают, что практически все поглощение воды корнями транспирирующего растения происходит таким пассивным способом.

Изучение метаболизма корневой системы показало, что некоторая часть поглощенных корнями веществ сразу же используется для синтеза разнообразных органических соединений, которые, вероятно, передвигаются по флоэме. Это позволяет понять исключительную целесообразность структуры центрального цилиндра корня. При чередующемся расположении, в непосредственном контакте с корой проводящие ткани могут работать согласованно и экономично: почвенный раствор может поступать непосредственно в ксилему, минуя флоэму, а при определенных условиях флоэма может избирательно аккумулялировать некоторые вещества, сразу же включающиеся в метаболизм этой ткани.

Образование боковых корней. Анатомическая структура корня довольно видоспецифична. В процессе развития корень претерпевает изменения; в пределах одной корневой системы структура корня зависит от возраста и функций, которые выполняют различные части корня. Однако в общем структура корня по сравнению со структурой стебля более однообразна. Если структура стебля постоянно меняется и усложняется от узла к узлу, то изменения в корне носят в основном возрастной характер и совершаются плавно от кончика корня к его основанию. Часто на большом протяжении корень имеет одно и то же строение. Это объясняется различными способами ветвления корня и стебля. Структура стебля определяется тесной взаимосвязью с листьями и ветками, составляющими со стеблем единое морфологическое образование — побег (см. дальше). У корня план строения определяется в начале его формирования и поддерживается затем в общих чертах на протяжении всего корня, видоизменяясь только в связи со вторичным ростом.

Апикальная меристема корня откладывает производные клетки в двух направлениях — к чехлику и телу корня, не образуя никаких боковых ответвлений. Ветвление корня — образование боковых корней — происходит иначе, чем у наземных органов.

У большинства семенных растений боковые корни берут начало в перикакле. В связи с тем что они закладываются глубоко в материнском корне, их называют *эндогенными* (греч. *endon* — внутри и *genos* — рождение, происхождение). Деление клеток перикакла происходит в нижней

части зоны всасывания, образуется *корневой примордий* (см. рис. 133, 4).

У покрытосеменных в формировании корневого примордия участвуют как клетки перикакла, так и эндодермы. В тетрадных корнях боковые корни располагаются против лучей ксилемы, при другом плане строения — между лучами ксилемы и флоэмы. По мере роста молодого корня боковой корень проходит через первичную кору, вероятно, выделяя при этом ферменты, разрушающие клетки коровой паренхимы (рис. 138; см. рис. 133, 14).

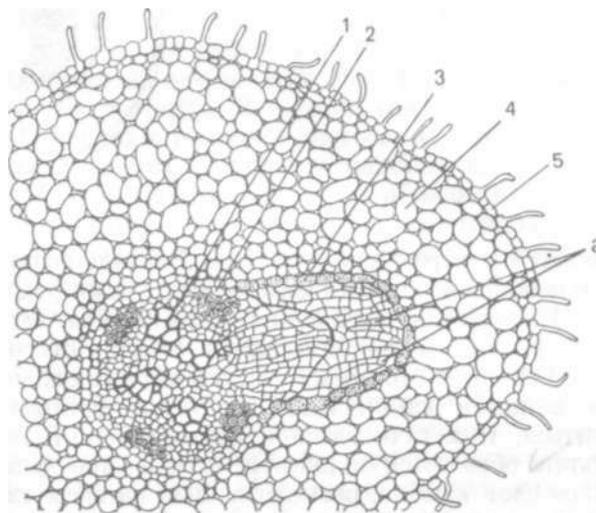


Рис. 138. Заложение бокового корня (а) у подсолнечника (*Helianthus annuus*):
1 — центральный цилиндр главного корня; 2 — перикакл; 3 — эндодерма; 4 — коровая паренхима; 5 — эпидерма

Уже на ранних стадиях развития в корешках формируются корневая чехлик, апикальная и первичные меристемы. На первых этапах развития боковых корней структура материнского корня в незначительной степени зависит от их структуры, поскольку центральные цилиндры бокового и родительского корней не связаны друг с другом. Позднее они соединяются за счет дифференциации лежащих между ними паренхимных клеток в элементы ксилемы и флоэмы. В итоге формируется физиологически взаимодействующая и морфологически целостная корневая система.

ВТОРИЧНОЕ АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

У однодольных растений корни имеют только первичную структуру. Для голосеменных и двудольных растений типичны вторичные изменения в строении корня, обеспечивающие его рост в толщину. Вторичные изменения происходят за счет вторичных меристем — камбия и феллогена. У многих растений уже на расстоянии 2—3 см от кончика корня можно наблюдать вторичную структуру. Она начинается с появления в корне камбия. Однослойный камбий закладывается в результате деления клеток тонкостенной паренхимы, расположенной между лучами ксилемы и

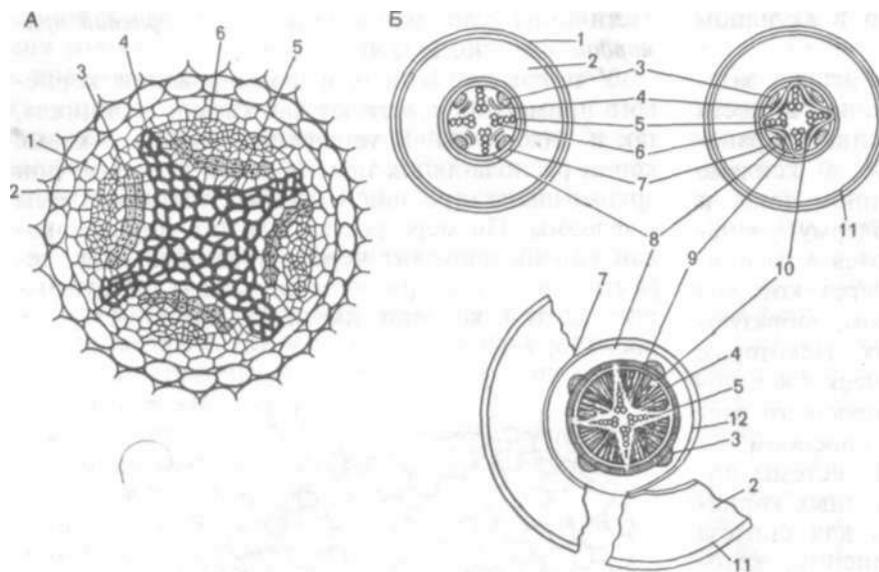


Рис. 139. Формирование вторичного строения корня у бобов (*Faba vulgaris*); А — переход к вторичной структуре: 1 — эндодерма; 2 — перицикл; 3 — камбий; 4 — протоксилема; 5 — метаксилема; 6 — флоэма. Б — поперечные срезы, показывающие последовательные стадии вторичного роста корня (I, Д Ш): 1 — ризодермис; 2 — первичная кора; 3 — первичная флоэма; 4 — камбий; 5 — протоксилема; 6 — метаксилема; 7 — эндодерма; 8 — перицикл; 9 — вторичная флоэма; 10 — вторичная ксилема; 11 — экзодерма; 12 — перидерма коры

флоэмы в центральном цилиндре. Вначале возникают небольшие участки камбия под лучами флоэмы. Эти участки постепенно разрастаются, огибают флоэму и соприкасаются с перициклом (рис. 139, А). В это время участки перицикла между концами камбиальной полудуги начинают делиться, т. е. становятся камбиальными. В результате образуется сплошной, непрерывно делящийся слой камбия, расположенный на срезе неправильным кольцом, огибающим лучи ксилемы с их наружной, а островки флоэмы — с внутренней стороны. Клетки камбия делятся параллельно поверхности органа и тотчас дифференцируются: в центростремительном направлении откладываются вторичная ксилема, в центробежном — вторичная флоэма. Постепенно радиальная структура проводящих тканей сменяется коллатеральной. Камбий принимает форму правильного кольца.

Наряду с элементами ксилемы и флоэмы камбий откладывает паренхимные клетки, образующие сердцевинные, или радиальные, лучи. Их формируют те участки камбия, которые образуются из перицикла, вследствие чего сердцевинные лучи закладываются напротив лучей первичной ксилемы. Лучи первичной ксилемы сохраняются долго, иногда до конца жизни корня.

При вторичном росте корня перицикл становится меристематически активным по всей окружности центрального цилиндра. Из части паренхимных клеток, откладываемых перициклом в центробежном направлении, возникает пробковый камбий — феллоген. В его образовании иногда принимают участие клетки эндодермы. Феллоген образует перидерму — вторичную покровную ткань корня. Формирующаяся пробковая ткань находится под эндодермой, в связи с чем первичная кора теряет связь с живыми клетками центрального цилиндра. К этому времени разросшаяся масса тканей в осевом цилиндре оказывает сильное давление на первичную кору, которая разрывается, отмирает и сбрасывается (линька корня): первичная кора заменяется вторичной. Феллоген может закладываться и в более глубоких слоях, вызывая отмирание не только

первичной коры, но и частично тканей центрального цилиндра до периферических слоев вторичной флоэмы включительно.

Таким образом, этапы перехода корня от первичного строения ко вторичному следующие: 1) появление камбия между лучами ксилемы и флоэмы; 2) образование феллогена перициклом; 3) сбрасывание первичной коры; 4) смена радиального расположения тканей ксилемы и флоэмы коллатеральным.

Следовательно, вторичная структура корня характеризуется определенными особенностями (рис. 139, Б). Снаружи корень покрыт пробкой. Чечевички у большинства покрытосеменных растений или отсутствуют, или образуются только вблизи основания боковых корней. У большинства древесных растений корни покрыты коркой. Под перидермой расположена вторичная кора. В клетках коровой паренхимы часто скапливаются запасные вещества, здесь формируются млечники, другие вместилища выделений. Хлоропласты имеются только у воздушных корней и у некоторых водных растений. Склеренхимные волокна в коре корня двудольных встречаются редко, у одnodольных они обычны.

С возрастом стенки клеток коровой паренхимы у многих многолетних растений утолщаются, иногда одревесневают.

К коровой паренхиме примыкает вторичная флоэма, в клетках которой также могут откладываться запасные продукты. Вторичная флоэма прерывается сердцевинными лучами.

Вторичная ксилема расположена внутри от камбия. Несмотря на ее нарастающую массу, у травянистых растений с многолетними корнями и у деревьев в центре корня всегда можно различить число первичных лучей ксилемы, разделенных сердцевинными лучами. Первичная ксилема долго сохраняется и видна в самом центре корня в виде небольшой звездочки из мелких сосудов. Сосуды и трахеиды вторичной ксилемы корня у двудольных отличаются многочисленностью, тесным расположением, тонкостенностью и широкими просветами. Древесина богата крупнокле-

точной паренхимой и бедна склеренхимными волокнами.

Как говорилось, вторичные изменения в корне однодольных встречаются редко. Со временем многие первичные ткани подвергаются изменениям, усиливающим механическую прочность; при этом утолщаются и одревесневают оболочки их клеток. Особенно мощно склерифицируются крупные придаточные корни, возникающие из нижней части стебля. В таких корнях одревесневают элементы экзодермы, паренхимы коры и осевого цилиндра (например, у кукурузы). Вторичным приростом обладают лишь древесные однодольные (драцена, юкка, многие пальмы). Камбий закладывается обычно в перицикле, реже в коровой части корня, и формирует внутри от себя несколько рядов закрытых проводящих пучков со склеренхимными обкладками, разбросанных в паренхиме, а снаружи — элементы флоэмы. После этого камбий превращается в толстостенную постоянную ткань, а в периферической части коровой паренхимы появляется новый слой образовательной ткани. Образуется следующий ряд проводящих пучков и таким образом происходит утолщение корня.

ОСНОВНЫЕ ВИДОИЗМЕНЕНИЯ У КОРНЯ (МЕТАМОРФОЗ)

Большинство растений имеет корни типичного строения. Но у многих видов в процессе эволюции корни приспособились к выполнению особых функций, в связи с чем строение их изменилось. В том случае, если корни резко меняют свою структуру и выполняют не свойственные им функции, говорят о метаморфизованных корнях. Под «метаморфозом» понимают *резкое наследственно закрепленное видоизменение органа, вызванное сменой функции*.

В одних случаях корни специализировались в связи с приспособлением к функции вместилища запасных веществ, вегетативного размножения или втягивания растений в почву. В других случаях первостепенное значение имело приспособление к определенной среде обитания (вода, болота, слабо аэрированные почвы и т. д.). Известны многочисленные примеры сожительства корней с грибами, бактериями. Видоизменения корней очень разнообразны, и ниже рассматриваются наиболее важные из них.

Запасные корни. У многолетних растений запасные вещества, используемые для роста и развития, могут откладываться в различных тканях и органах, в том числе и в корнях. Если функция запаса становится основной, говорят о запасных корнях. Видоизменение связано с разрастанием вторичной паренхимы проводящих тканей и накоплением в ней запасных веществ. По происхождению и внешней структуре различают два типа запасных корней: мясистые корни, или корнеплоды, и корневые шишки.

Корнеплоды образуются за счет разрастания главного корня, но в образовании их могут принимать участие нижние междоузлия стебля и в

первую очередь подсемядольное колено (гипокотиль). Он образует большую часть корнеплода свеклы, репы, редиса, а собственно корень — только нижняя часть корнеплода, на котором правильными рядами развиваются боковые корни. Запасные продукты у корнеплодов (крахмал, инулин, различные сахара) могут откладываться в паренхиме вторичной коры (морковь, петрушка) или в паренхиме древесины (редька, репа, редис). Обычно в корнеплоде бывает хорошо заметный на срезах один слой камбия (монокамбиальность), но в некоторых случаях образуется несколько слоев камбия (поликамбиальность). Примером утолщения корнеплода за счет дополнительно возникающих слоев камбия служит корнеплод свеклы. Как известно, свекла — двулетнее растение. В первый год у нее образуется корнеплод с розеткой листьев, во второй год растение цветет, используя накопленные в корнеплодах запасы на цветение и образование семян.

Анатомическое строение корнеплода свеклы — пример третичного строения (рис. 140). Вначале корень молодого проростка свеклы имеет первичное строение. В фазе семядольных листьев хорошо видна двулучевая структура — два луча первичной ксилемы чередуются с двумя лучами первичной флоэмы. Примерно на 12—15-й день жизни проростка появляются настоящие листья, формируется и начинает функционировать камбий, происходят обычные вторичные изменения (см. рис. 140, А, Б). Вторичное строение сохраняется недолго, так как возникновение камбия приводит к третичным изменениям корня, связанным с переходом от моно- к поликамбиальности. В чем суть этих изменений? Одновременно с деятельностью возникающего камбия начинается активное деление перицикла и примыкающей к нему протофлоэмы. В результате снаружи от осевого цилиндра формируется мощный слой однородных паренхимных клеток — кольцевая паренхима. В ней отдельные слои клеток, расположенные по геометрически правильному кольцу, делятся тангенциально и образуют добавочный второй камбиальный слой. Таких добавочных слоев образуется несколько, в отдельных случаях до 8—19 (см. рис. 140, В, I). В добавочных слоях образуются мелкие открытые коллатеральные проводящие пучки и большое количество запасной паренхимы.

Установлено, что образование добавочных камбиальных слоев стимулируется деятельностью листьев. Их число примерно равно числу листьев, деленному на два. В селекционной работе по созданию высокопродуктивных и высокоурожайных сортов свеклы отбираются формы с большим числом дополнительно формирующихся колец камбия, а также разрабатываются агротехнические мероприятия, направленные на увеличение количества листьев.

Утолщение главного корня многих каучуконосов (тау-сагыз, кок-сагыз) происходит за счет увеличения массы паренхимы в первичной коре и формирования большого количества млечников.

Мясистые корни орхидных утолщаются за

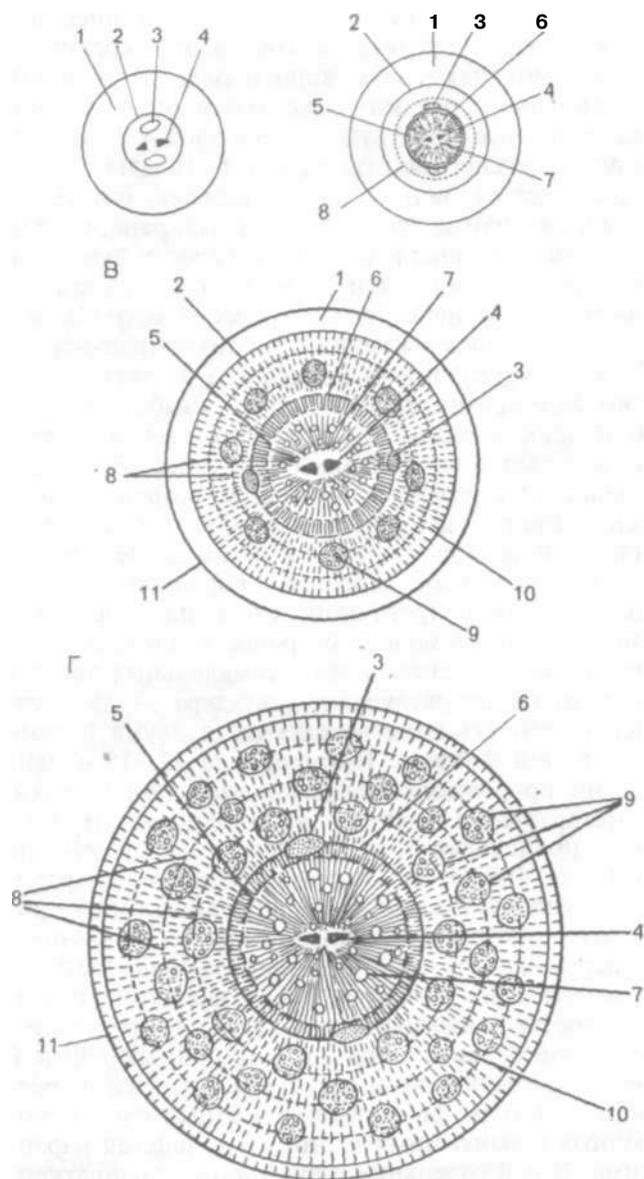


Рис. 140. Схема развития анатомической структуры в корне свеклы (*Beta vulgaris*) на поперечных срезах: А — первичное строение; Б, В — вторичное строение осевого цилиндра и появление первых добавочных слоев камбия; Г — третичное строение (первичная кора сброшена); 1 — первичная кора; 2 — эндодерма; 3 — первичная флоэма; 4 — первичная ксилема; 5 — камбий; 6 — вторичная флоэма; 7 — вторичная ксилема; 8 — добавочные слои камбия; 9 — проводящие пучки, развившиеся из добавочных слоев камбия; 10 — запасная паренхима; 11 — перидерма

счет паренхиматизации коры или за счет формирования дополнительных колец камбия.

Корневые шишки, или корневые клубни, возникают при разрастании боковых корней разного порядка ветвления и боковых ветвлений придаточных корней. Корневые шишки, запасные питательные вещества, развиваются у георгина, чистяка, ятрышника, батата. Они образуют придаточные почки и служат не только для перезимовки, но и для вегетативного размножения.

В молодом состоянии корневые шишки имеют корневые волоски и чехлик, которые позднее у многих сбрасываются. От подземных стеблевых клубней они отличаются отсутствием редуцированных чешуйчатых листьев.

Ризосфера. Симбиозы корня. Вокруг корней высших растений находится прикорневая зона *ризосфера*, в которой обитает множество микроорганизмов. В ризосфере происходят сложные химические, физические и биологические процессы, создающие специфическую среду около корневого пространства. Кончик корня выделяет кислоты, растворяющие органические вещества почвы, что способствует их минерализации, т.е. кончик корня с корневыми волосками «готовит пищу» для всасывания. Вокруг зоны всасывания скапливается большое число микроорганизмов, привлеченных корневыми выделениями. Многие микроорганизмы и гифы грибов, обитающие в ризосфере, проникают в корень. Эти контакты корней с бактериями и грибами носят симбиотический характер.

Микориза. Многие растения осуществляют почвенное питание с участием гиф гриба. Если в почве в период прорастания семян обязательно и без этого растение не развивается, говорят о комплексном, симбиотическом органе — *грибокорне*, или *микоризе* (греч. *mykiz* — гриб и *rhiza* — корень). Впервые явление симбиоза корня с грибами открыл Каменский (1881), на термин «микориза» принадлежит Франку (1885).

Микоризу могут образовывать некоторые зоомицеты, аскомицеты, но главным образом базидиальные грибы. Грибной компонент облегчает корням получение воды и минеральных веществ из почвы, а также, видимо, передает им некоторые органические вещества. Гриб в свою очередь получает от высшего растения углеводы и другие питательные вещества. На некоторых этапах развития он может угнетать высшее растение и паразитировать на нем, а высшее растение в отдельные моменты «переваривает» гифы грибов, находящиеся внутри корней.

Различают два типа микоризы: эктотрофную и эндотрофную. Гифы *эктотрофной микоризы* (эктомикориза) охватывают корень только снаружи, иногда проникают в межклетники коры паренхимы. Такой тип микоризы хорошо известен у многих древесных (сосна, береза, дуб, бук, ива и др.; рис. 141, А, Б), у некоторых кустарников. В. Р. Вильямс (1863—1939) обнаружил эктомикоризу у некоторых сельскохозяйственных растений (твердой пшеницы, проса, льна). Гриб поселяется на проросшем корешке семени и в дальнейшем развитии (в фазе кущения особенно) обеспечивает обильное почвенное питание растения. Под влиянием гормонов, выделяемых грибом, молодые корни обычно ветвятся, их окончания утолщаются; корневые волоски при этом отмирают.

Гораздо более широкое, почти универсальное распространение имеет *эндотрофная микориза* (эндомикориза), она характерна для большинства цветковых растений (яблоня, груша, земляника, томат, злаки, орхидные и др.). При эндомикоризе грибной чехол вокруг корня не образуется, корневые волоски не отмирают, но гифы проникают глубоко в корень и внедряются в клетки коры паренхимы (рис. 141, Б).

Существует несколько типов эндомикоризы. У

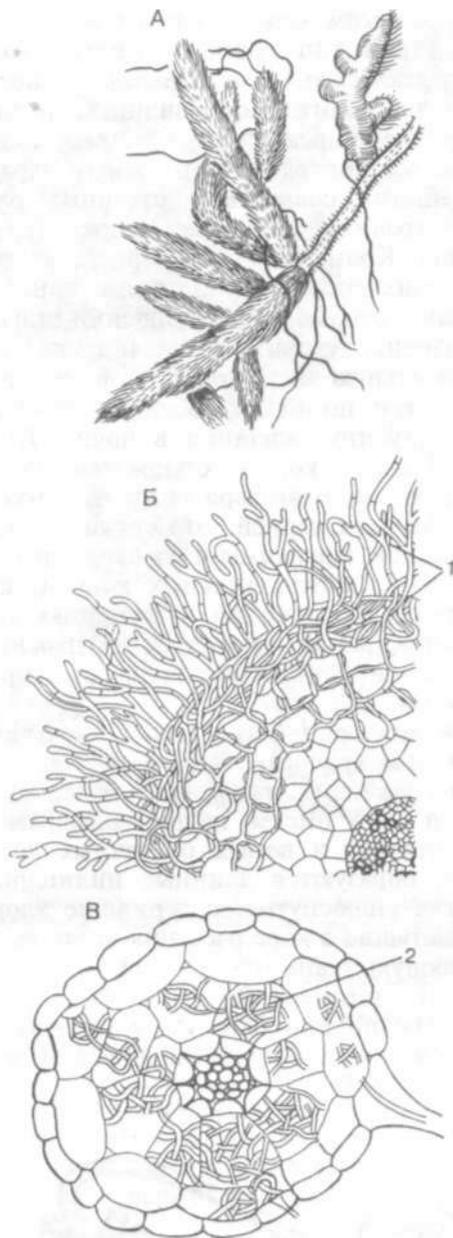


Рис. 141. Микоризы:

А — эктомикориза у дуба (*Quercus robur*, внешний вид); Б — эктомикориза сосны (*Pinus silvestris*, поперечный срез корня); В — эндомикориза пшеницы (*Triticum* sp., поперечный срез молодого корня); 1 — гифы гриба; 2 — клетки коровой паренхимы с гифами гриба

некоторых растений с эктотрофной микоризой гифы гриба, проникая в клетки коровой паренхимы, могут растворяться и усваиваться в процессе жизнедеятельности клетки. Такой переходный тип микоризы, называемый *экзоэндотрофным*, характерен, например, для представителей большого семейства вересковых (вереск, арктоус, грушанки, черника, клюква и др.).

Наиболее специализированный тип эндомикоризы наблюдается у орхидных. Здесь нет гифовой мантии вокруг корней. Гифы гриба проникают из почвы в клетки коры корня, где образуют клубни, которые впоследствии перевариваются клетками растения-хозяина. Грибы, образующие микоризу орхидных, способны разлагать сложные органические вещества с помощью выделяемых ими ферментов и снабжать корни продуктами их

разложения, что имеет большое значение в сапрофитном питании орхидных. Растения, питающиеся с помощью микоризных грибов, называют *микотрофными*.

Симбиоз корня с бактериями. Хорошо известен у бобовых растений. В коровой паренхиме корней поселяются почвенные бактерии из рода *Rhizobium*. Они проникают в кору корня через корневые волоски, питаются органическими веществами, усиленно размножаются и заполняют полость паренхимных клеток. Появляется бактериоидная ткань, образующая выросты на поверхности корня — бактериальные клубеньки (рис. 142, А). Впервые клубеньки описал русский ботаник М. С. Воронин в 1866 г., который установил, что они представляют собой измененные боковые корни, приспособленные к симбиозу с бактериями. Снаружи клубенек покрыт перидермой, а между ней и бактериоидной тканью располагаются проводящие пучки, связанные с проводящими

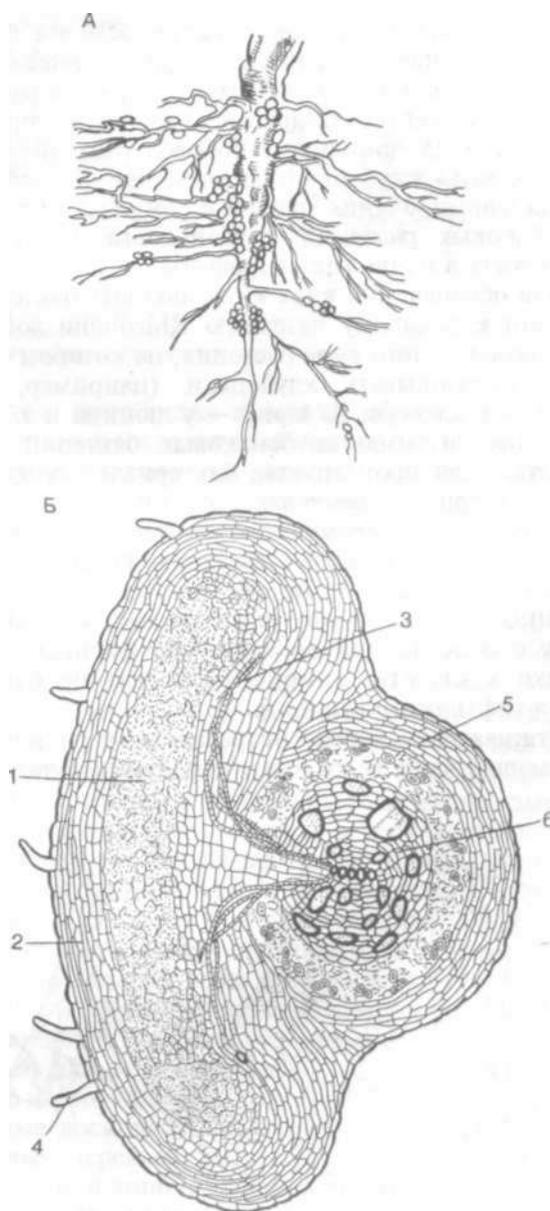


Рис. 142. Клубеньки на корнях люпина (*Lupinus* sp.):

Л — внешний вид; Б — поперечный срез клубенька; 1 — бактериоидная ткань; 2 — кора клубенька; 3 — трахеиды клубенька; 4 — корневой волосок; 5 — первичная кора корня; 6 — центральный цилиндр корня

тканями материнского корня (рис. 142, Б). На кончике клубенька сохраняется апикальная меристема, благодаря которой он способен нарастать в длину.

Клубеньковые бактерии обладают очень ценным свойством — фиксировать атмосферный азот, недоступный для непосредственного усвоения зеленым растением, и превращать его в азотистые соединения, которые растения усваивают. Клубеньковые бактерии вырабатывают ферменты — катализаторы, которые окисляют свободный азот с помощью кислорода в азотную кислоту. Бобовые играют важную роль в обогащении почвы азотистыми веществами. Многие из них (клевер, люпин, люцерна и др.) используют в сельском хозяйстве в качестве зеленого удобрения. Эти растения называют *сидератами*. Так, клевер накапливает ежегодно до 150—160 кг азота на гектар, люцерна — около 300 кг. В данном случае можно говорить о симбиозе: бактерии питаются за счет растения, а взамен дают азотистые вещества.

При недостатке в почве микроэлемента бора характер отношений меняется: клубеньковые бактерии переходят к паразитизму, превращая растение в свою жертву. С другой стороны, в период цветения и плодоношения бобовое растение может «съесть» клубеньковые бактерии, используя их для формирования плодов и семян. В отсутствие бобовых растений клубеньковые бактерии могут жить в почве как сапрофиты.

Для обозначения вида клубеньковых бактерий принято к родовому названию *Rhizobium* добавлять название того вида растения, на котором они могут образовывать клубеньки (например, *R. trifolii* — у клевера, *R. lupini* — у люпина и т. д.). Активные штаммы клубеньковых бактерий используют для производства бактериальных удобрений, например *нитрагина*.

В последнее время образование клубеньков обнаружено у небобового растения из рода *Трема* (Трема) сем. ильмовых. Некоторые небобовые растения, например лох серебристый, облепиха, также способны фиксировать атмосферный азот. Однако в качестве симбионта служат не бактерии, а гифы актиномицетов.

Втягивающие корни. Встречаются у растений, обитающих чаще всего в экстремальных условиях

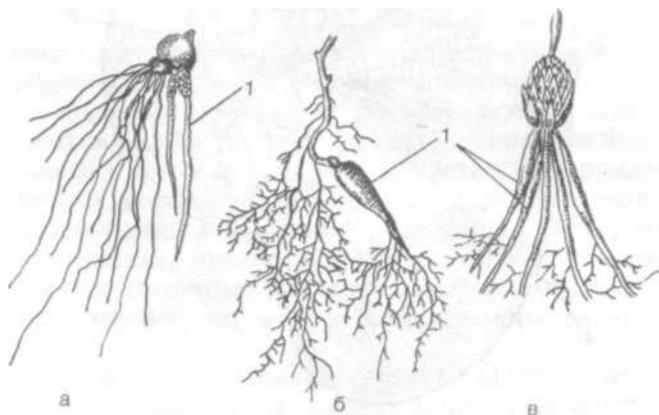


Рис. 143. Втягивающие корни (1): а — крокуса (*Crocus vernus*); б — кислицы (*Oralis acetosella*); в — лилии (*Lilium martagon*)

(регионы с сухим жарким климатом или суровой зимой). Такой тип корней, который называют еще *контрактильные (сокращающиеся) корни*, характерен для многих корневищных, луковичных и клубнелуковичных растений (рис. 143). Как выяснилось, контрактильные корни характерны и для многих сельскохозяйственных растений (клевер, гречиха, люцерна, морковь, свекла, женьшень). Кроме обычных корней, у этих растений развиваются более длинные контрактильные корни, которые при сокращении втягивают в почву клубень, луковицу, корневище или гипокотиль и базальную часть побегов с почками возобновления, т. е. помогают побегам находить оптимальную глубину залегания в почве. При этом контрактильные корни становятся поперечно морщинистыми, благодаря чему их легко отличить от обычных корней. Это связано с разрушением участков паренхимы и слабым одревеснением тканей. У контрактильных корней, которые выполняют одновременно и функцию запасовых органов (например, у спаржи), паренхима не разрушается и поперечные кольцевые морщины не наблюдаются.

Корни-гаустории (лат. *haustor* — черпающий, пьющий), или присоски. Характерны для паразитирующих растений, таких как омела, повилика, заразиха и др. У омелы, например, паразитирующей на стволах и ветвях различных древесных растений, образуются длинные цилиндрические или слегка сплюснутые, содержащие хлорофилл корни, растущие в коре растения-хозяина. От них в проводящую ткань отходят присоски, которые поглощают питательные вещества растения-хозяина. Из придаточных почек на этих корнях образуются побеги, пробивающиеся через кору наружу (рис. 144).

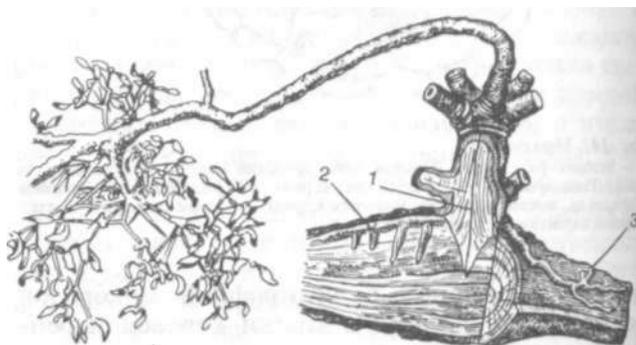


Рис. 144. Омела (*Viscum album*) на ветке тополя: 1 — корень-гаустория; 2 — корень в коре тополя; 3 — зачаток побега, развивающийся из придаточной почки корня

Воздушные корни. Объединяют группу корней, разнообразных по морфологии и часто выполняющих особые функции. *Ходульные корни* образуются у растений своеобразных растительных сообществ — *мангровых зарослей*, обитающих по берегам тропических морей в зоне приливов и отливов (рис. 145, А). Ходульные корни — общее популярное название причудливых корней мангров, хотя у разных видов они морфологически разнообразны: «спаржевидные» у авиценнии из сем. вербеновых; «лентовидные» у ксилкарпуса

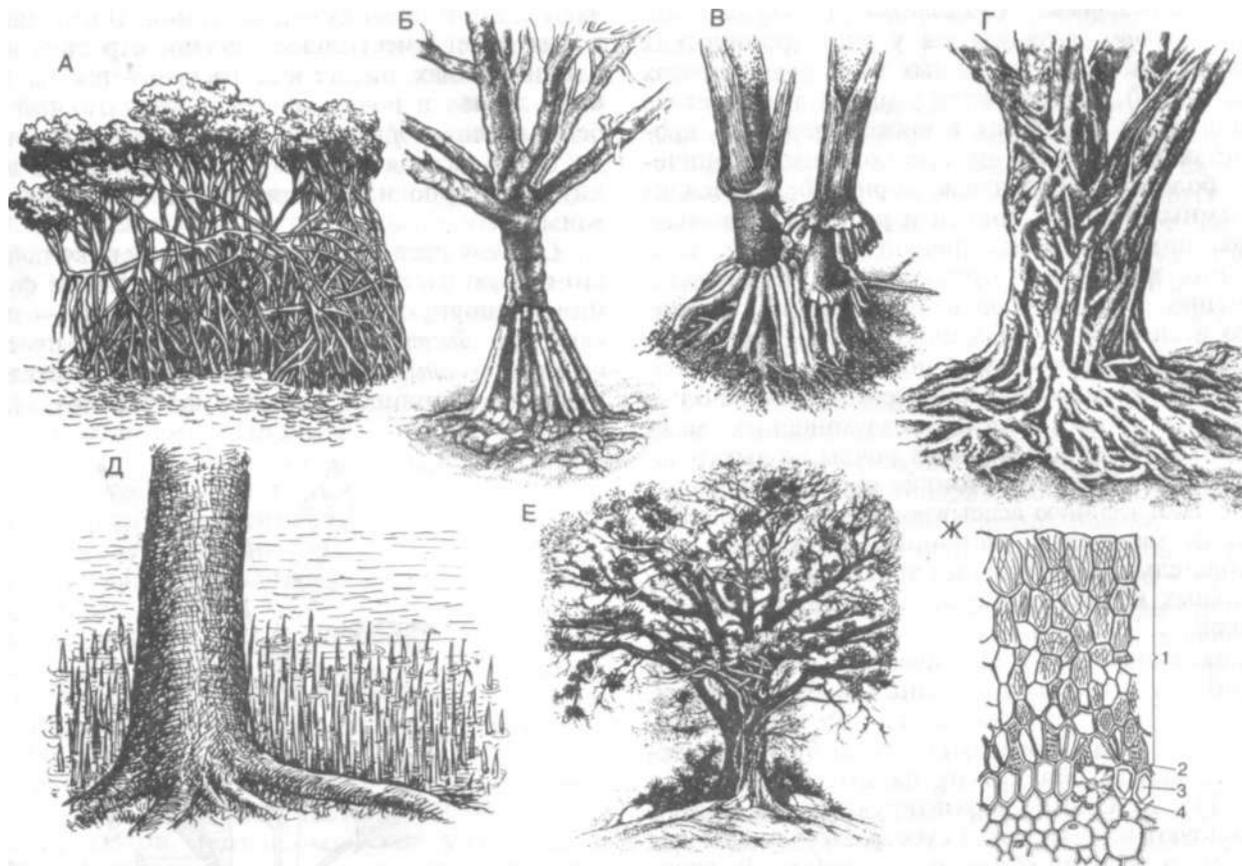


Рис. 145. Воздушные корни с особыми функциями: Ходульные корни: А — ризофоры (*Rhizophora mangle*), образующие мангровые заросли близ устья Риу-Гуаяс в Эквадоре; Б — пандануса (*Pandanus*); В — кукурузы (*Zea mays*); Г — досковидные корни у основания ствола дерева в дождевом тропическом лесу, Д — пневматофоры у соннератии (*Sonneratia* sp.); Е — растения-эпифиты на ветвях сейбы (*Ceiba*); Ж — часть поперечного среза через воздушный корень орхидеи дендробиум (*Dendrobium*): 1 — веламен; 2 — пропускная клетка; 3 — экзодерма; 4 — крошечная клетка

гранатового из сем. мелиевых; «ходульные» у видов рода ризофора из сем. ризофоровых. Установлено, что это дыхательные корни, поглощающие кислород во время отливов. Кроме того, образовавшиеся на стволах мангровых деревьев воздушные корни растут вниз и, укрепившись в почве, прочно удерживают растение в мягком иле.

Ходульные корни часто встречаются у некоторых небольших деревьев тропического дождевого леса, особенно на болотистой почве. Они имеются также у некоторых пальм, панданусов (рис. 145, Б), некоторых трав тропического дождевого леса и даже у кукурузы (рис. 145, В). Способность эпих корней-якорей противостоять нагрузкам как на разрыв, так и на сжатие объясняется наличием механических тканей в пучках, расположенных на периферии и в центре корня.

Но наиболее эффектны ходульные корни некоторых видов фикуса, особенно фикуса бенгальского (*Ficus bengalensis*), образующего экзотическую жизненную форму — *баньян*. На крупных горизонтальных ветвях взрослого дерева фикуса образуются воздушные корни, гирляндами свисающие с ветвей. Они растут очень медленно, большая часть их засыхает. Однако физиологическое значение этих корней, существенно: в них происходит дополнительный синтез аминокислот в период усиленного роста дерева (А. Л. Курсанов, 1955). Единичные воздушные корни дорастают до земли, укореняются и интенсивно утол-

щаются, приобретая внешний облик ствола фикуса и его проводящую функцию. Анатомическое строение такого корневого ствола (корня-подпорки) становится близким к строению стебля. Благодаря корням-подпоркам крона фикуса разрастается, покрывая площадь до 500 м².

Досковидные опорные корни наиболее характерны для крупных деревьев тропического дождевого леса (рис. 145, Г), особенно для деревьев самого высокого яруса. В отличие от ходульных досковидные корни — это боковые корни. Расположенные у самой поверхности почвы или над ней, они развивают более или менее плоские прилегающие к стволу вертикальные надземные выросты. В тропическом дождевом лесу досковидные корни нередко поднимаются на высоту человеческого роста. У большинства деревьев с досковидными корнями нет стержневого корня и корневая система состоит из поверхностных боковых корней с растущими вниз небольшими ответвлениями. Достаточно удовлетворительной теории, объясняющей биологическое значение досковидных корней для деревьев тропического дождевого леса, в настоящее время нет. Иногда слабо выраженные досковидные корни встречаются и у некоторых деревьев умеренной зоны, например у бука, вяза и тополя. В тропическом лесу встречаются образования промежуточного типа между ходульными и досковидными корнями, а в некоторых случаях у одного растения могут быть и те, и другие.

Вентиляционные (дыхательные) корни, или пневматофоры, развиваются у ряда тропических деревьев, растущих на бедных кислородом почвах (рис. 145, Д). Они имеются у мангровых деревьев (например, у авиценнии), а также у деревьев, произрастающих в лесах на пресноводных тропических болотах. Дыхательные корни образуются из подземных боковых корней и растут вертикально вверх, поднимаясь над почвой или водой, т. е. для них характерен отрицательный геотропизм. Значение пневматофоров заключается прежде всего в снабжении подземных частей корня воздухом, чему способствуют постоянно слушающаяся тонкая кора, многочисленные чечевички и сильно развитая система воздухоносных межклетников. Близ поверхности почвы на дыхательных корнях образуются тонкие корешки, которые составляют главную всасывающую силу корневой системы мангровых растений. При каждом последовательном повышении уровня почвы на дыхательных корнях образуются новые группы корешков.

Воздушные корни тропических эпифитов образуются у орхидных, ароидных и бромелиевых. *Эпифиты* (греч. *epi* — на, над и *phyton* — растение) — растения, поселяющиеся на других растениях, главным образом на их стволах и ветвях (рис. 145, Е). Они не паразитируют на деревьях, а используют их в качестве субстрата — опоры для подъема в условия лучшего освещения. Воздушные корни эпифитных растений свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению капелек дождя или росы. У них образуется особая многослойная всасывающая ткань — *веламен* (по происхождению соответствует ризодермису). Клетки веламена отмирают, и поэтому вода всасывается не осмотическим, а капиллярным путем, проникая внутрь через большие поры и сквозные отверстия. Изнутри веламен подстиляется экзодермой, через пропускные клетки которой вода передается внутрь корня. Пропускные клетки снаружи прикрыты особыми *кроющими клетками* веламена.

ПОБЕГ

Побег (*сормус*), как и корень, — основной осевой орган высшего растения. В теле растения побеги бывают вегетативные и репродуктивные.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Вегетативный побег состоит из стебля — оси побега — и отходящих от него листьев и почек. *Репродуктивный побег* несет органы размножения — спорангии, цветки. Система побегов вместе с корневой системой составляет тело плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных и семенных растений (рис. 146).

В современной ботанике побег трактуется как *единый орган* того же ранга, что и корень: все части побега формируются из общего массива апикальной меристемы (конуса нарастания) и обла-

дают единой проводящей системой. В отличие от корня побег имеет более сложное строение и на ранних этапах онтогенеза расчленяется на стебель, листья и почки. В целом вегетативный побег выполняет *функцию воздушного питания*, в то же время каждая его часть (стебель, листья, почки) структурно и функционально специализированы.

Стебель представляет несущую основу побега, его осевую часть и выполняет две главные функции — опорную и проводящую, а иногда — запасающую. *Листья* — в типичном случае плоские боковые органы, сидящие на оси, осуществляют главную функцию побега — фотосинтез. *Поч-*

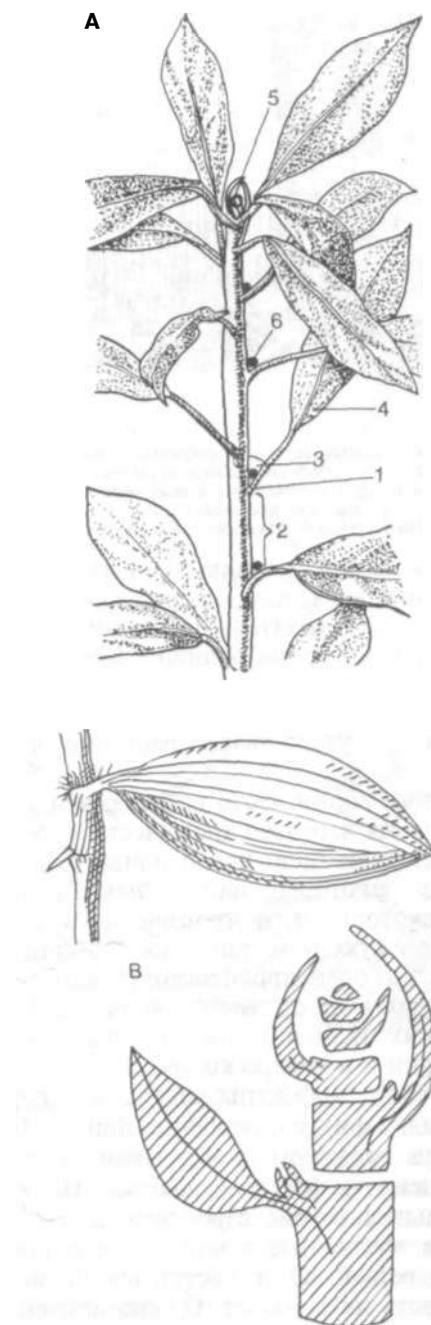


Рис. 146. Побег:

А — часть побега ивы (*Salix*): 1 — узел (открытый); 2 — междоузлие; 3 — пазуха листа; 4 — кроющий лист; 5 — верхушечная почка; 6 — боковые (пазушные) почки; Б — закрытый узел побега Tradescantia (*Tradescantia*); В — общая схема развития метамеров побега

ки — обязательный элемент побега. Как и листья, они формируются в определенном порядке на оси, представляют зачатки новых побегов и обеспечивают длительное *нарастание* побега и его *ветвление*. В результате деятельности почек образуется характерная для вида *система побегов*. Все три части побега взаимосвязаны происхождением и представляют единый по морфоанатомической структуре орган. Ни один из элементов побега ни образоваться, ни функционировать в отрыве от других не может. Убедительное доказательство единства побега и взаимосвязи всех его частей — явление метаморфоза.

Видоизменение побега в ходе эволюции происходит в целом. Например, при образовании клубня у картофеля видоизменяется весь побег: стебель разрастается в толщину, в нем преобладают паренхимные ткани, листья редуцируются, превращаясь в «бровки»; почки («глазки») сохраняют нормальное строение и расположение (см. рис. 229, А).

Структурный элемент побега — *метамер* (греч. *meta* — между, через и *meros* — часть, доля), он представляет *узел* и нижележащее *междоузлие*, а также почку, расположенную в узле (см. рис. 146).

Узел — участок стебля с отходящим от него листом (или мутовкой листьев). У некоторых хвощей, злаков, гвоздичных узлы утолщены и резко выделяются на стебле, у других — границы узлов более или менее условны. Узел может быть *открытым*, если отходящий лист не охватывает его целиком, или *закрытым*, если лист или мутовка листьев своим основанием полностью окружает стебель (рис. 146, А, Б). Участки между соседними узлами называются *междоузлиями*. На побеге обычно расположено несколько, иногда много узлов и междоузлий, повторяющихся вдоль оси побега, т. е. побег имеет *метамерное строение*.

Главный побег растения, или *побег первого порядка*, закладывается при формировании зародышка. Он представлен гипокотилем, семядолями, отходящими от семядольного узла, и почечкой, состоящей из стебелька, одного или нескольких листовых зачатков и апикальной меристемы. Почечка считается первой почкой растения, по положению — *верхушечной*, из нее формируются все будущие метамеры главного побега. Верхушечная почка обеспечивает нарастание побега в длину с последовательным формированием новых метамеров.

Вдоль побега, в узлах, располагаются *боковые почки*. Они прикреплены в *пазухах листьев* (угол между стеблем и листом) и называются также *пазушными почками*, лист в таком случае носит название *кроющего*. Таким образом, каждый метамер типичного побега состоит из узла с листом и пазушной почкой и нижележащего междоузлия (рис. 146, В). В меристеме апекса прежде всего вычленяются узлы в виде серии дисков, соответствующих будущим листовым зачаткам, а междоузлия разрастаются впоследствии путем интеркалярного роста. Формирующиеся в пазухах листьев боковые почки со временем проходят последова-

тельные этапы роста и дифференциации, сходные с наблюдавшимися у первой почки. Эта схема развития в ходе образования побега многократно повторяется. Из боковых почек образуются боковые побеги, происходит ветвление. Формируется *система побегов*, состоящая из главного побега и боковых побегов (второго, третьего и других порядков). Побег любого порядка растет за счет деятельности апикальной меристемы, скрытой в почке на верхушке побега. Следовательно, побег любого порядка в общей системе побегов имеет верхушечную почку.

Система побегов вместе с корневой системой составляет тело типичных высших растений. Побег возникли как приспособление к наземному образу жизни в результате преобразования системы безлистных цилиндрических органов — теломов — у риниофитов. Возникновение побегов (т. е. листостебельности) — крупнейший *ароморфоз* (греч. *airo* — поднимаю и *morphosis* — форма, образец; эволюционное преобразование строения и функций организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфофизиологическому прогрессу) в истории растительного мира на Земле. Благодаря плоской форме листьев резко возросла фотосинтезирующая поверхность, связанное с этим увеличение транспирации способствовало развитию настоящих корней как совершенных органов поглощения воды и минеральных солей.

ПОЧКА

Почка (*gemma*) представляет собой зачаточный побег с очень укороченными междоузлиями.

Вегетативная почка состоит из короткой зачаточной оси (стебля) с конусом нарастания на верхушке и тесно расположенных на оси разновозрастных зачатков листьев, прикрывающих ось и друг друга, т. е. из серии *зачаточных метамеров*. В пазухах листовых зачатков почки уже могут быть заложены зачатки пазушных почек следующего порядка, т. е. уже в почке проявляется потенциальная способность побега к неограниченному ветвлению (рис. 147, а).

Генеративная почка содержит зачатки цветков или соцветий (рис. 147, б). Цветочная почка, несущая цветок, называется *бутоном*. Бывают *вегетативно-генеративные* (смешанные) почки, в которых заложен ряд вегетативных метамеров и зачаточный цветок или соцветие (рис. 147, в). Такие почки обычны для травянистых (копытень европейский), но бывают и у древесных (сирень, бузина) растений.

Листовые зачатки развиваются в конусе нарастания снизу вверх (в акропетальном порядке) и вследствие более ускоренного роста на внешней стороне изгибаются к верхушке, образуя замкнутую почку. Наружные листовые органы защищают внутренние части от высыхания и повреждений и создают внутри почки темную влажную камеру, в которой сохраняется и «работает» меристема.

Наружные листья или их части иногда, видо-

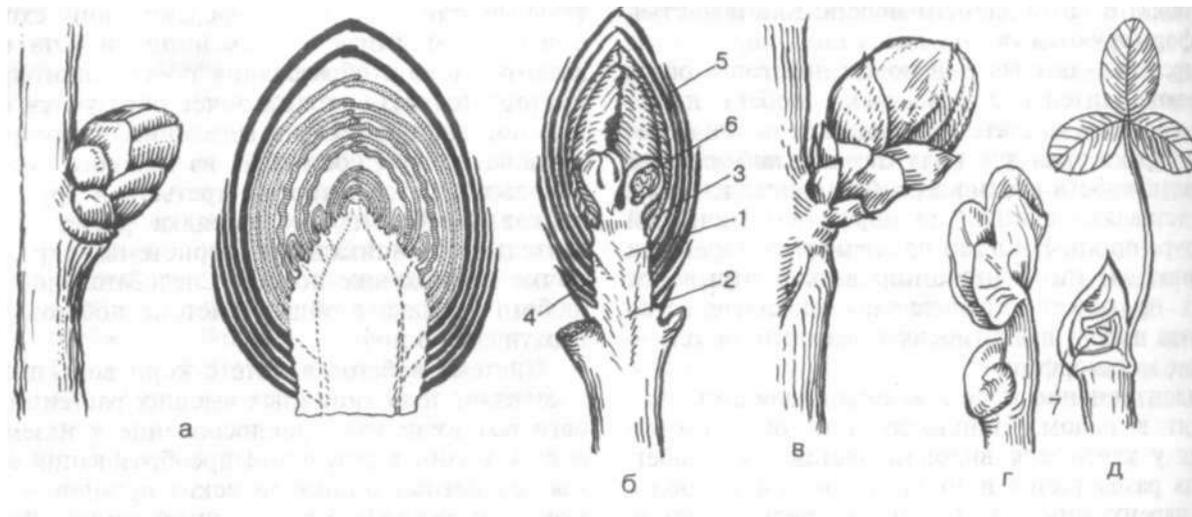


Рис. 147. Типы почек (по А. Е. Васильеву и др., 1978): а — закрытая вегетативная почка дуба (*Quercus robur*), общий вид и продольный разрез; б — закрытая генеративная почка вишни (*Sambucus racemosa*), продольный разрез; в — закрытая вегетативно-генеративная почка бузины (*Sambucus racemosa*); г — открытая почка настурции (*Nasturtium officinale*); д — открытая почка клевера (*Trifolium repens*); 1 — конус нарастания; 2 — зачаточный стебель; 3 — зачаточные листья; 4 — пазушные почки; 5 — почечные чешуи; 6 — зачаток цветка (соцветия); 7 — прилистник

изменяясь, превращаются в *почечные (кроющие) чешуи*. Почки, имеющие кроющие чешуи, называются *закрытыми*. Они характерны главным образом для многолетних древесных растений холодного и умеренного поясов — дуб, береза, липа, вишня, лещина, ольха, бузина, ива и др. (рис. 147, а — в), а также для субтропических и тропических областей с сухим периодом. У многих растений почечные чешуи пропитаны густым клейким слизистым веществом (каштан конский, тополь бальзамический), у железного дерева чешуи почти черные, имеют множество волосков, пигментация чешуи играет защитную физиологическую роль. Войлочное опушение имеют почечные чешуи дуба каштанолистного. Число почечных чешуи у разных видов различно: иногда их свыше 20 (дуб), иногда всего две (ива) или даже одна (почки некоторых однодольных). При разворачивании закрытых почек чешуи опадают, оставляя *почечные кольца*, по которым можно определить границы побегов разного года и возраст ветви.

Открытые, или голые, почки лишены специальных видоизмененных чешуи (рис. 147, г, д). Открытые почки на верхушке имеют весной и летом растущие побеги многих деревьев и кустарников, у которых зимой были закрытые почки, а также побеги многих однолетних и многолетних трав. Некоторые травянистые растения зимуют с открытыми почками (кошачья лапка, зеленчук, живучка и др.). Открытые почки характерны для многих древесных пород влажных тропических лесов. У открытых почек конус нарастания окружен листовыми зачатками разного возраста, а у некоторых растений прикрыт прилистником предыдущего листа (клевер, рис. 147, д) или «своего» листа (береза). У злаков верхушечная почка растущего побега заключена в трубку из влагалищ одного или нескольких более взрослых листьев.

Положение почек на побеге. Как уже известно, почки по положению на побеге бывают *верхушеч-*

ные, или апикальные, и боковые (пазушные). Большая часть боковых почек на следующий год после их закладки распускается и образует новый побег. Такие почки называются *активными*. Пазушное положение почки имеет важное биологическое значение: кроющий лист защищает почку от высыхания и механических повреждений и интенсивно снабжает ее ассимилятами.

Положение почек в пазухе листа. По положению в пазухе листа почки бывают *одиночные* (вишня, яблоня, каштан конский и др.); *серийные*, если почки расположены в один вертикальный ряд (жимолость татарская, аморфа, кирказон, робиния, грецкий орех); *бисерийные*, если почки располагаются в два параллельных вертикальных ряда; *коллатеральные, или горизонтально-рядовые*, если почки расположены в один горизонтальный ряд (акация, волчье лыко, лук, инжир); *биколлатеральные*, если почки располагаются в два параллельных (горизонтальных) ряда; *мутовчатые*, если почки в пазухе листа располагаются как бы по окружности — мутовками (слива войлочная). Почкорасположение показано на рис. 148.

На месте опавшего кроющего листа на стебле образуется *листовой рубец* (листовая подушка), на котором хорошо заметны следы проводящих пучков, идущих от листа в стебель (*листовые следы*, рис. 148, 7). Форма, размеры листовых рубцов и листовых следов специфичны и служат критерием определения видов в безлистном состоянии.

Спящие почки. По функциональному значению выделяют спящие почки, которые не распускаются ежегодно и остаются живыми в течение многих лет. На стеблях древесных растений они многочисленны, при утолщении ствола спящие почки ежегодно нарастают, образуя в толще скрытую ветку. Их активное состояние начинается после удаления вышерасположенной части стебля. В пазухах чешуи спящей почки закладываются дочерние почки, которые могут подрастать и тоже давать скрытые ветви, т. е. спящая почка ветвится. Благодаря этому у основания

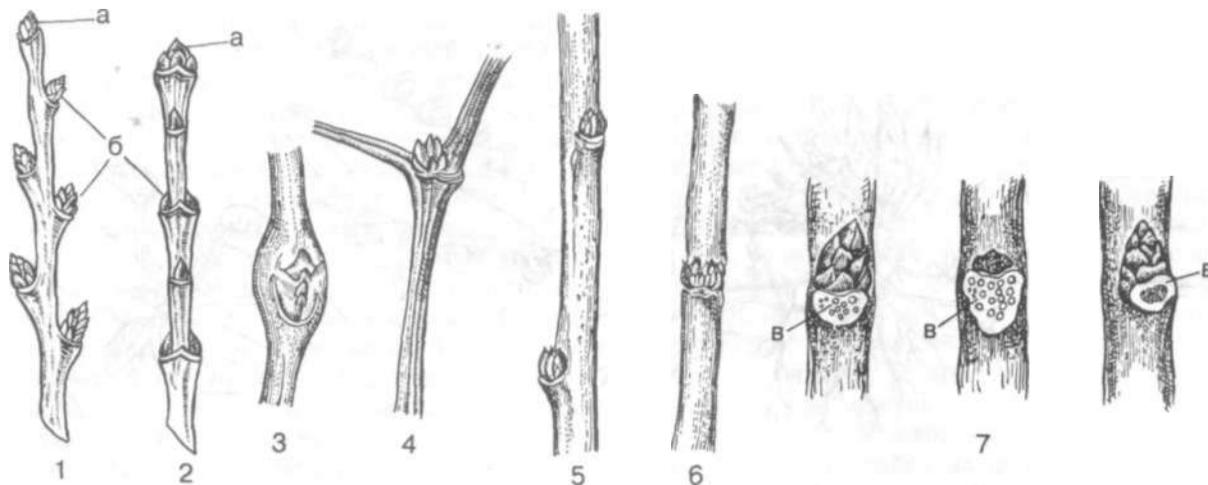


Рис. 148. Почкорасположение:

1 — очередное у вяза (*Ulmus*); 2 — супротивное у клена остролистного (*Acer platanoides*); 3 — сериальное у сифизии (*Aristolochia siphon*); 4 — бисериальное у кирказона обыкновенного (*Aristolochia clematitis*); 5 — коллатеральное у волчьего лыка (*Daphne mezereum*); 6 — мутовчатое у войлочной сливы (*Prunus tomentosa*); а — верхушечная почка; б — пазушные; 7 — листовые рубцы с листовыми следами (s) соответственно у дуба длинноножкового (*Quercus longipes*), айланта высочайшего (*Ailanthus altissima*), сливы домашней (*Prunus domestica*)

стволов их накапливается большое количество (рис. 149).

В практике озеленения и садоводства разработаны специальные приемы обрезки, учитывающие местоположение и физиологическую особенность спящих почек. Таким путем стимулируется развитие кроны у плодовых деревьев, придается желательная форма кроне декоративных древесных растений, омолаживаются старые деревья. В естественных условиях из спящих почек образуется корневая и пневая поросль после отмирания или рубки дерева, так происходит возобновление леса. Спящие почки формируют систему скелетных осей кустарников (лещина, смородина, жимолость и др.), которые периодически отмирают. Побеги, сформированные из спящих почек, на крупных ветвях многих плодовых деревьев называют *волчками* (водяными или жировыми побегами). В практике садоводства волчки чаще всего вырезают, так как их более

обводненные ткани медленнее вызревают, а сами волчки загущивают крону.

У некоторых растений спящие почки на стволе образуют безлистные цветonoсные побеги. Такое явление носит название *каулифлории* (греч. *kaulos* — стебель, ствол и лат. *flos*, род. п. *floris* — цветок) и характерно для многих деревьев тропических лесов (какао, фикус; рис. 149, 3). У гледичии, субтропического декоративного дерева сем. бобовых, из спящих почек на стволе вырастают пучки крупных разветвленных колючек (рис. 149, 4).

Нередко спящие почки не пробуждаются в течение всей жизни растения и погибают вместе с побегом или корнем. По происхождению спящие почки могут быть пазушными и придаточными.

Придаточные, или адвентивные, почки. В отличие от спящих придаточные почки могут формироваться на всех частях и органах растения — стеблях, листьях, корнях. В отличие от пазушных,

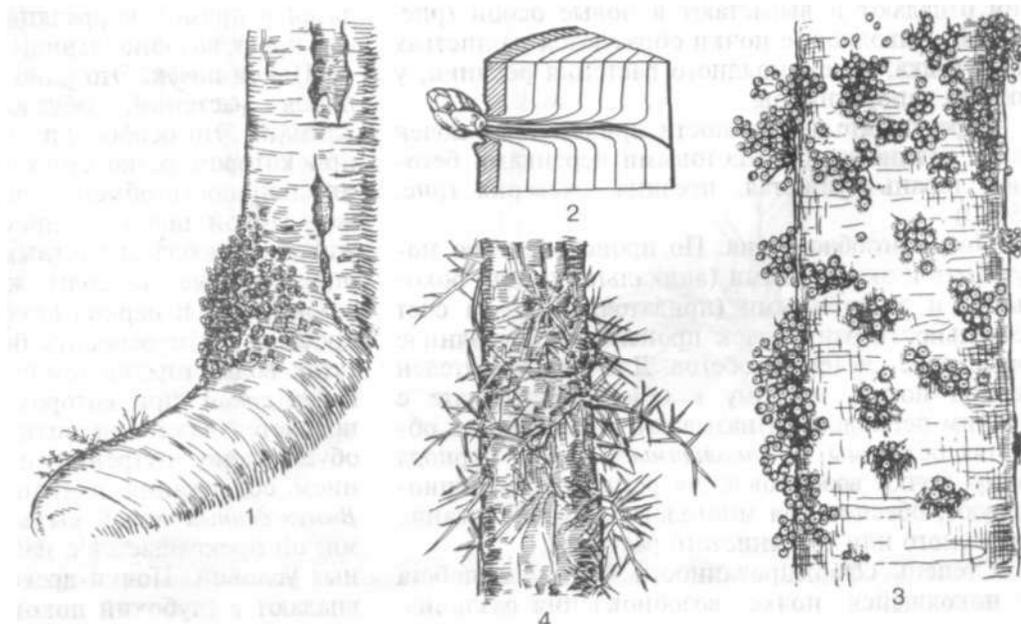


Рис. 149. Спящие почки:

1 — у основания ствола березы (*Betula verrucosa*); 2 — схема наращения спящей почки (продольный разрез); 3 — каулифлория у фикуса пестрого (*Ficus variegata*); 4 — колючки у гледичии (*Gleditsia triacanthos*) из спящих почек

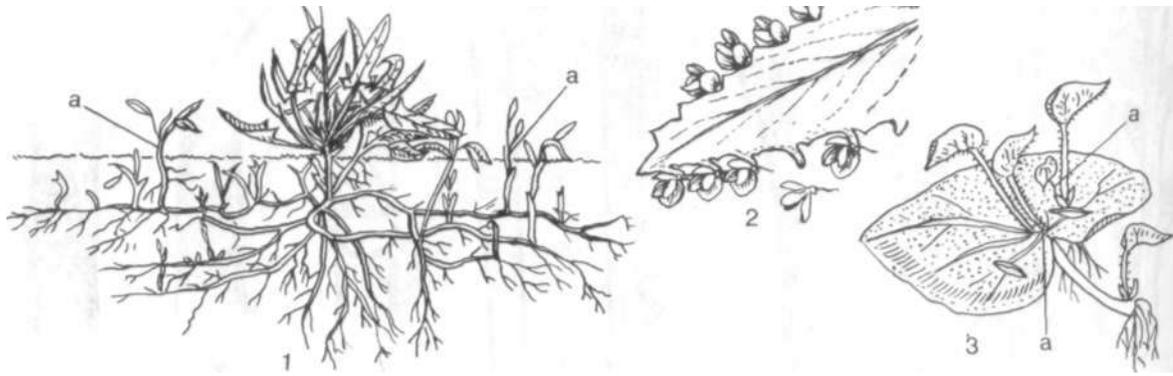


Рис. 150. Образование побегов (а) из придаточных почек: 1 — у шавельки (*Rumex acetosella*) на корнях (корневые отпрыски); 2 — из выводковых почек на листьях каланхое Дегремона (*Kalanchoe daigremontana*); 3 — на листьях бегонии (*Begonia rex*)

которые образуются экзогенно в апексе побега, придаточные почки возникают из активизирующихся паренхимных клеток взрослого органа *эндогенно*. Источником их образования служат камбий, перидикл, раневые меристемы, паренхима сердцевинных лучей, мезофилл, эпидермис. Огромное количество придаточных почек, обычно образующихся у растений, имеет большое биологическое значение, так как они обеспечивают вегетативное размножение и возобновление. У многих растений из придаточных почек на корнях образуются корневые отпрыски (рис. 150, 7). К *корнеотпрысковым* растениям относятся осина, малина, одуванчик, шавелек, иван-чай, лыгянка обыкновенная, осот желтый и лиловый (бодяк). В естественных условиях корневая и пневая поросль может образовываться и из придаточных почек.

На листьях придаточные почки формируются реже. У многих растений из рода каланхое (виды каланхое, бриофиллюм) сем. толстянковых (*Crasulaceae*) придаточные почки, называемые *выводковыми*, располагаются по краю листа. Прорастая в маленькие побеги с придаточными корешками, они опадают и вырастают в новые особи (рис. 150, 2). Выводковые почки образуются на листьях сердечника, насекомоядного растения росянки, у многих папоротников.

В результате деятельности придаточных почек легко размножаются листовыми черенками бегония, герань душистая, ирезина, эхеверия (рис. 150, 3).

Почки возобновления. По происхождению могут быть и экзогенными (апикальными или боковыми) и эндогенными (придаточными). За счет деятельности этих почек происходит постоянное нарастание системы побегов. Для них обязателен период покоя, поэтому в сезонном климате с зимним периодом их называют *зимиющими*, в областях без зимы — *покоящимися*. После периода покоя почки возобновления регулярно функционируют, обеспечивая многолетнее существование древесного или травянистого растения.

Степень сформированности будущего побега в покоящейся почке возобновления различна.

У одной группы растений умеренного и *холодного* климата в зимующих почках к осени сформированы полностью и вегетативный, и генеративный побеги, иногда до зрелой пыльцы в пыльниках. Сюда относятся все цветущие весной древесные растения средней полосы, а также раннецветущие травянистые многолетники (печеночница, гусиный лук, пролеска, ветреницы, чистяк, медуница и другие «подснежники»), лютики, земляника. У другой группы растений в почках возобновления к осени закладываются вегетативные побеги, а весной, после перезимовки, идет развитие цветков и соцветий. Сюда относятся растения, цветущие в середине лета (большинство луговых трав, растения опушек, прибрежий). У растений третьей группы в зимующих почках возобновления к осени наблюдаются только начальные этапы развития вегетативных органов, окончательное формирование вегетативных и генеративных побегов происходит весной и летом в процессе открытого роста побега. Такие растения цветут поздно летом, обильно одревеснены — золотая розга, иван-чай, многие астровые. Следовательно, сроки цветения растений находятся в прямой корреляции с динамикой развития почек возобновления.

Покой почек. Это одно из проявлений общего покоя растений, обусловленное сезонностью климата. Это особое физиологическое состояние, при котором резко снижаются скорость роста и интенсивность обмена веществ, распускание почек. Покой почек — приспособление для переживания неблагоприятных внешних условий в определенные периоды жизненного цикла или сезона года. В период покоя повышается способность почек переносить без повреждения недостаток воды, низкие температуры. Различают *глубокий покой*, при котором рост почек не возобновляется даже при оптимальных условиях. Это обусловлено внутренними факторами — повышением содержания в тканях ингибиторов роста. *Вынужденный покой* вызван внешними факторами, он прекращается с наступлением благоприятных условий. Почки древесных растений осенью впадают в глубокий покой, который в конце зи-

мы, задолго до их распускания, сменяется вынужденным покоем. Только после воздействия низких температур, эволюционно необходимых растениям в условиях сезонного климата, почки трогаются в рост. В тропических и субтропических поясах с выраженным засушливым периодом вегетация почек прерывается летним покоем.

Почки обогащения. Если пазушные почки совсем не имеют периода покоя и начинают распускаться одновременно с ростом основного побега, их называют *почками обогащения*. Образующиеся из них *побеги обогащения* увеличивают (обогащают) фотосинтетическую поверхность растения, число соцветий и, следовательно, семенную продуктивность. Такие почки и развивающиеся из них побеги характерны в основном для большинства однолетних трав (василек синий, лебеда, иван-да-марья), а также для ряда многолетних трав с удлинёнными цветonosными побегами (василек луговой, вербейник обыкновенный). Побеги обогащения образуют одну возрастную с материнским побегом систему, отмирающую у трав целиком, одновременно. У древесных растений побеги обогащения встречаются редко, иногда их можно наблюдать на крупных водяных побегах (волчках). Однако у сосны обыкновенной пазушные почки распускаются одновременно с ростом материнского побега, формируя мутовку побегов обогащения — *брахибласты*.

Развертывание побега из почки. У большинства растений средней полосы почки распускаются весной, с наступлением устойчивых положительных температур. Начало распускания почек — генетически обусловленный признак каждого таксона, но внешние условия могут несколько изменить эти сроки. Начало превращения почки в побег связано с ростом зачатков листьев и увеличением междоузлий. Листья, шатром укрывав-

шие апекс побега, начинают усиленно расти на стороне, обращенной к нему, изгибаются кнаружи, обнажая ось. Наружные чешуи обычно не растут или растут слабо, постепенно засыхают и опадают, оставляя *почечные кольца*. Внутренние почечные чешуи некоторое время растут основанием, в связи с чем весной окраска верхних, зимовавших частей чешуйки бурая, а нижних — светлая, разных тонов — от зеленой до розовой в зависимости от вида растения. Позже эти чешуи тоже опадают. Выход из почки зеленых фотосинтезирующих листьев связан с усиленным разрастанием его частей. У зачаточного стебля начинают удлиняться междоузлия в результате деятельности вставочной меристемы, сохраняющейся в узлах. Развернувшийся из почки побег с хорошо выраженными, крупными междоузлиями называют *удлинённым побегом* (у древесных растений такие побеги обычно называют *ростовыми*; см. рис. 146, А; 151, А). Если междоузлия растут медленно, образуется *укороченный побег*. Каждый год такие побеги удлиняются лишь на несколько миллиметров и редко ветвятся. Их легко узнать по небольшой длине и многочисленным почечным кольцам и листовым рубцам, остающимся от тесно скученных опавших листьев и почечных чешуи. Хорошо выражены укороченные побеги тополя, березы, бука, платана, осины (рис. 151, А, Б). У плодовых (рис. 151, В) укороченные побеги называют «плодушками», только на них образуются цветки и плоды. Очень характерны укороченные побеги, несущие пучки хвои, у некоторых хвойных (сосна, лиственница). Укороченными побегами можно считать и стебли, развивающие розетки листьев, например у первоцветов, одуванчика, подорожника, моркови, свеклы и других корнеплодов (в первый год жизни), агав, так называемые *розеточные побеги* (рис. 151, Г). Многие

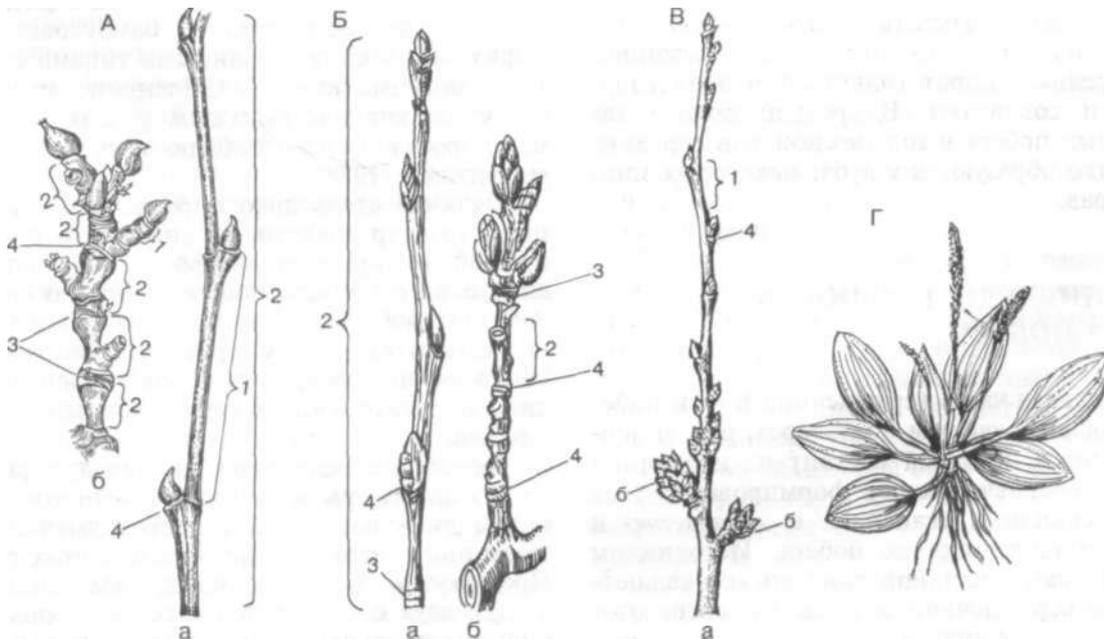


Рис. 151. Удлиненные (а) и укороченные (б) побеги: А — платана (*Platanus orientalis*); Б — осины (*Populus tremula*); С — вишни обыкновенной (*Cerasus vulgaris*); Г — розеточный побег подорожника (*Plantago major*) с пазушными цветоносами; 1 — междоузлие; 2 — годичный прирост; 3 — почечные кольца; 4 — листовые рубцы

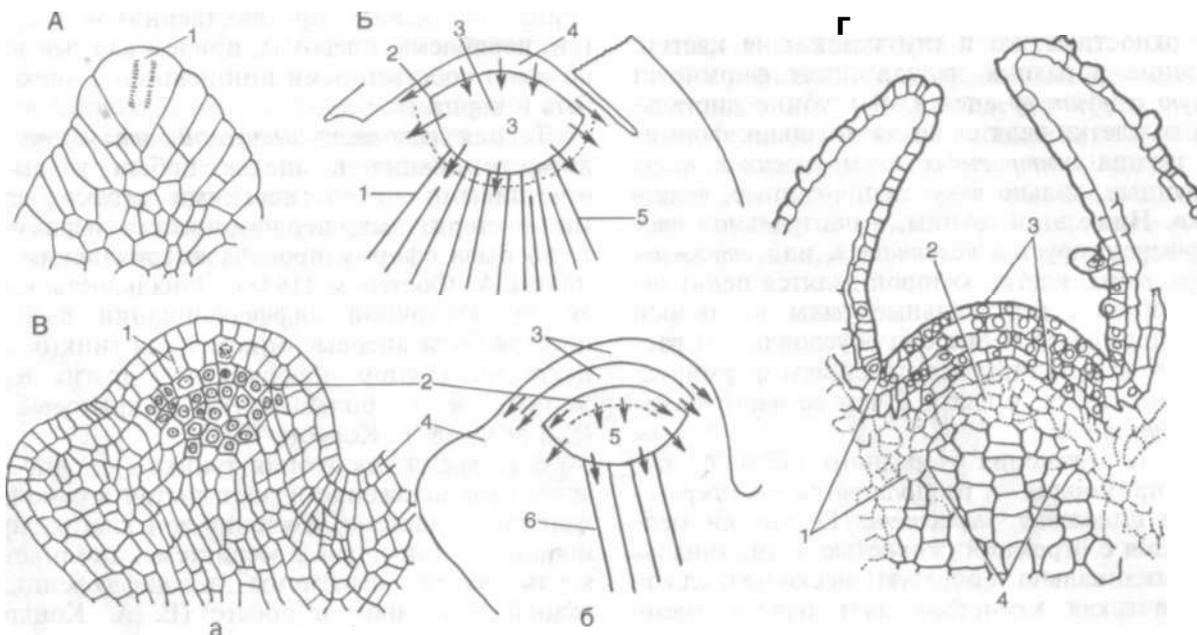


Рис. 152. Строение верхушки побегов (по К. Эсау, 1980): А — хвоща (*Equisetum hyemale*): 1 — апикальная клетка; Б — сосны (*Pinus sylvestris*), схема продольного разреза: 1 — периферическая зона; 2 — переходная зона; 3 — центральные материнские клетки; 4 — инициальный слой; 5 — колончатая меристема; В — гороха (*Pisum sativum*): а — детальное строение, б — схема; 1 — антиклинальное деление; 2 — инициальный слой корпуса; 3 — двухслойная туника; 4 — листовой примордий; 5 — корпус; 6 — сердцевинная меристема; Г — колеуса (*Coleus blumei*): 1 — периферическая меристема; 2 — центральные материнские клетки (зона примерно соответствует корпусу); 3 — туника; 4 — сердцевинная меристема

бега в разные периоды его роста может быть неодинакова. В период активного весеннего роста у большинства древесных растений он равен в среднем 2—4 суткам. Чем мельче листовые зачатки, тем короче пластохроны.

Кроме ритмичных изменений, связанных с вычленением метамеров, апекс побега испытывает возрастные, онтогенетические изменения, которые накладываются на пластохронные. Резкие изменения, связанные с биохимическими и физиологическими процессами, происходят в апексе в связи с наступлением генеративной фазы. Форма апекса меняется, и вместо листовых зачатков на нем начинают формироваться зачатки частей верхушечного цветка или отдельных цветков соцветия. Это уже не вегетативный, а *флоральный* (лат. *flos*, род. п. *floris* — цветок) апекс. Следовательно, апекс побега является тем местом, где происходят важнейшие структурно-физиологические процессы, ведущие к образованию вегетативных и генеративных органов.

К. Ф. Вольф (1759) впервые установил, что верхушка побега имеет недифференцированное строение и из ее клеток в дальнейшем развиваются все ткани надземных органов растения. Считалось, что в верхней части побега расположена *апикальная клетка*, которая представляет структурно-функциональную единицу верхушечных меристем, управляющую всем процессом роста. *Теория апикальной клетки* применима к большинству высших споровых растений, у которых на верхушке апекса имеется действительно одна инициальная клетка (рис. 152, А). Эта клетка иногда двугранной, но чаще тетраэдрической формы, крупная и сильно вакуолизированная. Как правило, она делится параллельно своим поверхностям, ее производные составляют остальную часть апекса, участвуют в образовании лис-

товых зачатков, затем после ряда делений дифференцируются в первичные ткани побега.

Интенсивное исследование апексов побегов и зародышей, проведенное Дж. Ганштейном (1868, 1870), позволило обосновать *теорию гистогенов*. Ее основные положения: 1) тело растения возникает не из поверхностных клеток, а из массы меристемы, расположенной внутри апекса; 2) весь массив меристемы состоит из трех слоев, или *гистогенов*, которые отличаются по происхождению и развитию. Самый наружный (первый) гистоген — *дерматоген* — является зародышевой покровной тканью, второй гистоген — *периблема* — дает начало коре, а третий — *плерома* — формирует внутренние ткани. Дерматоген и периблема образуют слои, которые подобно мантии, покрывают плерому. Дерматоген, каждый слой перилеммы и плеромы возникают из одной или нескольких инициалей, расположенных рядом друг над другом в наиболее дистальной части апикальной меристемы.

Термин «дерматоген» Дж. Ганштейна не является синонимом термина «протодерма», введенного Г. Габерландтом (1914). *Протодермой* называют самый наружный слой апикальной меристемы независимо от того, возникает этот слой из самостоятельных инициалей или нет и дает он начало только эпидермису или и субэпидермальным тканям. Теория гистогенов была разработана как для апекса корня, так и для апекса побега. Однако в настоящее время она во многом утратила свое значение, и если рассматривается, то применительно к апексу корня (см. рис. 132).

У голосеменных и покрытосеменных растений апекс побега состоит из многоклеточного массива меристемы. Клетки апекса неоднородны по размерам, форме, темпу и направлению делений.

У голосеменных (рис. 152, Б) группа иници-

альных клеток верхушки побега включает не только поверхностные, но и глубже лежащие клетки. Их деление в разных направлениях формирует *зональную структуру* апекса. В глубине дистальной части клетки делятся антиклинально, формируется группа *центральных материнских клеток*. Они крупные, сильно вакуолизированные, делятся редко. Ниже этой группы, в центральной части, дифференцируется *колончатая*, или *стержневая меристема*, клетки которой делятся периклинально, образуя вертикальные ряды вдоль оси побега. Стержневая меристема обуславливает растяжение междоузлий, а в дальнейшем формирует сердцевину стебля, в связи с чем ее часто называют *сердцевинной*.

На месте заложения очередного листового бугорка — примордия — располагается *периферическая*, или *фланговая меристема*. Ее клетки мелкие, делятся с огромной скоростью антиклинально и периклинально и образуют несколько слоев. Периферическая меристема дает начало всему комплексу тканей, связанных с листом.

У покрытосеменных растений зональность меристемы выражена еще резче (рис. 152, В, Г).

На дистальной части апекса обычно хорошо выражены два (реже 1—4) слоя клеток меристемы. Каждый слой, клетки которого делятся только антиклинально, имеет на верхушке собственные инициалы. Эти слои, как колпачки, охватывают внутреннюю зону апекса, четко от нее отграничены и не образуют внутрь своих производных. Немецкий ботаник А. Шмидт, изучавший структуру апекса цветковых, назвал эти слои *туникой* (лат. tunica — оболочка, одежда). Туника обеспечивает рост апекса *в поверхность*. Под ней находятся клетки *корпуса* (лат. corpus — тело) со своим инициальным слоем. Делясь во всех направлениях, клетки этого слоя обеспечивают *объемное* увеличение апекса. На месте заложения очередного листового бугорка располагается, как и у голосеменных, *периферическая меристема* (инициальное кольцо). Деление клеток корпуса здесь интенсивное, периклинальное, в связи с чем границы туники и корпуса стираются. Именно в этой зоне определяется порядок заложения последовательных листовых примордиев, будущее расположение листьев на побеге. Как и у голосеменных, в центре апекса, на уровне периферической меристемы, обособляется *стержневая меристема*, образующая сердцевину. Особенно четко она выражена у будущих удлинённых побегов.

Представление об обособленных рядах инициалей было сформулировано А. Шмидтом (1924) в концепции организации апекса по типу туника — корпус. Основное положение *теории туника* — корпус заключается в том, что дифференциация различных зон растения не предопределена в структуре апикальной меристемы даже в том случае, если слои независимы. Представления об отсутствии предопределенности развития тканевых зон в апикальной меристеме отличает теорию туника — корпус от классической гистогенной теории Ганштейна, согласно которой эпидермис, кора и проводящий цилиндр имеют в

меристеме особых предшественников (дерматоген, периблема, плерома), причем каждый из них обладает собственными инициалами в апексе побега и корня.

Теория *цитогистологической зональности* (т. е. дифференциация в апексе побега участков с отчетливыми цитологическими характеристиками — стержневая, периферическая меристема и т. д.) была сформулирована американским ботаником А. Фостером (1938). Зональность как результат клеточной дифференциации в апексах побегов была впервые описана для гинкго двуплодного, а затем обнаружена у других голосеменных и у большинства покрытосеменных (Е. Гиффорд, Г. Корсон, 1971).

В то время как теория туника — корпус объясняет расположение и рост клеток в самой апикальной меристеме, изучение зон клеток, прилегающих к апикальной меристеме, помогает выявить вклад меристемы в дифференциацию тканей и органов в побеге (Е. А. Кондратьева, 1955).

Теория цитогистологической зональности апекса побега семенных растений, объединенная с теорией туника — корпус, объясняет особенность положения инициалей и распределения *общей меристематической активности* в апексе голосеменных и покрытосеменных и динамику процесса органобразования, т. е. заложение листового примордия, формирование узла и будущего междоузлия.

Для правильного понимания первоначальной дифференциации первичных постоянных тканей (гистогенеза) следует учитывать их происхождение. Самый наружный слой клеток апикальной меристемы, иногда представляющий собой прямое продолжение наружного слоя туники, становится *протодермой*, т. е. зачаточным эпидермисом будущего стебля и листа. На границе будущей оси побега и образующегося валика будущего листа (в периферической зоне апекса) очень рано дифференцируются тяжёлые узкие, длинные, продольно делящиеся клетки прокамбия, дающего начало проводящим тканям. По мере роста прокамбий проникает и в глубь формирующегося стебля и в глубь растущего листового зачатка, образуя основу будущей единой системы проводящих тканей побега.

Протодерму и прокамбий относят к детерминированной меристеме. Это уже *гистогены*, так как они порождают строго определенные типы постоянных тканей. *Основная меристема*, составляющая остальную часть апекса, дает начало паренхимным запасующим, хлоренхимным и первичным механическим тканям. Форма, размеры, зональная структура апекса изменяются в онтогенезе, особенно резко перестраивается апекс при переходе в репродуктивную фазу.

Следует отметить, что изложенная классификация апексов во многом условна, поскольку строение и функции апикальной меристемы в настоящее время всесторонне изучаются, предложены интересные гипотезы.

Окончательная классификация апексов пока не разработана.

ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЕ

Листорасположение, или *филлотаксис* (греч. *phyllo* — лист и *taxis* — расположение, строй), — порядок размещения листьев на стебле, отражающий симметрию в структуре побега.

Различают несколько основных типов расположения листьев (рис. 153).

та), вороньего глаза (четыре листа), марены (много листьев) и т. д.

4. *Супротивное листорасположение* можно рассматривать как частный случай мутовчатого. На одном узле располагаются два листа друг против друга, их медианы лежат в одной вертикальной плоскости (мята, крапива, бирючина, жимолость, жасмин). Часто плоскости медиан соседних пар листьев взаимно перпендикулярны, и тогда гово-

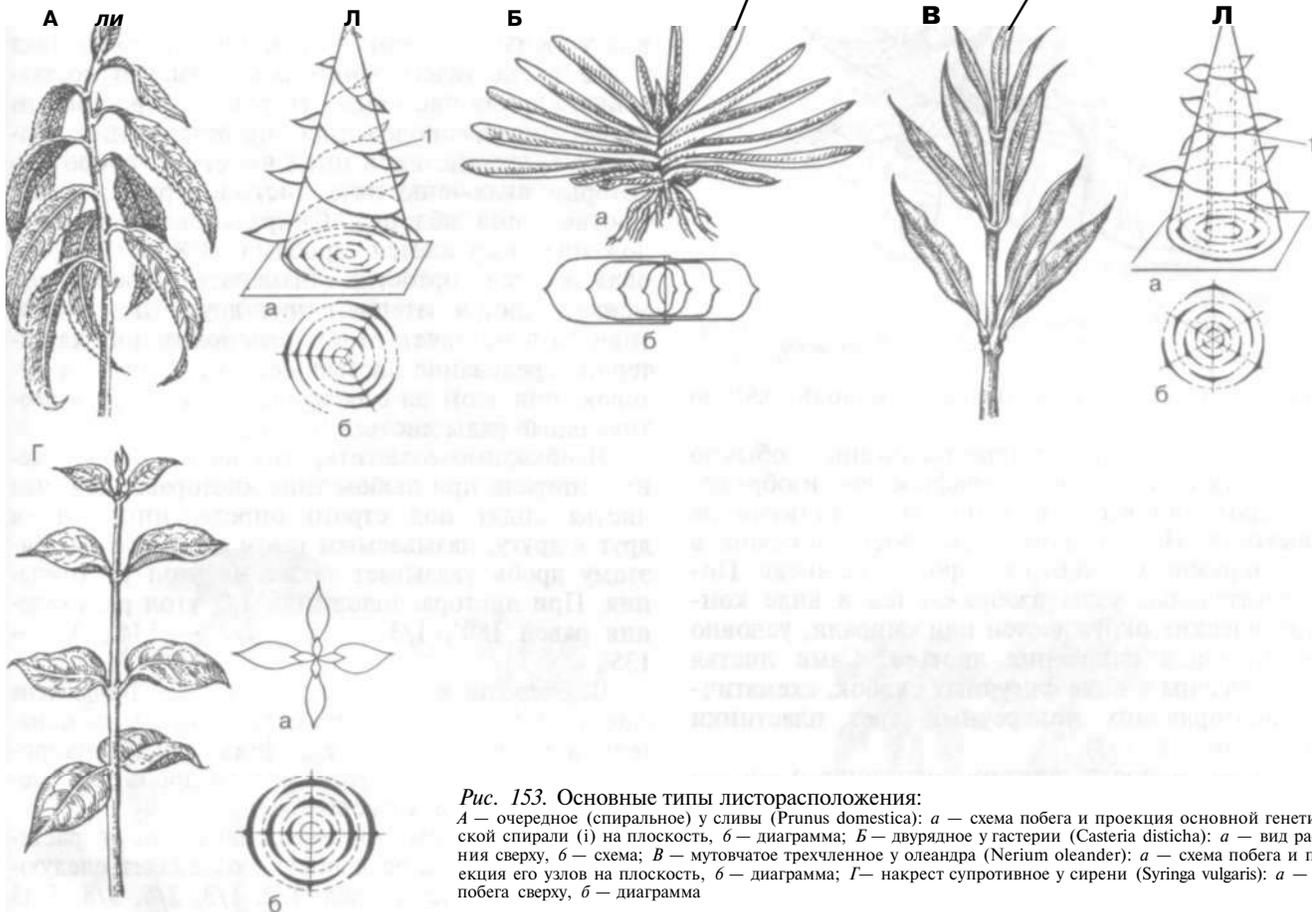


Рис. 153. Основные типы листорасположения:

А — очередное (спиральное) у сливы (*Prunus domestica*): а — схема побега и проекция основной генетической спирали (i) на плоскость, б — диаграмма; В — двурядное у гастерии (*Casteria disticha*): а — вид растения сверху, б — схема; В — мутовчатое трехчленное у олеандра (*Nerium oleander*): а — схема побега и проекция его узлов на плоскость, б — диаграмма; Г — накрест супротивное у сирени (*Syringa vulgaris*): а — вид побега сверху, б — диаграмма

1. *Очередное*, или *спиральное*, на каждом узле располагается один лист и основания последовательных листьев можно соединить условной спиральной линией, которую называют *основной генетической спиралью* — *парастихой* (греч. *para* — у, при, около и *stichos* — линия). Она отражает *генезис* листьев, т. е. последовательность их заложения. Очередное листорасположение характерно для многих растений (яблоня, груша, слива, персик, дуб, кукуруза, осоки, табак, молодило, лен, береза, зонтичные и др.).

1. *Двурядное (супротивно-очередное)* — листья располагаются тоже по одному на каждом узле, но обязательно на противоположной стороне оси. Этот тип расположения листьев можно рассматривать как частный случай очередного, отражающий так называемую маятниковую симметрию деятельности апекса. Средние линии (*медианы*) всех листьев лежат в одной вертикальной плоскости, как у ирисов, злаков, гастерии.

3. *Мутовчатое* — на узле расположено несколько листьев, бугорки которых закладываются, образуя общий узел, как у олеандра (три лис-

рят о *накрест супротивном листорасположении* (сирень).

Тип листорасположения, т. е. порядок заложения листовых бугорков на апексе побега, — наследственный признак каждого таксона, обусловленный генетическими факторами. Однако в процессе развития побега на листорасположение могут оказывать влияние внешние факторы, и прежде всего условия освещения, а также сила тяжести, направление которой зависит от направления роста самого побега. Стебель может закручиваться вокруг собственной оси, могут изгибаться черешки листьев и т. д. Окончательная картина листорасположения может сильно отличаться от первоначальной и, как правило, приобретает ярко выраженный приспособительный характер. Особенно наглядно это выражено в явлении *листовой мозаики*: листья располагаются так, чтобы их пластинки оказались в наиболее благоприятных условиях освещения. Типичную листовую мозаику можно наблюдать на горизонтальных ветвях липы, ели, на побегах недотроги, герани, копытня, плюща (рис. 154). Листовая мозаика

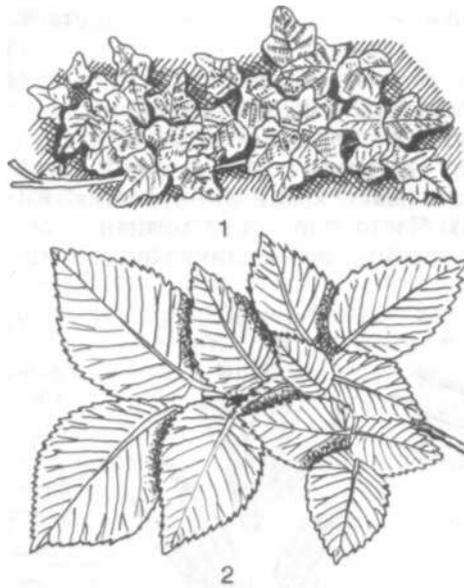


Рис. 154. Листовая мозаика: 1 — у плюща (*Hedera helix*); 2 — вяза (*Ulmus laevis*)

способствует максимальному использованию света.

При изучении листорасположения обычно используют *диаграммы* — графическое изображение проекции всех узлов побега с листьями на плоскость. На диаграмме ось побега показана в виде окружности, центр которой — ее апекс. Последовательные узлы изображаются в виде концентрических окружностей или спирали, условно соединяющей основания листьев. Сами листья представлены в виде фигурных скобок, схематично повторяющих поперечный срез пластинки листа (см. рис. 153).

Закономерности листорасположения с трудом поддаются математическому выражению. Правило листорасположения не может считаться абсолютным. В зависимости от условий (главным образом освещения) наблюдаются отклонения даже на одном растении; при этом в нижней части побега листорасположение супротивное, а в верхней — спиральное, или наоборот. Даже при однотипном спиральном листорасположении на вертикальных и горизонтальных побегах многих древесных растений можно наблюдать различные его варианты.

Общая закономерность всех типов листорасположения — равное угловое расстояние между листьями, сидящими на одном узле или на последовательных узлах основной генетической спирали (см. рис. 153, А, а).

При очередном листорасположении на основной генетической спирали через один или несколько ее поворотов один лист приходится над другим. Прямая линия, соединяющая листья, расположенные точно друг над другом, называется *ортостихой* (греч. orthos — прямой и stichos — линия, ряд). Участок спирали между двумя листьями на одной ортостихе называется *листовым циклом*. Как число листьев в одном цикле, так и число витков в нем характерно для каждого вида растения и имеет свое математическое выражение. Следовательно, листовой цикл выражается

как числом витков спирали между парой смежных листьев, сидящих на одной ортостихе, так и числом листьев, которые располагаются на этой спирали.

Очередное листорасположение можно, таким образом, выразить дробью: в числителе — число оборотов спирали в листовом цикле, в знаменателе — число листьев в листовом цикле. Так, у злаков листорасположение выражается дробью $1/2$: листовая цикл представлен одним оборотом, составленным из двух листьев. Листорасположение у тюльпана, осок — $1/3$, где листовая цикл также представлен одним оборотом, но составленным тремя листьями. Широко распространена форма листорасположения, представленная дробью $2/5$, где листовая цикл имеет два оборота, в которые включены пять листьев (груша, слива, многие сорта яблони). Спиральное листорасположение выражается дробями $3/8$, $5/13$. Чем больше число ортостих (знаменатель дроби), тем меньше листья затеняют друг друга. Для супротивного и мутовчатого листорасположения характерно чередование листьев соседних пар, или мутовок, при этом на стебле также образуются вертикальные ряды листьев (ортостих).

Необходимо отметить, что на всем протяжении спирали при любом типе листорасположения листья сидят под строго определенным углом друг к другу, называемым *углом расхождения*. По этому углу указывает также на угол расхождения. При листорасположении $1/2$ угол расхождения равен 180° , $1/3$ — 120° , $2/5$ — 144° , $3/8$ — 135° .

В очередном листорасположении подмечена еще одна закономерность: если сложить знаменатели и числители двух соседних дробей, например $1/3 + 2/5 = 3/8$, то получим дробь для следующего типа листорасположения.

Таким образом, листорасположение у растений, представленное дробью, составляет следующий математический ряд: $1/2$, $1/3$, $2/5$, $3/8$, $5/13$ и т. д. (рис. 155). Каждой дроби этого ряда соответствуют определенные виды растений с таким листорасположением.

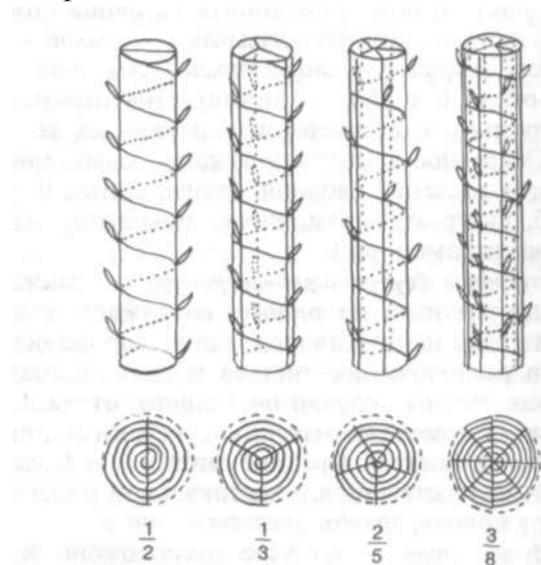


Рис. 155. Спиральное листорасположение в $1/2$, $1/3$, $2/5$, и $3/8$

Описанный способ математической характеристики листорасположения не всегда точно отражает суть, особенно на ранних этапах онтогенеза.

Следует отметить, что обоснования закономерностей листорасположения в настоящее время достоверно не установлены. Экспериментальные исследования показали, что место заложения каждого последующего листового бугорка на апексе определяется расположением, размерами и взаимоотношением уже существующих бугорков.

Новый примордий — это новый центр активизации клеточных делений, который пространственно возникает «в первой свободной щели» между ранее возникшими центрами. Для объяснения этих взаимоотношений предложены две теории, диаметрально противоположно оценивающие влияние прежних примордиев на вновь появляющийся.

Английский ученый К. Уордло в 1953 г. предложил «теорию физиологических полей», согласно которой каждый листовый зачаток образует вокруг себя физиологическое поле, тормозящее (ингибирующее) заложение новых зачатков в непосредственной близости к нему. Природа таких полей еще недостаточно изучена, и неизвестно, действуют ли здесь химические, электрические,

физиологические явления или их совокупность. По мере роста апекса и его примордиев ингибирующие поля раздвигаются, появляется место, не испытывающее тормозящего действия примордия, и там возникает новый центр меристематической активности, создающий собственное поле.

Другая теория, «множественных листовых спиралей», которую предложил французский ученый Л. Плантефоль (1948), объясняет заложение каждого последующего листового зачатка стимулирующим действием на него предыдущего. Эта теория исходит из того, что на апексе прежде всего образуются контактные парастихи, каждый последующий член которых вплотную следует за предыдущим.

ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГА

Ветвление побега формирует *систему побегов* и происходит в результате развития верхушечных и боковых почек, как правило, пазушных, иногда в результате деятельности придаточных почек. Способы ветвления побегов различны, что отражает разнообразие в расположении почек, способах роста и структуре боковых побегов, условиях местообитания растений и т. д.

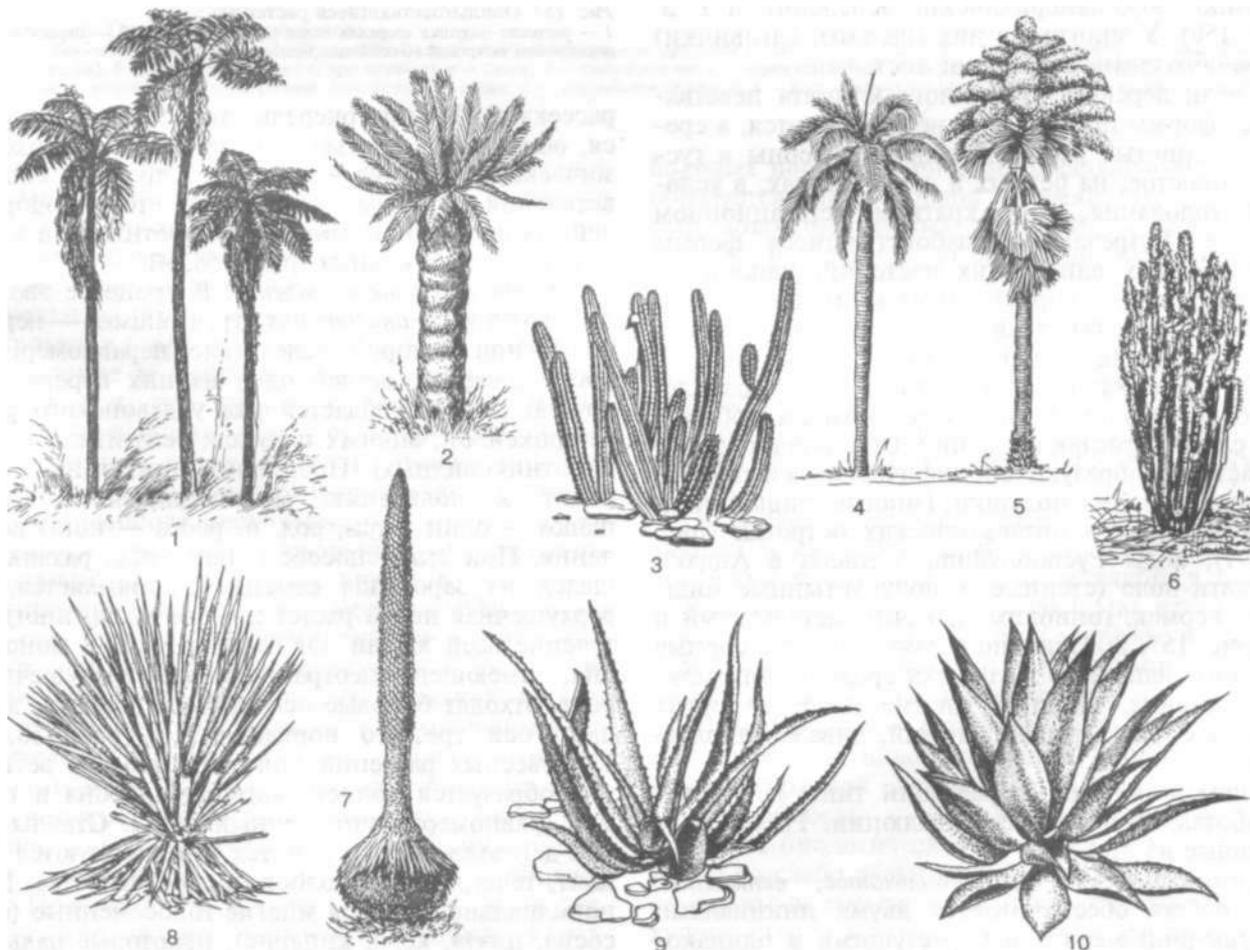


Рис. 156. Неветвящиеся и маловетвящиеся древовидные растения:

1 — древовидный папоротник пиатей грязноватая (*Syathea contaminans*) в горном лесу на о. Ява; 2 — саговник поникающий (*Cycas revoluta*); 3 — кактус пилосоцереус (*Pilosocereus robinii*); 4 — кубинская королевская пальма (*Roystonea regia*); 5 — пальма корифа зонтоносная (*Corypha umbraculifera*); 6 — молочай (*Euphorbia trigona*); 7 — пийя Раймонда (*Puya raimondii*); 8 — юкка (*Yucca*) в пустыне Мохаве (Калифорния); 9 — алоэ (*Aloe striata*); 10 — агава (*Agave underwoodii*)

Благодаря ветвлению увеличивается общая масса надземной части растения. У древесных растений образуется *крона*, составленная из разновозрастных ветвей.

Ось первого порядка (стебель) у древесных растений называется *стволом*. Ствол несет на себе всю тяжесть кроны. Основные разветвления кроны образуют *скелетные оси*, т. е. у древесных растений крону дерева формирует система побегов и скелетных осей разных порядков (ветвей и сучьев). Крона имеет разнообразную форму, которая зависит от угла между стволом и скелетными ветвями (см. дальше). У кустарников ветвление чаще всего начинается от самой земли и ствол не выражен (жасмин, шиповник, сирень, смородина и др.).

Интенсивность ветвления у разных групп растений также различна.

Известны растения с неветвящимся побегом. У них боковые почки закладываются не на всех узлах или остаются недоразвитыми. В связи с этим боковые скелетные ветви не образуются. Не ветвятся или слабо ветвятся многие растения тропиков и субтропиков — древовидные папоротники, саговники, пальмы, драцены, юкки, агавы, алоэ, многие кактусы, тропическое дынное дерево, некоторые древовидные сложноцветные тропических высокогорий — африканские крестовники, южноамериканские эспелесии и т. д. (рис. 156). У многих из них (пальмы, саговники) крона образована крупными листьями.

Среди деревьев умеренного климата неветвящиеся формы практически не встречаются, а среди травянистых растений они характерны в густом травостое, на бедных и сухих почвах, в условиях голодания, при кратком вегетационном периоде. Встречаются слабоветвящиеся формы среди сорных однолетних растений, раноцветущих растений, у корневищных многолетних трав (ландыш, купена), трав с побегами розеточного типа (одуванчик, подорожник).

Сильноветвящиеся растения, как правило, ежегодно развивают множество боковых побегов, зато слабо нарастают в длину. Обильноветвящиеся растения образуют специфические жизненные формы: растения-подушки (многие лишайники, виды *Azorella* на антарктических островах (рис. 157, 1), виды *Ruscophyllum*, *Werneria* в Андах); перекасти-поле (степные и полупустынные виды родов кермек, гониолимон, качим метельчатый и др.; рис. 157, 2). Обильно ветвятся многие сорные растения, например звездчатка средняя, или мокрица, торица, ширица, многие растения сухих песчаных мест (грыжник голый, давала однолетняя).

Типы ветвления. У растений типы ветвления выработались в процессе эволюции. Рассмотрим основные из них.

Дихотомическое, или вильчатое, ветвление. Рост побега обеспечивается двумя инициалами верхушечной меристемы, растущими в одинаковом темпе под углом в разные стороны. В результате верхушка побега вильчато раздваивается, образуя две одинаковые оси второго порядка — *изотомии* (греч. *isos* — равный и *tomos* — резать,



Рис. 157. Обильноветвящиеся растения:
1 — растение-подушка азорелла голая (*Azorella glabra*); 2 — перекасти-поле, гониолимон татарский (*Goniolimon tataricum*)

рассекать). В свою очередь эти оси раздваиваются, образуя оси третьего порядка и т. д. Дихотомическое ветвление — наиболее древний способ ветвления, исходный. Оно встречается у водорослей, мхов, плаунов, многих папоротников и у некоторых голосеменных (рис. 158, А).

Моноподиальное ветвление. В процессе эволюции возникает *анизотомия* (греч. *anisos* — неравный), при которой вследствие неравномерного роста дочерних ветвей одна из них перерастает другую (что наблюдается уже у девонского рода *Астероксилон*, многих плаунов, селлагинелл и папоротниковидных). Постепенно анизотомия приводит к появлению моноподиального (греч. *monos* — один и *pus*, род. п. *podos* — нога) ветвления. При этом способе главная ось, развивающаяся из зародыша семени, выпрямляется, ее верхушечная почка растет из года в год, иногда в течение всей жизни. От главной оси — моноподия, имеющего неограниченный верхушечный рост, отходят боковые оси второго порядка, дающие оси третьего порядка и т. д. (рис. 158, Б). У древесных растений при этом способе ветвления образуется полисимметричная крона и прямой, равномерно утолщенный ствол. Стволы таких деревьев высоко ценятся и используются для мачт, телеграфных столбов, в строительстве. Моноподиально ветвятся многие голосеменные (ель, сосна, пихта, кедр, кипарис), некоторые пальмы. У покрытосеменных чисто моноподиальное ветвление наблюдается редко.

Таким образом, при формировании моноподиальной системы побегов и главный ствол, и

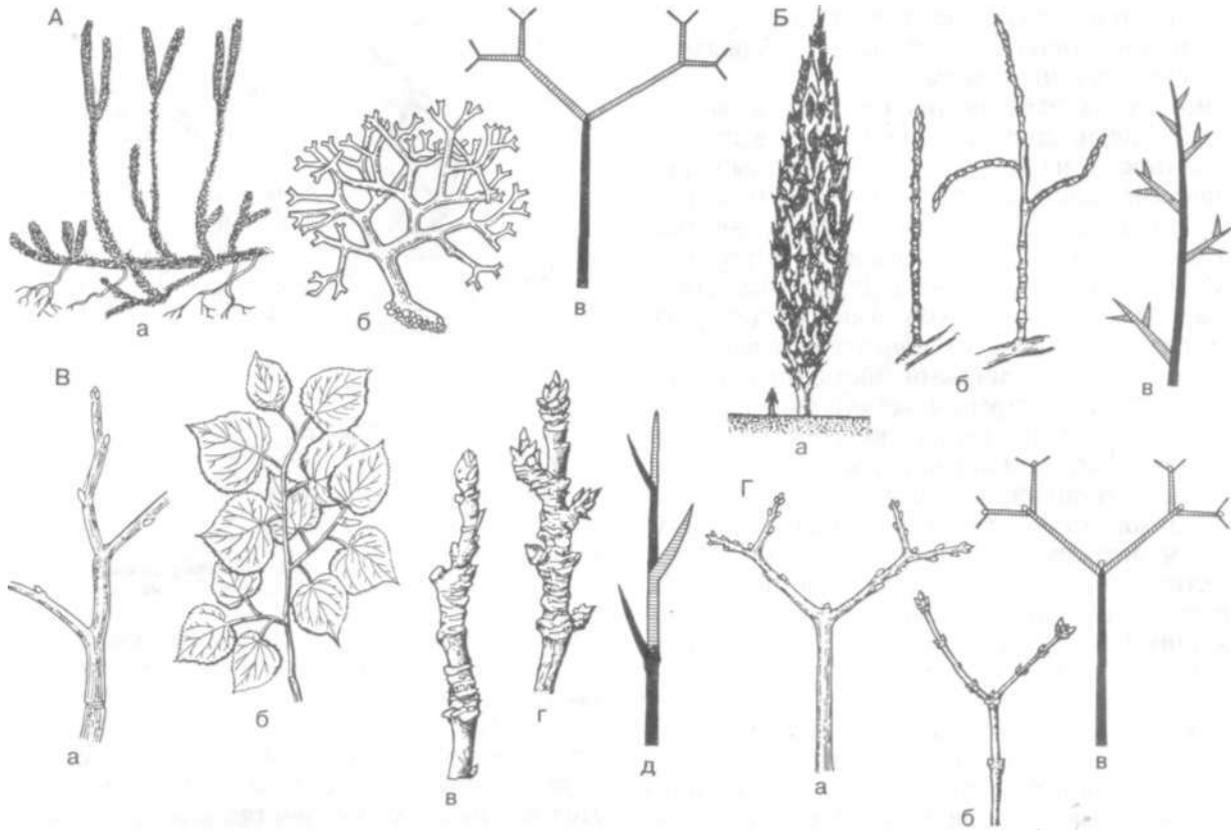


Рис. 158. Типы ветвления побегов:

А — дихотомическое: а — плауна (Lycopodium complanatum), б — водоросли диктоты (Dictyota), в — схема; Б — моноподиальное: а — кипариса (Cupressus), б — бука европейского (Fagus sylvatica), в — схема; В — симподиальное: а — черемухи (Prunus padus), б — липы (Tilia cordata), в — груши (Pirus communis), г — сливы (Prunus domestica), д — схема; Г — ложнодихотомическое: а — клена татарского (Acer tataricum), б — сирени (Syringa vulgaris); в — схема

каждая из осей второго и последующих порядков ветвления нарастают *моноподиально*, т. е. каждая ось — след работы одной меристемы.

Симподиальное ветвление (греч. *sym* — вместе и *podos* — нога, здесь — ось). Возникает из моноподиального, при этом боковая ветвь перерастает и сдвигает в сторону главную ветвь, принимает ее направление и внешний вид. Конус нарастания главной оси, так же как и всех последующих осей, замещающих друг друга, функционирует ограниченное время. Осевой орган растения (ствол, ветвь, корневище) формируется в результате деятельности нескольких или многих верхушечных меристем последовательных порядков, сменяющих друг друга по принципу «перевершинивания» (рис. 158, *Б*). Образующаяся составная ось (собственно симподий) не монолитна, как в моноподиальном ветвлении, а состоит из серии осей последовательных порядков ветвления. Симподиальное ветвление появилось на относительно высокой степени эволюции растительного мира. Оно встречается у подавляющего большинства покрытосеменных, как древесных (груша, липа, черемуха, береза, орешник и др.), так и травянистых (купена, медуница неясная и др.). Полагают, что в филогении высших растений симподиальное ветвление возникло у различных групп независимо.

При симподиальном ветвлении рост растения в длину относительно невысокий. Причина этого — потеря функциональной активности верхушечной почки и усиленный рост в связи с этим

боковых побегов. При симподиальном ветвлении образуется много плодов и семян, что в эволюции покрытосеменных растений сыграло, несомненно, немаловажную роль, способствуя увеличению численности потомства.

У одних видов симподий как тип ветвления является наследственным признаком (липа, береза, орешник), у других — «перевершинивание» может быть следствием частых повреждений верхушечной почки морозом и вредителями (например, у дуба) или ее регулярной обрезки (у тополя).

У большинства покрытосеменных моноподиальный и симподиальный типы ветвления комбинируются. Моноподиально ветвящиеся побеги обеспечивают рост, а симподиально ветвящиеся дают цветки и плоды (яблоня, картофель, баклажан и др.). У плодовых растений симподиальные побеги представлены плодушками.

Симподиальное ветвление характерно также для подземных видоизмененных побегов (корневищ) и корневой системы.

Способность к «перевершиниванию» имеет огромное биологическое значение. У многих растений со слабо развитыми боковыми почками, не способными замещать главную, повреждение верхушки ствола приводит к гибели растения (некоторые пальмы). В связи с этим в экстремальных условиях существования растения имеют преимущественно симподиальное нарастание, связанное с регулярным «перевершиниванием», а во влажнотропических регионах наблюдается в

основном моноподиальное нарастание побегов. «Перевершинивание» в тропиках наблюдается часто и связано с цветением.

Возможность образования симподиев за счет резервных почек широко используется в практике. В частности, на этом основаны приемы обрезки и формирования кроны у плодовых и декоративных деревьев и кустарников. Это же явление лежит в основе образования *отавы* — отрастания травостоя лугов после покоса или пастбы скота.

Ложнодихотомическое ветвление является частным случаем симподиального. У деревьев и кустарников с супротивными листьями и почками часто после отмирания верхушки годичного побега вырастают два супротивных побега замещения (рис. 158, Г). Они образуют развилку над отмершей верхушкой, создавая впечатление как бы дихотомического ветвления. Однако верхушечная меристема здесь не раздваивается, как при истинной дихотомии, верхушка полностью отмирает, а замещающие побеги образуются ниже лежащими боковыми почками. Поэтому такой тип симподиального нарастания называют *ложной дихотомией*.

Кушение. Особая форма ветвления, характерная в основном для злаков, но встречающаяся и у других однодольных, а также у одревесневающих форм двудольных — кустарников и кустарничков. Суть этой особой формы ветвления впервые описал у злаков В. Р. Вильяме (1931). У основания главного побега образуется группа боковых побегов либо в подземной его части, либо на уровне почвы. Междоузлия главного побега до конца жизни остаются укороченными, а узлы, от которых отходят боковые побеги, называются *зоной кушения*.

Первые зоны кушения возникают еще на зародышевом побеге, затем они образуются на каждом появляющемся боковом разветвлении.

В пазухах образующихся в зоне кушения листьев закладываются почки, дающие начало боковым побегам. По направлению роста последние делятся на *внутривлагалищные (интравагинальные)* и *вневлагалищные (экстравагинальные)*. При формировании внутривлагалищного побега пазушная почка растет вертикально вверх внутри влагалища своего кроющего листа (рис. 159, 1). При таком способе побегообразования формируются очень густые дерновины (*плотнокустовые злаки* — белоз, щучка и др.). Почка вневлагалищного побега начинает расти горизонтально и пробивает своей верхушкой влагалище кроющего листа (рис. 159, 2). Такой способ побегообразования особенно характерен для видов с длинными ползучими подземными побегами-корневищами (*корневищные злаки* — пырей ползучий, мятлик луговой, свиной пальчатый и др.). Нередки случаи, когда вневлагалищные побеги быстро изменяют направление роста на вертикальный, вследствие чего образуются менее плотные дерновины (*рыхлокустовые злаки* — мятлик однолетний, ежа сборная, овсяница луговая и др.). У многих злаков известно и *смешанное побегообразование*, когда растение образует побеги обоих типов (рис. 159, 3).

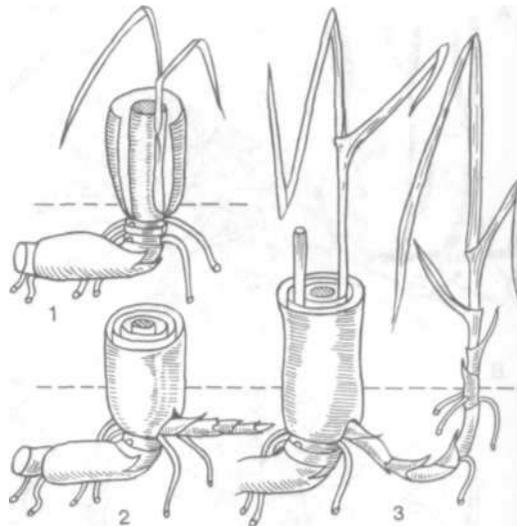


Рис. 159. Схема основных типов побегообразования у злаков: 1 — внутривлагалищное; 2 — вневлагалищное; 3 — смешанное

От других способов ветвления кушение отличается жесткой локализацией зоны кушения, а также способностью боковых побегов быстро укореняться. Метамеры, слагающие зону кушения, имеют наиболее высокую меристематическую активность, т. е. зона кушения характеризуется важными особенностями макроструктуры и анатомо-физиологического порядка. Высокая активность кушения и укоренения злаков, что является лучшим условием быстрого накопления фитомассы, выработалась в ходе эволюции растений.

Многие исследователи (А. Арбер, А. Праг, С. Смелов) считают, что именно эта особенность оказалась решающей в конкурентной борьбе и обеспечила злакам широкое распространение на всех континентах.

Особенности развития боковых побегов при ветвлении. Общий облик системы побегов во многом зависит от интенсивности развития боковых побегов, их размещения на главной оси. В зависимости от расположения наиболее сильных боковых побегов на побеге первого порядка различают три основных варианта.

Акротония (греч. акрон — вершина и tonos — сила, мощь) — наиболее сильно развитые боковые ветви располагаются ближе к вершине главной оси. Характерна в основном для деревьев (клен, дуб, вяз, ель, сосна; рис. 160, А), у которых каждый годичный побег несет наиболее развитые боковые почки в узлах. Из них формируются сильные ростовые удлиненные побеги, тогда как из почек, расположенных в средних и нижних узлах, образуются укороченные вегетативные или цветущие побеги. Часть нижних почек у многих растений остается спящей. Следовательно, наиболее активное побегообразование у деревьев происходит на периферии кроны, что способствует вынесению основной массы фотосинтезирующих листьев в условия наилучшего освещения и формированию обширной по объему кроны.

У травянистых растений акротония наблюдается на цветоносных удлиненных побегах (васи-

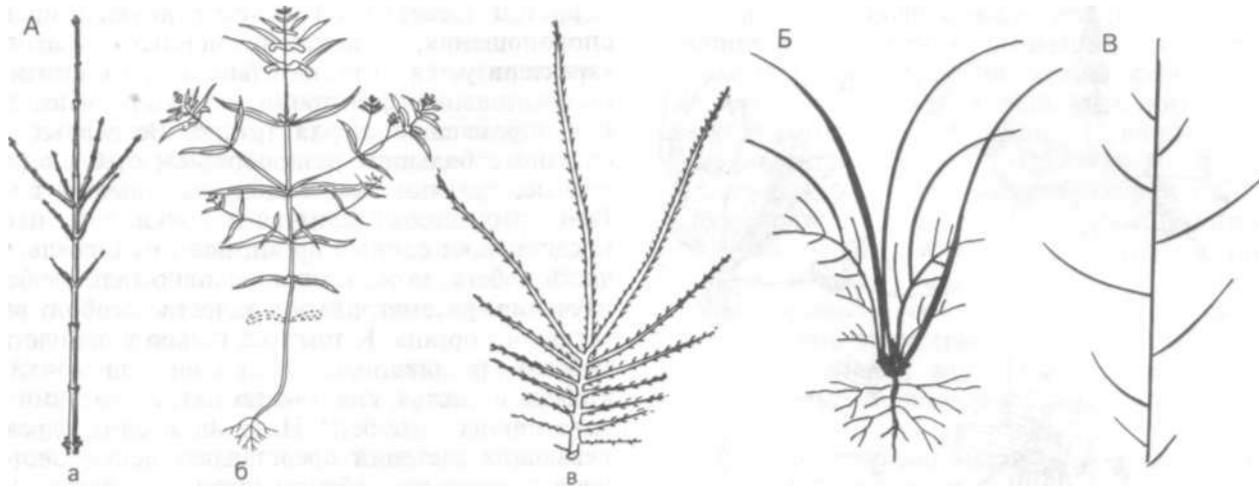


Рис. 160. Развитие боковых побегов при ветвлении (по А. Е. Васильеву и др., 1978): А — акротония: а — на годичном побеге клена (*Acer platanoides*); б — у иван-да-марья (*Melampyrum nemorosum*), в — схема; Б — формирование кустарника (схема базитонии); В — мезотония (схема)

лек синий и луговой, лютик едкий, иван-дамарья, ромашка аптечная).

Базитония (греч. basis — основание) характеризуется образованием наиболее сильных боковых побегов в нижней части осевого побега. Базитонное ветвление свойственно многим кустарникам, многолетним травам (рис. 160, Б). На нем основано явление *кущения* — образование скученной группы боковых побегов близ основания главной оси, рассмотренное выше у культурных и дикорастущих злаков (см. рис. 159). Следовательно, кущение — это частный случай базитонии. В сезонном климате расположение почек близ уровня почвы при базитонном ветвлении и под землей, где они надежно защищены, имеет важный адаптивный характер.

Мезотония (греч. mesos — середина) отличается развитием наиболее сильных боковых ветвей в средней части главного побега (рис. 160, В).

Направление роста побегов при ветвлении определяет общий *габитус* (лат. habitus — внешность) — внешний облик растения, тип кроны деревьев. Главный побег растения в силу первоначального отрицательного геотропизма растет вертикально вверх и является *ортотропным* (греч. orthos — прямой и tropos — направление). Побеги, растущие горизонтально, называются *плагитропными* (греч. plagios — косой, поперечный). Многие побеги в процессе роста принимают различное положение в зависимости от факторов внешней среды. Такие побеги называются *анизотропными* (греч. anisos — неравный, неравноценный). Например, при одностороннем освещении верхушки плагитропных побегов изгибаются к свету, побег приподнимается — так называемые *восходящие* или *приподнимающиеся* побеги горца птичьего, чабреца, будры плющевидной, вероники поручейной и других трав, некоторых кустарников и кустарничков.

Форма кроны различных деревьев зависит от величины угла между стволом и скелетными ветвями. Если боковые ветви растут почти вертикально, образуется *пирамидальная крона* (кипарис, тополь пирамидальный). *Плакучие формы* крон

развиваются у растений с тонкими длинными междоузлиями на верхушках боковых ветвей, рано опускающихся вниз (береза, ива вавилонская). *Приподнятая крона* характерна для деревьев, крупные ветви которых обращены под углом вверх (тополь, дуб, вяз, ольха, многие ивы). У ели, липы боковые ветви растут почти горизонтально, под прямым углом к стволу, а при старении чуть опускаются вниз (см. рис. 165).

У некоторых деревьев плагитропные побеги расстилаются по земле, дерево имеет форму *стланца* (кедровый стланник в Сибири, стелющийся можжевельник — арча в Средней Азии, сосна горная в Европе; рис. 161).



Рис. 161. Стелющаяся форма можжевельника туркестанского (*Juniperus turkestanica*)

Полегающие и стелющиеся плагитропные побеги характерны для многих травянистых растений (огурец, дыня, арбуз, кабачки). Если они укореняются, образуя придаточные корни, их называют *ползучими* (земляника, лапчатка ползучая, портулак, живучка ползучая, лютик ползучий, барвинок и т. д.).

Плагитропные побеги (стланцы и ползучие растения), листья которых располагаются в горизонтальной плоскости, следовательно, в лучших условиях освещения, а сами побеги в лучших условиях в отношении влажности и тепла, распространены в основном в холодных, но достаточно влажных климатических условиях (высокогорья, тундры), а также в условиях затенения нижнего яруса леса.

Рассматривая различные типы побегов, следует отметить, что они часто представляют собой определенные этапы в онтогенезе одного и того же побега. У многих растений укороченные побеги постепенно превращаются в удлиненные

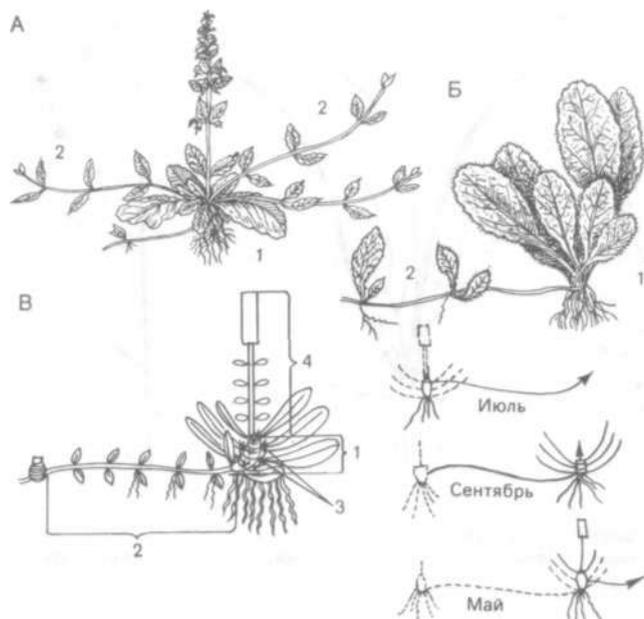


Рис. 162. Побегообразование у живучки ползучей — *Ajuga reptans* (по А. Е. Васильеву и др., 1978):
 А — цветущее растение в мае — июне, видна отмирающая розетка (1) и растущие плети (2); Б — розеточный побег (1) и часть плети (2) в октябре; В — схема одного полного побега: 1 — розеточный побег; 2 — плеть; 3 — почки возобновления; 4 — цветочнос

(тополь, береза), на верхушке вегетативных побегов формируются генеративные (например, у бузины). У обычного травянистого многолетника смешанных лесов средней живучки ползучей каждый новый побег весной начинает расти в виде плагиотропной удлиненной плети, стелющейся по земле и постепенно укореняющейся. Плети несут зеленые фотосинтезирующие листья. Во второй половине лета верхушка плети загибается вверх и дает ортотропную розетку с укороченными междоузлиями и крупными листьями. На утолщенной оси розетки формируется мочковатая система придаточных корней. Розетка зимует, а следующей весной из ее верхушечной почки формируется либо удлиненный цветочнос, либо новый участок розетки (рис. 162). Таким образом, побег одного порядка у живучки растет 3—4 года, слагается из трех морфологически и функционально различных участков, представляющих три этапа онтогенеза: плети, розетки, цветоносы.

Строгая специализация побега характерна больше для древесных растений, у травянистых растений разделение на четко дифференцированные побеги (строго удлиненные или укороченные, вегетативные или генеративные и т. д.) встречается довольно редко. Наиболее типична для трав смена форм роста в ходе развития побега одного порядка ветвления. Это характерно для однолетних, двулетних и многолетних растений (как у живучки).

СТЕБЕЛЬ

Стебель (caulis) — осевая часть побега растений, состоящая из узлов и междоузлий и имеющая неограниченный рост. Растет в длину за счет верхушечной (в конусе нарастания) и вставочных

меристем. Несет на себе листья, почки и органы спороношения, у покрытосеменных — цветки, характеризуется отрицательным геотропизмом, положительным фототропизмом. Дать более точное определение стебля трудно. Во-первых, это связано с большим разнообразием стеблей (древесные, травянистые, видоизмененные и т. д.). Во-вторых, стебель, листья и почки, т. е. побег, представляют единый орган, поэтому стебель, как часть побега, можно лишь условно (для удобства изучения) рассматривать в качестве особого вегетативного органа. К тому же только у однолетних побегов, развившихся из семени или почки — стебель и листья, еще можно назвать частями одного органа — побега. Надземная часть одревесневающих растений представляет целую систему последовательно образующихся побегов, где стебель и листья тесно взаимосвязаны структурно и функционально.

Стебель в жизни растений выполняет несколько главных функций. На нем образуются боковые побеги, листья, занимающие наиболее благоприятное расположение, что способствует увеличению общей ассимилирующей поверхности растения и имеет большое значение для воздушного питания растения (фотосинтеза), дыхания и испарения воды. Эта функция сочетается с опорной (механической), так как стебель держит на себе всю формирующуюся систему побегов.

-Важной функцией стебля является двустороннее перемещение веществ по растению от корней к листьям и от листьев к другим органам. Иногда стебель функционирует как орган запаса питательных веществ (клубни, корневища, стебли кактусов), служит для прикрепления к опоре (с помощью усиков), защиты (колючки), вегетативного размножения (корневища, столоны, клубни). Молодые стебли, содержащие под эпидермисом хлоропласты, активно участвуют в фотосинтезе.

Главный стебель дерева называют *стволом*, у кустарников отдельные крупные стебли именуют *стволиками*.

Стебель возник из совокупности теломов первых наземных листостебельных растений — риниевых. Стеблеподобные образования встречаются у некоторых крупных водорослей (бурых, зеленых).

МОРФОЛОГИЯ СТЕБЛЯ

Стебель растений, обитающих в разнообразных условиях, отличается по сравнению с корнем большим разнообразием морфологического строения. Однако несмотря на огромное разнообразие стеблей, их можно свести к следующим основным типам.

Стебель травянистый. Характерен для большинства однолетних и многолетних травянистых растений. Травянистый стебель в типичном случае бывает надземным, зеленым, неодревесневшим или слабодревесневшим, несет на себе листья и цветки. Безлиственный стебель травянистых растений, несущий на верхушке цветок или соцветие, называется *стрелкой*, которая представля-

ет собой длинное междоузлие, выполняющее роль цветоноса.

Стебель древесный — ствол. Это видоизмененный в результате вторичного утолщения одревесневший стебель, как правило, ветвистый, а в нижней части чаще всего переходящий в стержневой корень. Однако в первые годы жизни древесные растения также имеют типичный травянистый стебель, который с возрастом превращается в деревянистый ствол. Годичные побеги, образующиеся на ветвях деревьев, аналогичны стеблю травянистых растений.

Соломина (culmus). Однолетний или многолетний стебель, ветвистый, как правило, лишь в самом основании и большей частью (у взрослых растений) с полыми междоузлиями. Соломина свойственна злакам. Многие злаки, особенно подсемейства бамбуковых, обладают исключительно прочными одревесневшими соломинами, иногда достигающими в высоту 40 м и более.

Форма стеблей. Основные формы стеблей показаны на рис. 163. Остановимся на наиболее часто встречающихся формах.

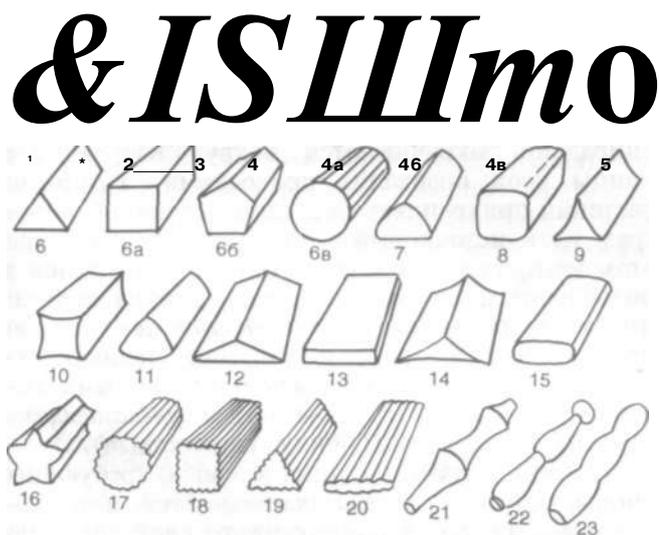


Рис. 163. Основные формы стебля (по Ал. А Федорову и др., 1962):

1 — цилиндрический; 2 — конический; 3 — веретеновидный (вальковатый); 4 — сплюснутый (эллиптический); 4а — сплюснутый (линзовидный); 4б — сплюснутый (с выемкой посередине); 4в — сплюснутый (обуюбообразный); 5 — шаровидный (сферический); 6 — угловатый (трехгранный); 6а — угловатый (четырёхгранный); 6б — угловатый (пятигранный); 6в — угловатый (многогранный); 7 — тупотреугольный; 8 — тупочетырёхгранный; 9 — вогнутотреугольный; 10 — вогнуточетырёхгранный; 11 — выпуклотреугольный; 12 — сплюснутотреугольный; 13 — сплюснуточетырёхгранный; 14 — сплюснутовогнутотреугольный; 15 — сплюснутовыпуклотрёхгранный; 16 — ребристый; 17—20 — бороздчатый; 21 — узловатый; 22 — членистый; 23 — четковидный

Цилиндрический стебель — на протяжении всей его длины поперечное сечение одинаково по диаметру и имеет форму круга (пальмы, древесные папоротники, многие тропические деревья, стебли многих травянистых растений, например любисток лекарственный).

Конический — на протяжении всей длины диаметр поперечного сечения постепенно и равномерно убывает от основания к вершине (фукьера колонновидная, многие хвойные).

Вальковатый, или округлый, — стебель в поперечнике округлый, но сечение его неодинаково

по всей длине. Если стебель заметно сужается к вершине и к основанию, он называется *веретеновидным* (хоризия курчаовцветковая). Веретеновидные, но полые внутри стебли (стрелки) свойственны некоторым лукам (виды р. Allium). К группе вальковатых стеблей относят также стебель, утолщенный в верхней части (клеяния цилиндрическая), в средней части (ятрофа подагрическая) и у основания (дынное дерево), а также утолщенный близ узлов.

Сплюснутый — сечение стебля имеет различные по форме диаметры. В поперечном сечении сплюснутые стебли могут быть эллиптические, линзовидные, с продольной выемкой посередине и т. д.

Крайней степенью уплощения обладают стебли видов рода рипсалис.

Шаровидный, или сферический, — три взаимно перпендикулярных диаметра более или менее равны. При этом стебли не всегда имеют форму идеального шара; чаще всего они округлояйцевидные, сплюснуто-шаровидные и т. п. (молочай дышеобразный).

Угловатый — в поперечном сечении стебель имеет форму, близкую к 3—8-угольнику или многоугольнику. Если углы закруглены, стебель называется *тупо-3, 4, 5-угольным*; при значительной степени закругления такой стебель называется *округло-3, 4, 5-угольным*. Угловатые стебли бывают также с вогнутыми сторонами, сплюснутые, с бороздками.

Ребристый стебель имеет сильно развитые выступы — ребра, которые находятся относительно друг друга под острым или тупым углом. В соответствии с числом ребер стебель может быть 3, 4, 5, 6, 7, 8-ребристым и многоребристым (многие кактусы, молочай, зонтичные).

Бороздчатый стебель снабжен многочисленными продольными бороздками (многие растения из сем. зонтичных). Стебель может быть *тонкобороздчатым* (гирчовник северный), *глубокобороздчатым* (малабайла бороздчатая), *полосатым* — бороздки едва заметны (укроп пахучий).

Узловатый стебель имеет междоузлия более тонкие, чем узлы; при этом узлы хорошо развиты и выдаются над междоузлиями (бетель, химонобальбуза четырехгранная).

Членистый стебель состоит из отдельных участков стебля — члеников, разделенных перетяжками. Каждый членик представляет собой междоузлие (рипсалис пучковатый, кермек членистый, зигокактус усеченный).

Четковидный стебель имеет отдельные участки, которые сильно утолщены и разделены глубокими перетяжками (молочай шаровидный).

Следует отметить, что стебель может иметь в поперечном срезе различные причудливые формы, и тогда он называется *неправильным* (многие лианы, а также цереус перувианский, баугиния).

Положение стебля в пространстве. От положения стебля в пространстве зависит нормальное освещение листьев и эффект фотосинтеза. Поэтому в процессе адаптации к среде обитания стебли приспособились занимать оптимальное положение. Оно зависит от характера роста стеб-

ля. Рассмотрим важнейшие типы стебля по этому признаку (рис. 164).

Прямой, или прямостоячий, стебель занимает вертикальное положение, перпендикулярный к поверхности субстрата (стволы многих древесных пород, многочисленные травянистые многолетние и однолетние растения).

Наклоненный стебель располагается по отношению к субстрату под острым или тупым углом.

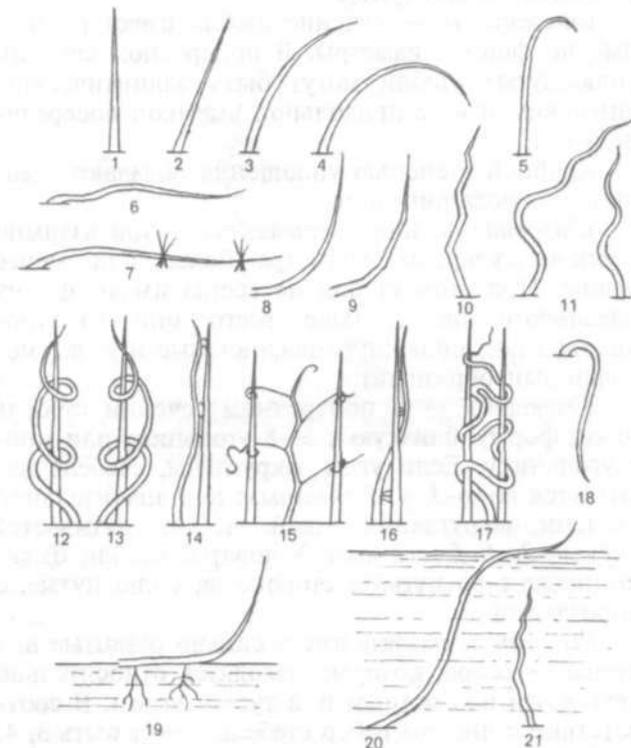


Рис. 164. Типы стебля по положению в пространстве: 1 — прямой или прямостоячий; 2 — наклоненный; 3 — изогнутый; 4 — дуго-видный; 5 — поникающий; 6 — лежачий; 7 — ползучий; 8 — восходящий; 9 — коленчато-восходящий; 10 — изломанный; 11 — извилистый; 12 — вьющийся по направлению часовой стрелки; 13 — вьющийся против направления часовой стрелки; 14 — цепляющийся; 15 — лазающий; 16 — вползающий; 17 — вплетающийся; 18 — свисающий; 19 — плавающий; 20 — всплывающий; 21 — погруженный в толщу воды

Изогнутый имеет более или менее плавный изгиб, но своей верхушкой не касается поверхности субстрата (многие кустарники).

Дуговидный — плавно изогнутый, касающийся или почти касающийся своей верхушкой субстрата (смородина растопыренная).

Поникающий стебель имеет резкий изгиб у верхушки, которая направлена вниз к субстрату (мак самосейка).

Лежачий, стелющийся, или распростертый, — расположен параллельно поверхности почвы, т. е. прилегает к ней по всей своей длине (грыжник голый, огурец, арбуз, дыня, кабачки).

Ползучий — сходный с лежачим, но укореняющийся в узлах. Если ползучие стебли укореняются в *каждом узле* с образованием розеточных побегов, они называются *плетьми* (живучка ползучая, ястребинка волосистая, клевер ползучий), если только в конечном — *усами* (земляника, лапчатка ползучая, костяника, ежевика). Если ползучие стебли заканчиваются клубнем или луковицей, их называют *столонами* (лат. stolo, род.

п. stolonis — корневой побег). Как правило, они располагаются под землей (картофель), но могут быть надземными (седмичник европейский).

Восходящий, или приподнимающийся, — с основанием, лежащим на поверхности субстрата, но с более или менее значительной частью стебля, приподнимающейся кверху (фиалка трехцветная, клевер луговой, яснотки, вербейник).

Коленчато-восходящий, или коленчатый — как и предыдущий, но с перегибами на узлах. При- сущ многим злакам (лисохвост коленчатый), луговым травянистым растениям (гвоздика поле- вая). Стебель с многочисленными и резкими пе- регибами в узлах иногда называют *изломанным*.

Извилистый — волнисто изогнутый на всем протяжении или на отдельном участке стебель (ива).

Вьющийся — обвивается в виде спирали вокруг опоры, при этом в зависимости от того, поднимает- ся спираль по ходу или против хода часовой стрелки, стебель называют *вправо вращающимся* (ваниль душистая, лимонник китайский) или *вле- во вращающимся* (горец вьюнковый).

Цепляющийся — прикрепляется к опоре с по- мощью прицепков или крючков (подмаренник цепкий, шиповник, малина, хмель вьющийся).

Лазающий (усиконосный) — прикрепляется к опоре с помощью усов (арбуз колоцинт, циссус кактусовидный). Концы усов, достигая опоры, спирально закручиваются вокруг нее; иногда концы усов снабжены присосками, которыми растения прикрепляются к опоре (девичий вино- град пятилисточковый). Стебель растений при этом не прилегает близко к опоре, а находится в подвешенном состоянии. Среди лазающих стеблей иногда встречаются *стебли вползающие*, плотно прилегающие к опоре и ползущие непосред- ственно по ней, прикрепляясь придаточными ко- решками. Их часто называют *корнелазающими* (плющ обыкновенный, фикус карликовый).

Помимо указанных типов стеблей, требующих опоры, есть еще *стебли вплетающиеся, или опи- рающиеся*. Растения поддерживают свой довольно слабый стебель, вплетаясь в рядом стоящие рас- тения, располагаясь на них, как на опоре (тро- пические фуксии).

Свисающий стебель занимает более или менее отвесное положение, но верхушкой книзу. Таким типом стеблей обладают многие скальные расте- ния. Декоративные растения с длинными сви- сающими побегами называют *ампельными* (ден- драбиум золотистоцветковый, хлорофитум кап- ский, традесканция).

Плавающий стебель располагается на поверх- ности воды, но не укрепляется на дне водоема (ряски, водокрас).

Плавучий — более или менее погруженный в толщу воды или укореняющийся на дне водоема. Среди плавучих стеблей можно отметить *всплы- вающий*, если часть растения выступает над водой (горец земноводный всплывающий, кубышка, кувшинка, рдесты), и *погруженный*, если растение целиком погружено в толщу воды (элодея, кабом- ба водяная).

По внешнему виду, консистенции, механиче-

ской прочности и особенностям внутреннего строения стебель может быть очень разнообразным (приведем краткий перечень основных типов стебля, детально не характеризую их). По вышеуказанным признакам, стебель может быть толстый, тонкий, низкий (короткий), высокий (длинный), облиственный, безлистный (казуарина извилистая), с прилистниками (чина безлисточковая), чешуйчатый (петров крест чешуйчатый, подбельник обыкновенный), цветonoсный, травянистый, деревянистый, плотный, рыхлый, мясистый, сочный, волокнистый, полый, гибкий (многие виды плауна), прутovidный (дербенник прутovidный), ломкий (ива ломкая, виды хвощей), жесткий (шток-роза розовая), упругий (конопля посевная) и т. д.

По характеру поверхности различают типы стебля: гладкий (горечавка желтая), шероховатый (борщевик сибирский), блестящий, матовый, голый (лишенный опушения), опушенный (бояк обыкновенный, пеперомия), крылатый, колючий (боярышник), шиповатый (шиповник), клейкий, с воздушными корнями (монстера), с листовыми следами (альзофила, корневище кубышки), с листовыми черешками (бутия головчатая) и т. д.

Стволы деревьев хорошо различаются по коре: гладкие (черемуха Маака), шероховатые (птерокарпус индийский), мозаичные (сосна белоствольная), ямчатые (агатис белый), трещиноватые (дуб обыкновенный, липа сердцевидная), чешуйчатые (береза даурская, эвкалипт прутovidный), бородавчатые. Важным признаком ствола являются чечевички, их форма, размеры, окраска; форма, размеры, густота и положение кроны (рис. 165), типы ветвления.

Стволики кустарников также различают по типу поверхности, чечевичкам, окраске. Как и деревья, кустарники имеют определенную форму.

Все морфологические признаки стебля являются важными диагностическими признаками, используются для определения различных видов растений.

Размеры и продолжительность жизни стебля.

Стебли различных растений сильно варьируют по высоте (длине) и диаметру. У большинства травянистых однолетних растений они достигают высоты нескольких десятков сантиметров при диаметре, редко превышающем один сантиметр. В то же время даже среди однолетних встречаются растения, достигающие высоты нескольких метров (подсолнечник однолетний, кукуруза) при диаметре 2—5 см и более.

Стебли травянистых многолетних растений еще более варьируют по высоте и диаметру. Среди высокотравных видов следует отметить многие зонтичные. Так, борщевик Сосновского достигает в высоту 2—3 м. Общеизвестны высокие злаки — тростник обыкновенный, арундо тростниковый, кортадерия, или трава «пампасов».

Длинные стебли имеют травянистые многолетние лианы. Так, у хмеля вьющегося стебель достигает 12—15 м, стебель некоторых видов рода диоскорея иногда превышает 30—40 м. У большинства травянистых многолетников стебель небольшого диаметра, от 1—10 мм до 1 см. Однако известны многолетники, диаметр которых достигает 10—15 м (например, у ферулы конусостебельной).

По размеру ствола различают деревья первой (выше 25 м), второй (15—25 м) и третьей (7—

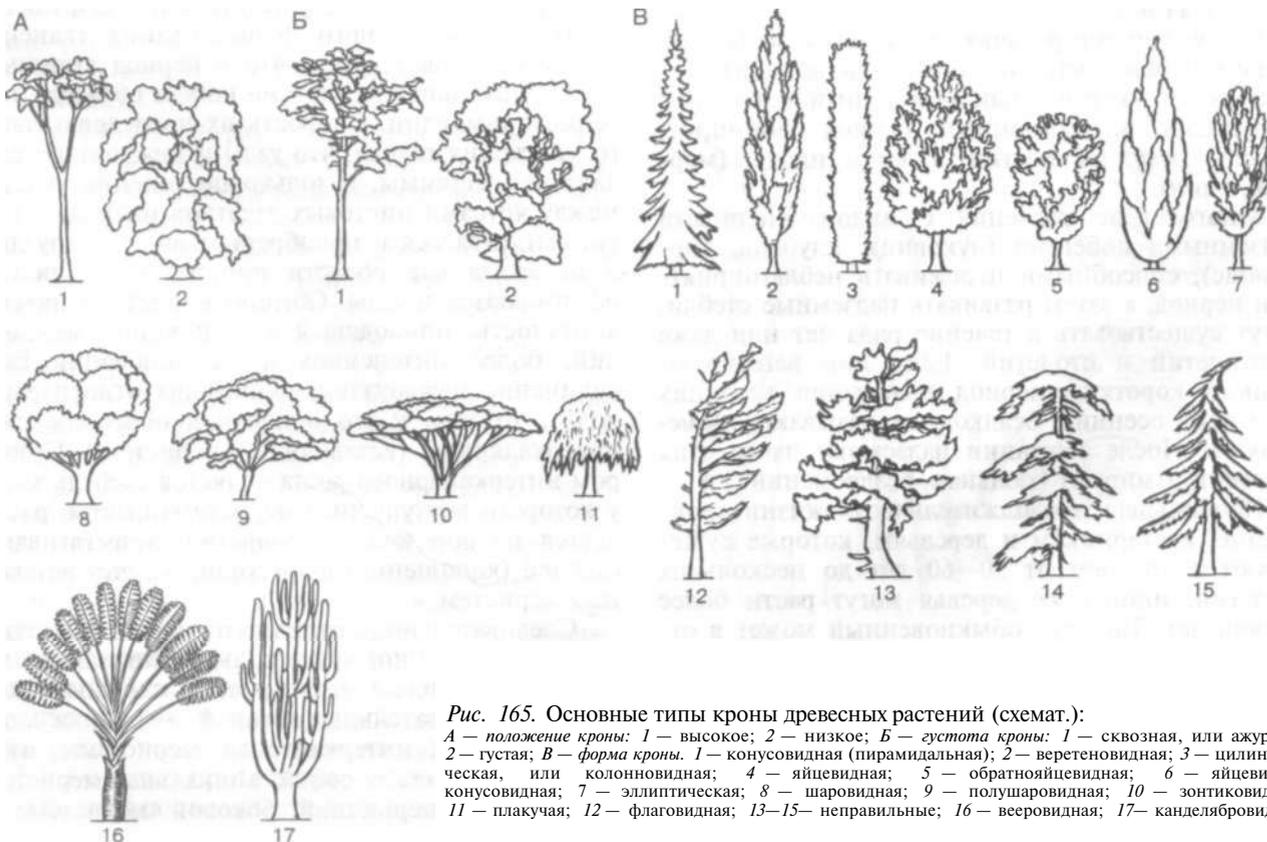


Рис. 165. Основные типы кроны древесных растений (схемат.):

A — положение кроны: 1 — высокое; 2 — низкое; B — густота кроны: 1 — сквозная, или ажурная; 2 — густая; B — форма кроны: 1 — конусовидная (пирамидальная); 2 — веретеновидная; 3 — цилиндрическая, или колонновидная; 4 — яйцевидная; 5 — обратной яйцевидная; 6 — яйцевидно-конусовидная; 7 — эллиптическая; 8 — шаровидная; 9 — полушаровидная; 10 — зонтиковидная; 11 — плакучая; 12 — флаговидная; 13—15 — неправильные; 16 — веерообразная; 17 — канделябровидная

15 м) величины. Большинство древесных пород умеренной зоны редко превышает высоту 25 м, например пихта кавказская, отдельные экземпляры ели обыкновенной — до 50 м, бук лесной — до 46 м, дуб обыкновенный — до 40 м.

Наиболее высокими деревьями являются секвойя вечнозеленая — до 111 м, эвкалипт царственный — до 107, компасия высокая — до 84, агатис австралийский — до 75 м.

Диаметр ствола деревьев также различен. Так, для калифорнийского растения — секвойядендрона гигантского — диаметр ствола равен 10—15 м, у баобаба ствол достигает в толщину 10—12, ствол платана восточного — 3—6, дуба обыкновенного — до 4, тополя серебристого, пихты кавказской — до 2, тисса ягодного — около 1,5 м. Низкий (до 50 см), но толстый (более 1 м в диаметре) ствол, похожий на пень, имеет вельвичия удивительная.

Особенной длиной стволов отличаются лианы. У некоторых лиан, относящихся к роду каламус, или ротанг (известны в литературе под названием ротанговых пальм), ствол достигает 200 м и даже 300 м в длину, при толщине всего 2—4 см.

У ряда растений стебель существует в течение одного вегетационного периода, после чего отмирает. Это *однолетние растения*, весь жизненный цикл которых (от прорастания семян до образования новых семян) проходит за несколько дней, недель или месяцев.

Однолетние растения, весь жизненный цикл которых протекает в крайне сжатые сроки, называются *эфемерами*. Они характерны в основном для пустынь, полупустынь и степей.

Гораздо более распространены *двулетние растения* и особенно *многолетние*, стебли которых способны жить от двух до нескольких сотен или даже тысяч лет.

У двулетников развивающееся из семени растение в первый вегетационный период чаще всего образует укороченный розеточный побег, а в следующий вегетационный период формирует стебель, несущий цветки, а затем плоды (морковь, тмин).

Многолетние растения с видоизмененными подземными побегами (луковица, клубень, корневище), способными переживать неблагоприятный период, а затем развивать надземные стебли, могут существовать в течение ряда лет или даже десятилетий и столетий. Если они вегетируют лишь в короткий период выпадения весенних (или реже осенних) осадков, их называют *эфемеридами*. После вегетации надземные части этих растений отмирают (тюльпан, безвременник).

Наибольшая продолжительность жизни свойственна кустарникам и деревьям, которые существуют в среднем от 50—60 лет до нескольких столетий, иногда же деревья могут расти более тысячи лет. Так, дуб обыкновенный может в отдельных случаях жить до 2000 лет, а секвойядендрон гигантский и драконово дерево — до 4000—6000 лет.

Для обычных древесных пород умеренной зоны можно назвать следующие данные длительности их жизни: ель обыкновенная (*Picea abies*) —

250—300 лет; пихта сибирская (*Abies sibirica*) — 250; роза собачья (*Rosa canina*) — 400; сосна сибирская (*Pinus sibirica*) — 500—1200; груша обыкновенная (*Pyrus communis*) — 300; сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) — 350; лиственница сибирская (*Larix sibirica*) — 200; береза повислая (*Betula pendula*) — 120; осина (*Populus tremula*) — 80—90; виноград европейский (*Vitis vinifera*) — 80—100; ольха серая (*Alnus incana*) — 60; смородина черная (*Ribes nigrum*) — 10—15 лет.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПОСТОЯННЫХ ТКАНЕЙ В СТЕБЛЕ

Вся анатомическая структура стебля формируется за счет деятельности меристем и соответствует его функциям. В стебле хорошо развиты проводящие ткани, связывающие все органы между собой и осуществляющие «восходящий» и «нисходящий» ток. Благодаря системе механических тканей стебель удерживает огромную массу боковых ветвей и листьев, вынося их в условия оптимального освещения.

Как и весь побег в целом, стебель является «открытой» системой роста: он нарастает, как правило, в течение всей жизни растения, закладывая все новые и новые органы.

Постоянный рост стебля в длину и толщину и органогенез — результат работы меристематических тканей. В этом сходство стебля с корнем. Однако если у корня образование тканей из апикальной меристемы идет строго в акропетальной последовательности, то у стебля этого не наблюдается. Периоды роста верхушки стебля сходны с периодами роста кончика корня, однако в стебле трудно выделить зоны клеточного деления, растяжения, дифференциации. Нарушение строго акропетального формирования тканей в стебле объясняется тем, что в период активного роста апикальная меристема побега образует листовые примордии. Скорость их последовательного заложения такова, что узлы и междоузлия сначала неразличимы, и только постепенно участки между ярусами листовых зачатков начинают расти, вытягиваться и приобретают вид междоузлий, в то время как области прикрепления листьев оформляются в узлы. Обычно меристематическая активность, приводящая к удлинению междоузлий, более интенсивна в их основании. Если удлинение междоузлия происходит относительно долго, то зона у его основания обособляется в интеркалярную (вставочную) меристему. Примером интеркалярного роста является стебель злака, у которого верхушечная меристема быстро расходуется на образование соцветия, а выпягивание стеблей (колошение) происходит за счет вставочных меристем.

Следовательно, в отличие от корня, в кончике которого функционирует только апикальная меристема, у стебля наблюдается сложный комплекс образовательных тканей — апикальные, латеральные и интеркалярные меристемы, взаимосвязанные между собой: апикальная меристема дает начало первичной боковой меристеме —

прокамбию — и интеркалярным меристемам (см. рис. 68).

Ранее говорилось о последовательной дифференциации тканей в апикальной меристеме. Зона роста стебля относительно длиннее зоны роста корня (от нескольких миллиметров до 1 см, иногда чуть больше). Меристематическая активность клеток периферической зоны и сердцевины постепенно затухает, между ними остается меристематическое кольцо. Центральные клетки кольца удлиняются, приобретают прозенхимную форму и делятся только параллельно поверхности стебля. Эти вертикальные тяжи клеток — *прокамбий* — непосредственное продолжение верхушечной меристемы и, следовательно, тоже первичная ткань. Клетки меристематического кольца, примыкающие к прокамбию снаружи и изнутри, являются *перициклом*. Иногда его клетки остаются паренхимными и долго сохраняют способность к делению. Чаще же они удлиняются, одревесневают и выполняют механические функции.

Первые производные прокамбия, образующиеся из клеток, откладываемых снару́жи органа, — элементы *первичной флоэмы*. Самый первый элемент флоэмы — протофлоэма. Клетки ее тонкостенные, с узкими просветами, недолговечны и вскоре заменяются элементами *метаксилемы*. Последняя развивается в центростремительном направлении: самые первые элементы занимают наружное положение, поздние — внутреннее, прилегая к прокамбию (или позднее к камбию). *Ксилема* развивается из внутренних клеток прокамбия. Первые ее элементы — *протоксилема* — узкие, сравнительно тонкостенные сосуды или трахеиды со спиральными или кольчатыми утолщениями. *Метаксилема* образуется несколько позже и состоит из сосудов лестничных и пористых. Развивается ксилема в радиальном направлении: самые ранние ее элементы — ближе к центру, поздние — снару́жи, подстилают прокамбий (затем камбий)./

Участки стебля, расположенные внутри и снару́жи от проводящих пучков, остаются паренхимными, составляя соответственно *сердцевину* и *первичную кору* стебля.

Заложение прокамбия и формирование им первичных проводящих тканей стимулируется заложением листовых бугорков, что особенно хорошо видно, когда прокамбий закладывается в виде изолированных друг от друга участков. Следовательно, боковые органы оказывают формирующее действие на структуру стебля.

В образовании *примордиев* — зачатков листьев — принимают участие клетки туники и корпуса. Первоначально листовые валики состоят только из меристематических тканей, впоследствии периферические части зародышевого листа теряют способность к делению. Оставшаяся в центре меристематическая ткань называется *десмогеном*. Из его центральной части дифференцируется прокамбий. Тяж прокамбия в листе и стебле *общий*, так же как и проводящий пучок, который формируется почти одновременно в листе и стебле. Часть общего проводящего пучка, «идущая» от листа по стеблю, называется *листовым следом*.

В результате деятельности первичных меристем формируется *первичная структура стебля*. У однодольных растений, характеризующихся отсутствием камбия, она сохраняется до конца жизни, даже у древесных форм. Длительное время первичная структура сохраняется также у растений, отличающихся слабой работой камбия. Если камбий работает активно, откладывая вторичные проводящие ткани, то первичное строение быстро сменяется *вторичным*, как у голосеменных и двудольных. Границу между ними не всегда легко провести, поскольку клетки камбия начинают функционировать еще до окончания развития первичной структуры. Для вторичной структуры характерно развитие *вторичной ксилемы* и *флоэмы*, *вторичной коры*, сменяющей погибающую первичную кору и представленной совокупностью всех вторичных тканей снару́жи от камбия. На поверхности стебля эпидермис заменяется перидермой. Совокупность всех проводящих тканей (пучковой или круговой структуры) в стебле представляет *центральный цилиндр*, или *стелу*.

Анатомическое строение стебля усложняется от верхушки к основанию (от узла к узлу), так как все элементы побега (листья, почки), являясь производными верхушечной меристемы, «привносят*» свою структуру в структуру осевой части. Последовательное развитие постоянных тканей в стебле (побеге) показано на рис. 166.

Следует отметить, что от описанной типичной динамики развития постоянных тканей структура

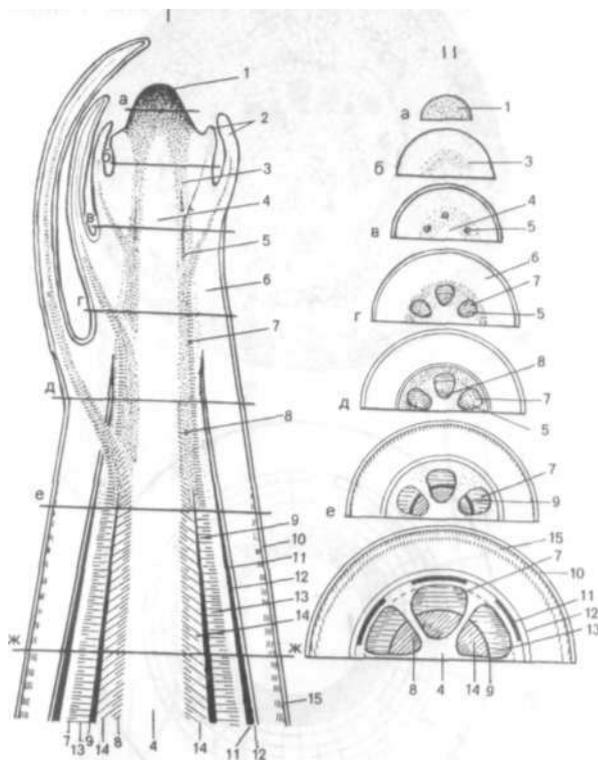


Рис. 166. Схема последовательного развития анатомической структуры стебля, а — ж (по Е. Страсбургеру, 1935, в модификации Л. И. Лотовой, 1979):

/ — продольный радиальный разрез молодого побега; II — поперечный срез побега на разной высоте; 1 — апикальная меристема; 2 — листовые зачатки; 3 — меристематическое кольцо; 4 — сердцевина; 5 — прокамбий; 6 — первичная кора; 7 — первичная флоэма; 8 — первичная ксилема; 9 — камбий; 10 — эпидермис; 11 — перицикл; 12 — эндодерма; 13 — вторичная флоэма; 14 — вторичная ксилема; 15 — колленхима

стебля часто сильно отклоняется и вообще настолько разнообразна, насколько разнообразны условия обитания и морфоструктура побегов, адаптированных к этим условиям. Строение стебля к тому же видоспецифично.

ПЕРВИЧНОЕ АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ

Типы первичной структуры. Стебель на стадии первичного роста чрезвычайно разнообразен у представителей разных систематических групп. Это обусловлено внешними факторами, но главным образом расположением проводящих и основных тканей. Научная классификация микроструктур стеблей принадлежит французскому ботанику Г. Боннье (1853—1922). Он впервые установил, что первичная структура обусловлена особенностями заложения прокамбия и выделил восемь типов структур. Приведем описание наиболее распространенных, преимущественно у растений умеренной зоны.

1. У некоторых хвойных и двудольных узкие вытянутые прокамбиальные клетки закладываются сплошным кольцом и формируют сплошные кольца флоэмы и ксилемы, образуя более или менее сплошной *полый центральный цилиндр*, погруженный в основную ткань. Снаружи от него

формируется *первичная кора*, а внутрь — *сердцевина*. Между флоэмой и ксилемой сохраняется непрерывная полоса прокамбиальных клеток, дифференцирующихся в сплошной камбиальный слой. Так формируется стебель *непучкового (сплошного) строения* (рис. 167). Он встречается у древесных растений, тысячелистника, льна и др.

2. У других хвойных и двудольных прокамбиальные тяжи закладываются не сплошным кольцом, а прерывисто — отдельными участками, формируя самостоятельный проводящий пучок, в котором между ксилемой и флоэмой пучка сохраняется полоска прокамбиальных клеток, впоследствии трансформирующихся в *пучковый камбий*. Центральный цилиндр, таким образом, состоит из отдельных пучков, разделенных основной тканью. Так формируется стебель *пучкового строения* (рис. 168), который характерен для большинства травянистых двудольных, например лютика, кирказона, люцерны, а из древесных — винограда, саксаула.

Ткань между прокамбиальными тяжами (а позже — зрелыми проводящими пучками), не прерываясь, переходит в первичную кору и сердцевину и называется *межпучковой паренхимой*. Ее участки, расположенные непосредственно между

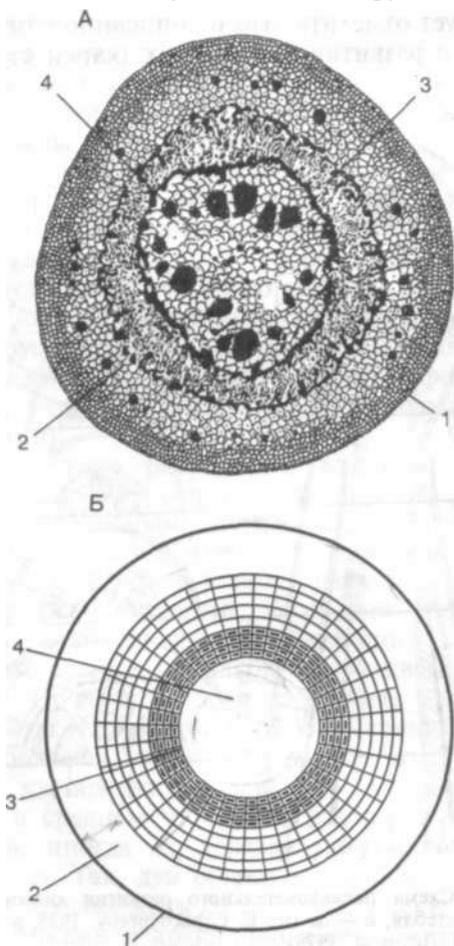


Рис. 167. Поперечный срез стебля липы (*Tilia americana*) на стадии первичного роста: А — общий вид стебля при малом увеличении; Б — схема; 1 — эпидермис; 2 — первичная кора; 3 — центральный цилиндр; 4 — сердцевина

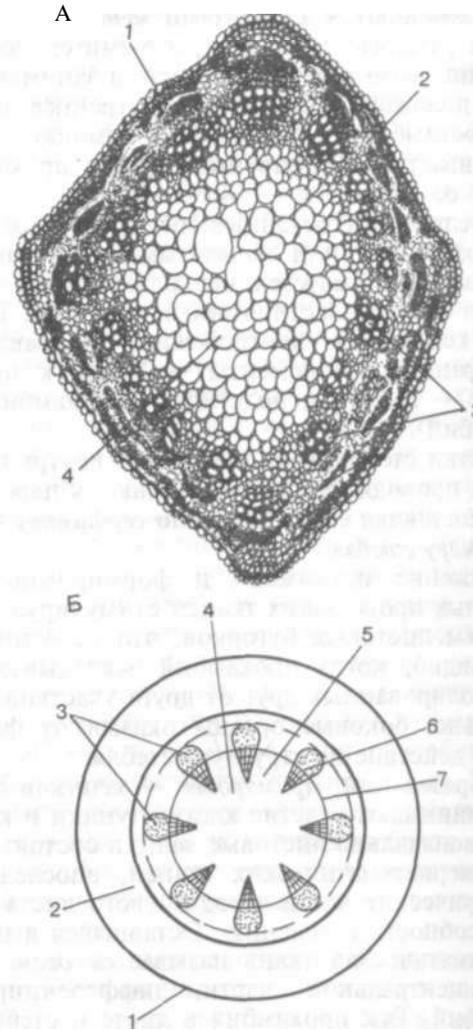


Рис. 168. Поперечный срез стебля люцерны (*Medicago sativa*), двудольного растения с пучковым строением: А — общий вид стебля при малом увеличении; Б — схема; 1 — эпидермис; 2 — первичная кора; 3 — проводящие пучки; 4 — сердцевина; 5 — сердцевинный луч; 6 — пучковый камбий; 7 — межпучковый камбий

пучками, называют *сердцевинными лучами*. Такие узкие участки связывают кору с сердцевинной и при первом типе строения, но там они выражены слабо. Из полоски паренхимных клеток сердцевинных лучей возникает *межпучковый камбий*.

3. Некоторые авторы выделяют так называемый *переходный тип*. Первичная структура здесь также пучковая; ее нарушение происходит в связи с началом работы камбия. Межпучковый камбий формирует новые пучки между прежними. Постепенно в более старой части стебля межпучковый камбий соединяется с пучковым, в результате формируется сплошной центральный цилиндр. Лишь элементы первичной флоэмы и ксилемы свидетельствуют о пучковом строении стебля на ранних этапах (подсолнечник, топинамбур, бодяк и др.).

4. В стеблях многих папоротников, большинства однодольных и некоторых травянистых двудольных расположение проводящих пучков более сложное. Они не располагаются одним кольцом между первичной корой и сердцевинной, а обычно образуют несколько колец или систему тяжей, рассеянных среди основной ткани, которая в этом случае часто не подразделяется на первичную кору и сердцевину (рис. 169).

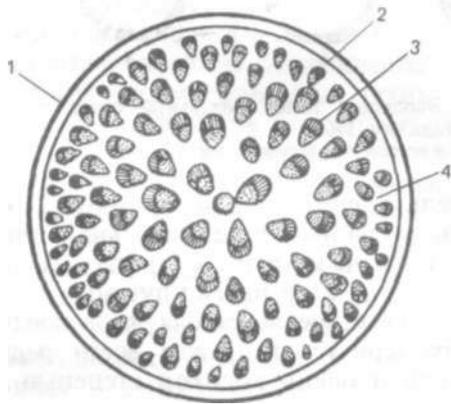


Рис. 169. Стебель кукурузы (*Zea mays*), однодольное растение с рассеянно-сосудистой структурой (схема): 1 — эпидермис; 2 — склеренхима; 3 — основная паренхима; 4 — закрытые проводящие пучки

Типичная первичная структура хорошо выражена в тех стеблях, в которых не образуются или образуются поздно вторичные ткани. Несмотря на огромное разнообразие внутренней структуры при первичном росте, можно выделить общие, присущие большинству растений черты строения. Это прежде всего наличие покровной ткани — *эпидермиса*, системы проводящих тканей, образующих *центральный цилиндр (стелу)*, большого массива *паренхимных тканей*, среди которых выделяются *паренхима первичной коры*, *сердцевины*, *сердцевинных лучей*, а также *механические ткани* — *колленхима* и *склеренхима*. Особенности их строения в стебле рассматриваются дальше на конкретных примерах.

Взаимосвязь между проводящими тканями. Известно, что проводящие ткани всех частей побега (стебля, листьев, почек) формируются в апикальной меристеме и поэтому тесно взаимосвязаны

между собой. Проводящие ткани листа продолжают непосредственно в стебель. Условно можно сказать, что проводящие пучки листа «входят в стебель», а затем «спускаются» вдоль него. Это хорошо видно, если посмотреть серию срезов, сделанных продольно через узлы и междоузлия стебля.

В основании листа имеется один или несколько проводящих пучков. В узле, где листья прикрепляются к стеблю, пучки «входят в стебель». Эта часть общего для стебля и листа пучка называется, как говорилось выше, *листовым следом*. Листовой след может включать один, два, три или много пучков. Кроме того, если лист имеет прилистники, в стебель входят пучки из прилистников. Пройдя через первичную кору, пучки листового следа продолжают вниз по стеблю, сближаются, а затем сливаются с проводящими тканями стебля, занимая при этом определенное место в общем круге пучков. Пучок, возникший в результате слияния листового следа с пучком стебля, называется *сложным* или *синтетическим*. Такие пучки характерны в основном для двудольных растений (рис. 170, А). Чаше говорят, что двудольные обладают *синтетическими листовыми следами*. На поперечном срезе стебля видно, что слияние пучков обуславливает их крупные размеры и расположение, как правило, в один круг (так называемая *эветела* двудольных).

Слияние пучков может происходить сразу при вхождении листового следа в стебель, но часто пучки листового следа проходят в стебле несколько междоузлий, сохраняя свою индивиду-

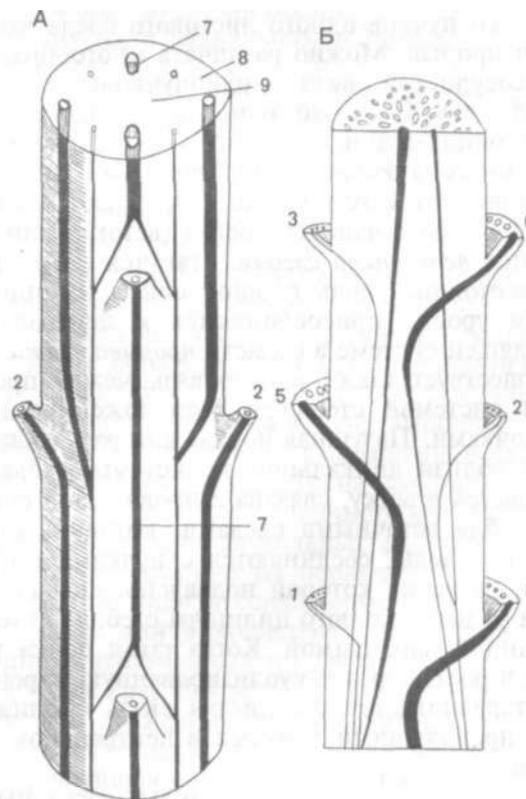


Рис. 170. Схема вхождения листовых следов в стебель: А — у двудольных растений; Б — у однодольных растений; 1—3 — разрезы у места прикрепления листьев к стеблю; 4—5 — разрезы у основания листьев; 6 — синтетический пучок; 7 — кора; 8 — сердцевина

альность. У двудольных в стебле проходят и специальные проводящие пучки, не связанные с листовыми.

У однодольных растений все многочисленные пучки сидячих листьев входят в стебель, поэтому все пучки стебля — это листовые следы. Каждый пучок проходит по стеблю, не сливаясь с другими, и называется *индивидуальным листовым следом* (рис. 170, Б). На поперечном срезе пучки многочисленные и расположены в беспорядке (так называемая *атакстоцела* однодольных; см. рис. 176).

Если проводящие ткани стебля представляют сплошное кольцо, над местом вхождения листового следа они раздвигаются и образуют *листовой прорыв* (*листовую щель, лакуну*) из паренхимной ткани (рис. 171). Каждому пучку листового следа

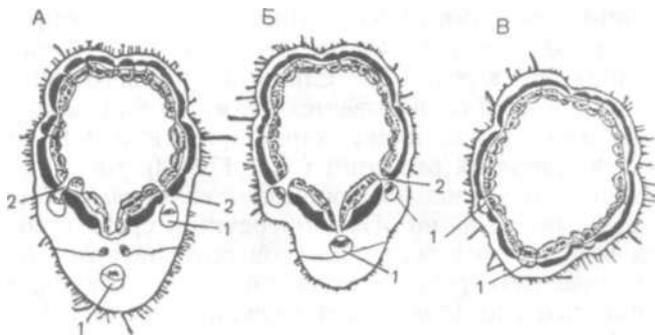


Рис. 777. Внедрение листового следа в центральный цилиндр стебля рами — *Boehmeria nivea* (схема): А — срез непосредственно под влагалищем листа; Б, В D — срезы, сделанные ниже; 1 — листовые следы; 2 — листовые прорывы

может соответствовать собственный прорыв или несколько пучков одного листового следа входят в один прорыв. Можно различать многообразные типы сосудистой связи — однопучковый однолакунный, двухпучковый однолакунный, трехпучковый однолакунный, трехпучковый трехлакунный, многопучковый многолакунный и т. д. Примерно в том же порядке направляются в стебель пучки от боковых побегов (веток). Они называются *веточными следами*, тянутся на различное расстояние вдоль главной оси и на определенном уровне присоединяются к центральной проводящей системе в области *прорыва ветки*.

Существует также взаимосвязь между проводящей системой стебля и расположенными на нем почками. Пазушная почка, которая закладывается вблизи апикальной меристемы и быстро развивается в ветку, связана с проводящей системой стебля веточными следами, которые, как и листовые следы, соединяются с пучками стебля. Почка, развитие которой подавлено, сначала отделена от центрального цилиндра стебля вакуолизированной паренхимой. Когда такая почка трогается в рост, через вакуолизированную паренхиму устанавливается сосудистая связь с ближайшими проводящими пучками в центральном цилиндре.

В связи с вхождением листовых, веточных и почечных следов в проводящую систему стебля структура его становится все более сложной от узла к узлу.

Особенности сосудистой связи высших растений изучает *аподальная» анатомия* (лат. nodus — узел). Установлено, что типы сосудистых связей специфичны для различных таксонов, что позволяет судить о степени родства разных групп растений, их эволюционном развитии. Предполагают, что у цветковых растений наиболее примитивным типом сосудистой связи является трехпучковый многолакунный, при котором от средней лакуны отходили два пучка (как бы «отзвук» дихотомического ветвления). А. Л. Тахтаджян (1966) установил дальнейшие эволюционные изменения исходного типа (рис. 172). Изложенную

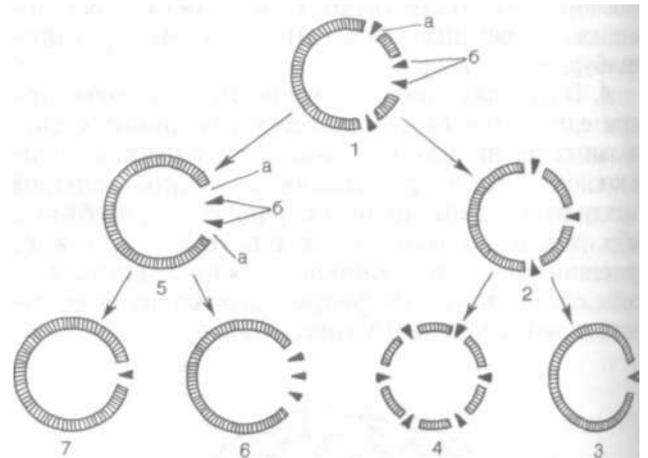


Рис. 172. Эволюция типов нодальной структуры (1—7) (по А. Л. Тахтаджяну, 1966): а — листовый прорыв; б — листовый след

схему нельзя считать общепринятой, она дает лишь общее направление нодальной эволюции, так как в разных группах цветковых растений эволюция могла идти иными путями.

Первичное строение стебля двудольных растений. Характеризуется прежде всего радиальной симметрией и очень высокой степенью специализации тканей.

При первичной структуре стебель всегда покрыт *эпидермисом* (рис. 173, 7). В отличие от типичного эпидермиса, покрывающего листья, в стебле его клетки вытянуты по длине стебля и имеют менее извилистую оболочку. Если под эпидермисом четко выражена *первичная кора*, ее внутреннюю границу составляет, как и в корне, слой эндодермы (рис. 173, 6). Однако эндодерма стебля не столь характерна, в ней часто откладывается крахмал, поэтому ее называют *крахмалоносным влагалищем* (рис. 173, 5). Типичная эндодерма с поясками Каспари, редко встречающаяся в стеблях, хорошо представлена в видоизмененных подземных побегах — корневищах, где она может быть однослойной, реже двуслойной (например, в корневище ландыша). Иногда клетки эндодермы ничем не отличаются внешне от паренхимы первичной коры. Первичная кора неоднородна. В ее состав могут входить ассимиляционная и основная паренхима, колленхима и склеренхима, нередко другие ткани. Последовательность расположения тканей первичной коры различна. Под эпидермисом ближе к периферии

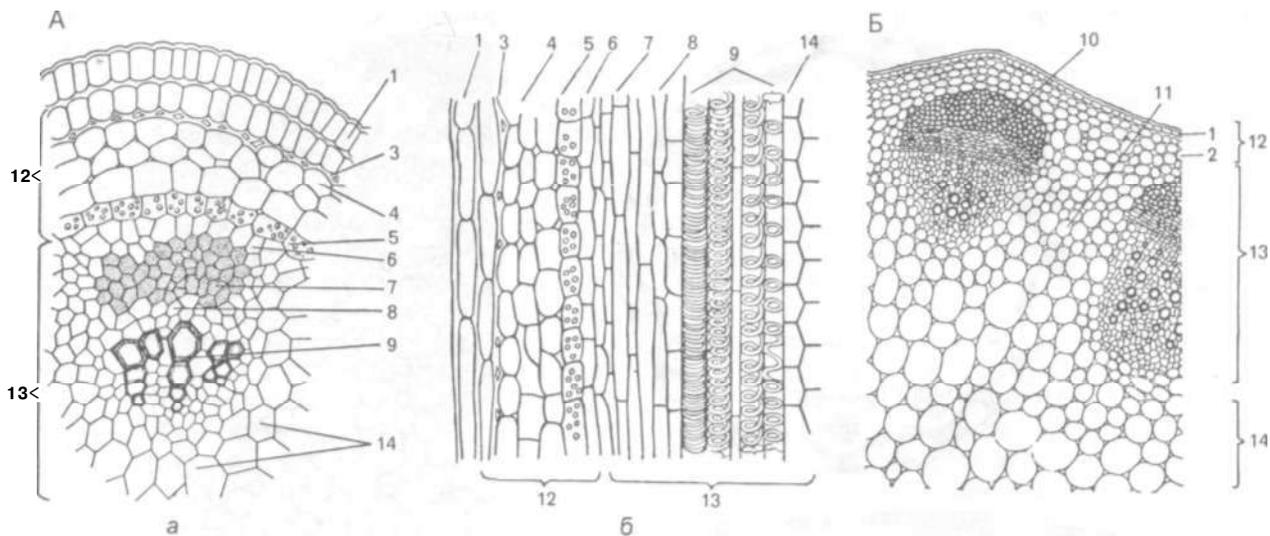


Рис. 173. Строение молодого стебля двудольных растений:

А — пролески (*Mercurialis annua*): а — часть поперечного среза и б — продольного разреза междоузлия; Б — клевера (*Trifolium*), поперечный срез; 1 — эпидермис; 2 — хлоренхима; 3 — колленхима; 4 — паренхима коры; 5 — крахмалоносное влагилище; 6 — перицикл; 7 — флоэма; 8 — камбии; 9 — ксилема; 10 — склеренхима; 11 — сердцевинный луч; 12 — первичная кора; 13 — центральный цилиндр; 14 — сердцевина

стебля располагается фотосинтезирующая хлоренхима (рис. 173, 2). Колленхима может либо подстилать эпидермис, либо располагаться глубже (рис. 173, 3). Часто хлоренхима и колленхима образуют чередующиеся полосы, тянущиеся вдоль стебля. Располагающаяся под эпидермисом колленхима иногда содержит хлоропласты и функционирует как ассимиляционная ткань. В некоторых стеблях колленхима отсутствует. В стебле двудольного растения встречаются все виды колленхимы — уголковая, пластинчатая, рыхлая. В округлых стеблях колленхима располагается кольцом (у георгин такое кольцо образовано 5—8, у клевера — 1—2 рядами); в граненых и ребристых она располагается вертикальными тяжами, занимая ребра и углы стебля. В первичной коре склеренхима встречается редко.

Основная паренхима составляет внутренний круг первичной коры. В ней часто, как и в колленхиме, присутствуют хлоропласты, что обуславливает зеленую окраску молодых побегов. Для нее обычны вместилища выделений в виде внутренних желез или одиночных клеток — идиобластов. У многих двудольных и голосеменных растений первичную кору пронизывают млечники и смоляные ходы.

Первичная кора стебля — ткань основного обмена. Здесь идут процессы синтеза, накапливаются кристаллы оксалата кальция, смолы, камеди, эфирные масла и другие продукты обмена.

Центральный цилиндр отделяется от первичной коры **перициклом** (рис. 173, 7, 14). Наружная часть перицикла представлена механической тканью, внутренняя — основной паренхимой, или эти ткани чередуются по радиусам. Механическая ткань перициклического происхождения образует сплошное, хорошо развитое кольцо (например, в стебле кирказона) или кольцо прерывистое (клевер, см. рис. 173, 11; подсолнечник). В этом случае перициклические волокна образуют отдельные группы, как бы «шапки» над проводя-

щими пучками. Паренхима перицикла (1—2 ряда клеток) обычного строения.

Проводящие пучки располагаются за перициклом почти правильным кругом, они открытые коллатеральные и биколлатеральные. Между флоэмой и ксилемой располагается камбиальная зона, состоящая из одного ряда камбия и прилегающих недифференцированных его производных. На определенной стадии развития стебля пучковый камбий смыкается с межпучковым. Между проводящими пучками располагаются сердцевинные лучи, состоящие из крупных, слегка вытянутых в радиальном направлении паренхимных клеток.

У двудольных с непучковым (сплошным) строением стебля проводящие ткани откладываются в виде непрерывных колец: наружу от камбия — кольцо первичной флоэмы, внутрь — кольцо первичной ксилемы.

Серцевина стебля состоит из паренхимной ткани. В центральной части клетки ее крупные, на периферии — более мелкие. У многих растений центральная часть сердцевины отмирает, и на ее месте образуется полость. Периферическая часть сердцевины называется **перимедулярной зоной**. Она долго остается живой, выполняет запасную функцию и бывает окрашенной от накапливающихся продуктов обмена (см. рис. 167, А).

Таким образом, для первичного анатомического строения стебля двудольных растений характерны четкое деление на первичную кору, центральный цилиндр и сердцевину; открытые коллатеральные или биколлатеральные пучки (реже сплошной центральный цилиндр), их расположение в один круг (эвстела), что обусловлено особенностью вхождения и продвижения листовых следов по стеблю (синтетические листовые следы); сильнейшая паренхиматизация стебля.

Стебель однодольных растений. У однодольных растений анатомическая структура стебля отличается видоспецифичностью и зависит от условий произрастания. Водный и температурный

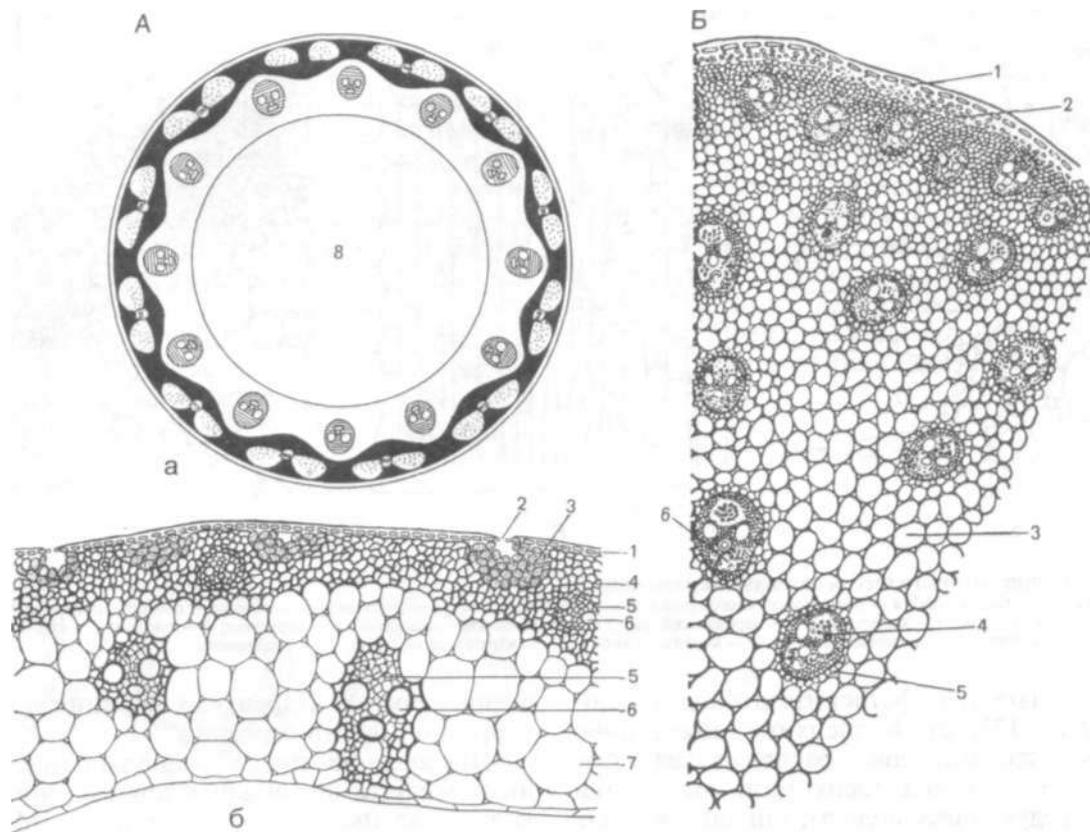


Рис. 174, Стебель однодольных растений:

A — соломина ржи (*Secale cereale*): *a* — общий вид (схема), *б* — участок стебля при большом увеличении; 1 — эпидермис; 2 — устьица; 3 — хлоренхима; 4 — кольцо склеренхимы; 5 — флоэма; 6 — ксилема; 7 — основная паренхима; 8 — полость клетки; *Б* — участок стебля кукурузы (*Zea mays*): 1 — эпидермис; 2 — склеренхима; 3 — основная паренхима; 4 — закрытые проводящие пучки; 5 — склеренхимная обкладка пучка; 6 — лакуна протоксилемы

режимы, освещение влияют на степень развития покровных, механических и проводящих тканей. Для стебля характерно большое количество проводящих пучков закрытого типа, которые беспорядочно разбросаны в основной паренхиме. К периферии пучки мельче и лежат плотнее, к центру — крупнее и лежат более рыхло. Сердцевина в стебле однодольных часто отмирает, и в его центре образуется полость. Такой полый стебель с хорошо выраженными узлами характерен для злаков и называется соломиной. Соломина ржи, например, имеет типичное для злаков строение (рис. 174, *A*).

Сверху стебель покрыт эпидермисом, под которым располагается мощное кольцо склеренхимы. Механическое кольцо прерывается участками хлоренхимы, расположенными в основном под устьицами эпидермиса. Благодаря этим зеленым островкам молодая соломина ржи окрашена в зеленый цвет. В зрелых растениях хлорофиллоносная паренхима разрушается и соломина приобретает золотисто-желтую окраску, свойственную склеренхиме. Проводящие пучки располагаются в два круга. Мелкие пучки как бы «впаяны» в кольцо склеренхимы, крупные — лежат в основной паренхиме, которой в соломине ржи немного. Клетки паренхимы крупные, округлые, многие не имеют содержимого. В центре стебля — полость, окруженная сплюснутыми, сильно кутинизированными клетками.

Типичное для однодольных строение имеет

стебель кукурузы (рис. 174, *Б*). Снаружи он покрыт мелкими клетками эпидермиса с кутикулой. Под ними расположено узкое склеренхимное кольцо, внутрь от которого находится основная паренхима. К периферии стебля паренхимные клетки мельче, к центру — крупнее. В основной паренхиме располагаются коллатеральные закрытые пучки. Вокруг проводящих тканей образуется обкладка склеренхимы, сильнее выраженная на внешней и внутренней сторонах пучка. Во флоэме хорошо видны ситовидные клетки и клетка спутницы. В ксилеме содержатся четыре сосуда: два крупных, пористых и два мелких — кольчатый и спиральный. В ксилемной части пучка находится древесная паренхима и в ней — воздушная полость, развивающаяся на месте разрушенной протоксилемы. Ее часто называют *лакуной протоксилемы*. В некоторых пучках снаружи от флоэмы видны остатки протофлоэмы.

Таким образом, в стебле однодольных растений нет четкого деления на первичную кору, центральный цилиндр и сердцевину. Пучки закрытого типа, разбросаны по основной паренхиме, что объясняется особенностями вхождения листовых следов в стебель (индивидуальные листовые следы). В связи с отсутствием камбия и вторичных тканей прочность стебля обеспечивается хорошо развитой склеренхимой. В центре, на месте сердцевины, часто формируются одна или несколько полостей.

Целесообразно сравнить первичное строение

стебля (см. рис. 174, 175) с первичным строением корня (см. рис. 135, 136). Вначале следует обратить внимание на главные отличительные признаки. Верхушка корня защищена корневым чехликом, апекс побега — примордиальными листьями и почечными чешуями. Стебель покрыт типичной покровной тканью — эпидермисом с неравномерно утолщенными стенками; под ним располагается колленхима. Корень покрыт эпиблемой, выполняющей функцию всасывания почвенного раствора. Стенки эпиблемы несут выросты — корневые волоски.

Наиболее легко наблюдаемый признак отличия стебля — хорошо развитая сердцевина. Она состоит из крупноклеточной паренхимы и выполняет запасную функцию. У корней сердцевина, как правило, не образуется. В корне тяжи первичной флоэмы и ксилемы расположены по разным радиусам, в стебле — лежат бок о бок по одному радиусу. У стебля хорошо выражены сердцевинные лучи, состоящие из паренхимных клеток, соединяющих сердцевину с корой.

Наряду с такими контрастными признаками различия можно отметить и признаки сходства как общей структуры, так и многих деталей. Там и здесь сохраняются две основные структуры: первичная кора и центральный цилиндр, между которыми находится эндодерма. В обоих случаях центральный цилиндр окружен перициклом.

Первичное утолщение стебля. Первичный рост стебля сопровождается не только увеличением его высоты (длины), но и утолщением. Прирост стебля в толщину начинается уже в непосредственной близости к апексу побега за счет деления и растяжения клеток верхушечной меристемы и первичных тканей, возникающих из нее. Такое утолщение называют *первичным* (утолщение стебля в результате деятельности камбия является *вторичным*).

Первичное утолщение может быть связано с сильным развитием коры — *кортикальное утолщение* (лат. cortex — кора), например у кактусов, запасавших воду (рис. 175, А). У некоторых рас-

тений сильно разрастается сердцевина — *медулярное утолщение* (лат. medulla — сердцевина), например у клубня картофеля (рис. 175, Б).

Первичное утолщение хорошо прослеживается при наблюдении за развитием однолетних растений. Оно связано с постепенным наращиванием тканей за счет деятельности апикальной меристемы. У проростка верхушечная меристема небольших размеров, как и формирующийся стебель. Затем от узла к узлу объем апекса увеличивается, и при этом соответственно усиливается первичное утолщение стебля, т. е. происходит *рост усиления*. Вследствие этого в нижней части стебель имеет форму перевернутого конуса, а в верхней, где формируются цветки и верхушечная меристема, постепенно прекращая рост, он уменьшается в объеме и плавно сужается (рис. 175, В). Эта общая форма стебля, создаваемая первичным утолщением, часто полностью или частично маскируется отложением вторичных тканей.

ПОНЯТИЕ О СТЕЛЕ. СТЕЛЯРНАЯ ТЕОРИЯ

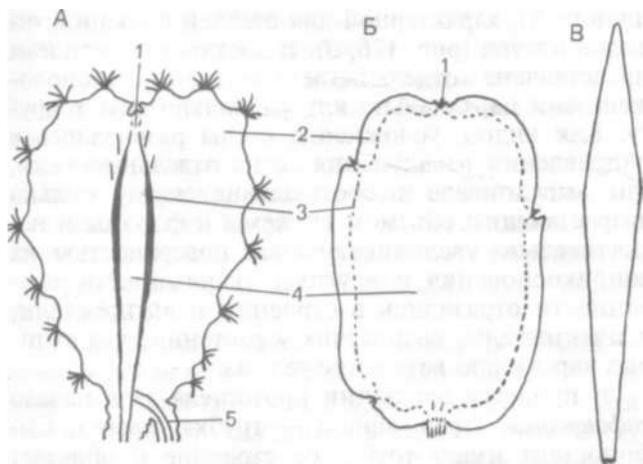
Во второй половине 19 в. в результате исследований Ю. Сакса, А. Дулио, Г. Моля, Ф. ван Тигема в ботанической науке сложилось представление о том, что стебель при первичной структуре состоит из трех типов тканей — покровной, основной паренхимы и погруженных в нее проводящих пучков. Однако огромное разнообразие структурной организации стебля, распределения проводящих элементов не находило объяснения с точки зрения данного представления.

В 1886 г. Ф. ван Тигем и А. Дулио впервые ввели понятие «стела», заложив основы *стелярной теории* — учения о типах строения и закономерностях эволюции центрального цилиндра высших растений. Они же разработали первую классификацию типов стелы.

Ф. ван Тигем впервые понятием «стела» обозначил совокупность первичных проводящих тканей корня и окружающих их клеток перицикла, впоследствии распространив это представление на соответствующие структуры стебля. В современной ботанике *стела*, *стель* (лат. stela, от греч.

stela — столб, колонна) — это центральная часть {центральный, или осевой цилиндр} первичного строения стебля и корня высших растений, которую окружает первичная кора. Состоит или только из проводящих тканей, или включает также паренхимную сердцевину, паренхимные и механические элементы перицикла.

Ф. ван Тигем вначале выделил три типа стелей. Первый тип — *моностелические*: в стебле имеется только один центральный цилиндр, изолированный перициклом и эндодермой. Вторым типом — *полистелические*: в стебле расположено несколько центральных цилиндров. Такие стебли встречаются у некоторых древовидных папоротников; они имеют концентрические проводящие пучки, каждый из которых окружен перициклом и эндодермой. Третий тип — *астелические* (*бес-*



тре. 175. Первичное утолщение стебля (по А. Е. Васильеву и др., 1978):

А — кортикальное у кактуса (*Echinocactus*); Б — медулярное в клубне картофеля (*Solanum tuberosum*); / — сердцевина; 2 — кора; 3 — почка; 4 — придаточный корень; 5 — проводящие пучки; В — рост усиления у двудольных (схемат. изображение формы стебля)

столбный) стебли: все проводящие пучки коллатеральные и каждый из них окружен перициклом и эндодермой. Такую структуру имеют некоторые двудольные (виды лютика, кувшинки). К астелическому относят также стебли, у которых эндодерма отсутствует.

В дальнейшем стелярная теория неожиданно претерпела изменения. Оказалось, что разнообразные типы стелы отражают эволюционный ход развития сосудистых растений. На основании этого учения были даны морфологическая характеристика и филогенетическая оценка многих современных и ископаемых папоротниковидных и голосеменных растений, особенно псилофитов и близких к ним форм. Были установлены типы стелы, присущие крупным таксонам высших растений, а главное — эволюционная преемственность этих типов. К настоящему времени создана целая номенклатура всевозможных типов стелы, существует модель общей их классификации.

Однако единой оценки стелярной теории пока нет. Одни авторы считают, что стелярная теория систематизировала типы стел основных групп высших растений, выявила эволюционное единство и общность их строения. Отмечают также, что теория стелы, излагающая главные направления эволюции анатомической структуры осевых органов, согласуется с положением теломной теории, которая рассматривает эволюционное становление побега и корня высших растений. Другие авторы полагают, что нет единого взгляда ни на понимание отдельных структур стелы, ни на ее классификацию.

Наиболее примитивным и древним типом стелы является *протостела* (греч. protos — первый и *стела*). Проводящая ткань образует сплошной тяж ксилемы, окруженный флоэмой (рис. 176, 1). Это исходный тип, от которого произошли все

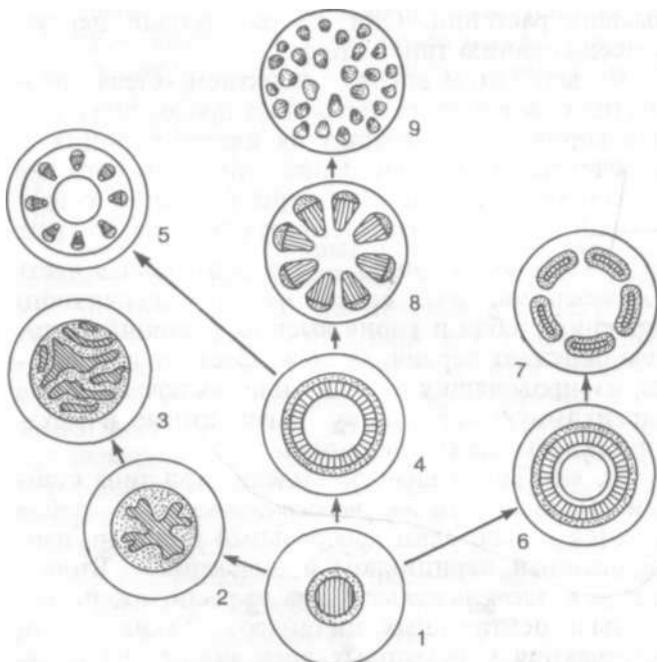


Рис. 176. Схема эволюции стелы: 1 — протостела; 2 — акганостела; 3 — плеестела; 4 — эктофлюидная сифоностела; 5 — артростела; 6 — амфифлюидная сифоностела; 7 — диктиостела; 8 — эвстела; 9 — атактостела

другие типы стелы. Протостела характерна для древнейших типов наземных растений — риниофитов, плаунов, девонских папоротников. Осевые органы у них еще не были дифференцированы на стебли и корни. Нужно отметить, что и многие современные папоротники на ранних этапах онтогенеза имеют протостелу. Она характерна для плаунов, а также для некоторых водных покрытосеменных. Большинство морфологов-филогенетов рассматривают центральный цилиндр корня, лишенный сердцевинки, как протостелу.

На поперечном сечении протостела может иметь разную форму. Наиболее примитивным ее типом является стела, состоящая из тяжа первичной ксилемы, окруженной цилиндром флоэмы. Такую протостелу называют *гапlostелой* (греч. haploos — одиночный, простой). Более специализированным типом является протостела с радиальными выступами ксилемы, называемая *актиностелой* (греч. aktis — луч) (рис. 176, 2). Она была характерна для девонского рода *астероксион* (*Asteroxylon*) и встречается у некоторых примитивных видов плауна. Причины перехода от гапlostелы к актиностеле связаны, во-первых, с появлением пучков, идущих в боковые органы побега, и, во-вторых, в актиностеле ксилема имеет большую соприкасающуюся поверхность, что способствует более активному проведению веществ.

Вопрос, почему у первых наземных высших растений ксилема занимает центральное положение, а флоэма — ближе к периферии, до сих пор дискуссионный. Предполагают, что эту черту организации тела наземные растения унаследовали от водных водорослеподобных предков. Можно допустить, что у водорослей, обитающих в полосе прибоя, механические элементы (прозенхимные, толстостенные клетки) в погруженном слоевище возникли в осевой части. Это обусловило прочность и гибкость тела водорослей. У сухопутных растений механические клетки приняли на себя функцию водоснабжения и дифференцировались в трахеиды.

Результат дальнейшей специализации актиностелы — появление *плектостелы* (греч. plectos — плетеный), характерной для стеблей большинства видов плауна (рис. 176, 3). В плектостеле ксилема представлена отдельными участками, расположенными параллельно или радиально друг к другу. Как видно, усложнение стелы развивалось в направлении расчленения ее на отдельные тяжи, что выравнивало несоответствие между сильно возрастающим объемом ксилемы и флоэмы и незначительно увеличивающейся поверхностью их соприкосновения с другими тканями. Эти особенности отразились в строении и актиностелы, и плектостелы, возникших у растений, для которых характерно ветвление тела.

В процессе эволюции протостела дала начало *сифоностеле* (греч. siphon — трубка, насос). Сифоностела имеет трубчатое строение и обладает центральной паренхимной частью, или сердцевинкой (флоэма, внутри которой расположена ксилема, «охватывает» сердцевину). Возникновение сифоностелы обеспечило существование более крупных растений, так как расположение ксиле-

мы на периферии и трубчатый скелет проводящих элементов сделали стебли более прочными.

Возникновение сердцевины увеличило поверхность проводящих тканей, соприкасающихся с живыми функционирующими клетками, а также создало возможность запасания питательных веществ. С появлением растений с крупными листьями (папоротники) формируется сифоностела, в которой уже есть сердцевина и заметны листовые следы и листовые щели (лакуны) — в самом проводящем цилиндре. Благодаря лакунам создается непрерывная связь коры и сердцевины. Разновидности сифоностелы: *эктофлойная* — ксилема снаружи обрамлена флоэмой, перициклом и эндодермой (рис. 176, 4); *амфифлойная (соленостела)* — образуются наружный и внутренний слои флоэмы, перицикла и эндодермы (рис. 176, 6). Наиболее высокоспециализированная сифоностела — *диктиостела* (греч. dictyon — сеть; рис. 176, 7). Ее возникновение связано с рассечением центрального цилиндра листовыми и веточными лакунами, заполненными паренхимой, на отдельные пучки, которые сохраняют общее расположение по цилиндрической поверхности. Лакуны, идущие от сердцевины к коре в радиальном направлении, представляют первичные сердцевинные лучи. Различные типы сифоностелы характерны для многих папоротников.

Особым типом стелы, производным от сифоностелы, является *полициклическая сифоностела*. Она формируется у ряда папоротников (орляк, мараттия), когда с возрастом внутри одной стелы образуется вторая, затем третья и т. д. (полициклия).

Самый совершенный вариант эволюционного развития сифоностелы — *эвстела* (греч. ей — хороший, истинный). Для нее характерна система анастомозирующих в узлах коллатеральных или биколлатеральных пучков, слабая разграниченность листовых щелей и межпучковых зон. Эвстела широко представлена у голосеменных и покрытосеменных двудольных (рис. 176, 8). По одним данным, эвстела возникла при образовании из протостелы коллатерального пучка (полистелия); по другим — из эктофлойной сифоностелы, расчлененной листовидными прорывами и сердцевинными лучами на отдельные коллатеральные пучки.

Разновидность эвстелы — *артростела* (греч. arthron — сустав, член) представлена закрытыми пучками, расположенными в паренхиме вокруг центральной полости стелы и соединяющимися между собой в узлах. Характерна для хвощей (рис. 176, 5).

Завершающее звено в эволюции стелы — *атактостела* (греч. ataktos — беспорядочный). Ей присущи закрытые коллатеральные пучки, сложная картина прохождения пучков по стеблю (дугообразные индивидуальные листовые следы) с их разбросанным расположением по всему поперечному сечению стебля (рис. 176, 9). Атактостела развилась в результате крайнего рассечения эвстелы и в эволюционном отношении представляет собой крайне специализированную форму

центрального цилиндра, характерного в основном для однодольных.

Некоторые авторы выделяют еще *стелу корня*, которая возникла из гаплостелы, но эволюционно развивалась в ином направлении. Особенности корневой стелы объясняются приспособлением к почвенному питанию, тогда как актиностела побега дифференцировалась при формировании фотосинтезирующего листостебельного органа.

ВТОРИЧНОЕ АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ

У большинства однодольных и некоторых травянистых двудольных (например, у лютика) после завершения дифференциации первичных тканей рост стебля прекращается. У основной группы двудольных растений (травянистых и древесных) и голосеменных стебли продолжают увеличиваться в диаметре даже в участках, завершивших удлинение. Это нарастание в толщину (обхват) называется *вторичным ростом*.

Переход ко вторичной структуре стебля. Вторичные изменения связаны с деятельностью двух латеральных меристем — камбия и пробкового камбия.

Подробная характеристика камбиальных клеток изложена в теме «Проводящие ткани». Дифференциация камбия происходит в зависимости от вида растения по одному из следующих путей.

1. Из сплошного кольца прокамбия возникает непрерывное кольцо камбия, который откладывает слои вторичных проводящих тканей.

2. В первичных пучках вначале дифференцируется пучковый камбий, затем между пучками появляются перемишки межпучкового камбия, постепенно сливающегося с пучковым. Образующийся непрерывный камбиальный слой откладывает кольца вторичных проводящих тканей.

3. В первичных пучках возникает пучковый и межпучковый камбий, который образует не проводящие элементы, а паренхимные клетки. В результате между пучками формируются либо тонкостенная паренхима, соединяющая кору и сердцевину, либо механические элементы, которые вместе с вкрапленными в них пучками образуют прочную трубчатую конструкцию.

4. Межпучковый камбий вообще не образуется, и проводящие пучки окружены основной паренхимой. Существует также ряд промежуточных типов.

Формирующаяся вторичная структура стебля определяется способом заложения камбия и другими причинами. Многолетние, длительно нарастающие в толщину стебли кустарников и деревьев чаще развиваются по первому или второму типу; недолговечные стебли с ограниченным утолщением чаще сохраняют пучковое строение (типы 3, 4). На заложение и работу камбия большое влияние оказывают число и размеры листьев, их расположение на побегах. Наибольшая активность камбия отмечена в синтетических пучках.

Ранее говорилось, что камбий образует две формы клеток: удлиненные в вертикальном на-

правлении *веретеновидные инициалы* и вытянутые в горизонтальном направлении или отчасти квадратные *лучевые инициалы*. Вторичная ксилема (*древесина*) и флоэма (*луб*) формируются в результате периклинальных делений камбиальных инициалей и их производных. Клетка, откладываемая в сторону поверхности стебля, со временем становится флоэмной, а оказывающаяся ближе к сердцевине, — ксилемной. Таким образом, возникает длинный непрерывный ряд клеток, тянущийся радиально от камбия: наружу к флоэме и внутрь к ксилеме. Более молодые элементы древесины образуются дальше от центра стебля, накладываясь на появившиеся ранее, а молодые элементы луба, наоборот, подкладываются под образовавшиеся прежде.

Образованные веретеновидными инициалами клетки ксилемы и флоэмы с их вертикально ориентированными продольными осями составляют *осевую систему* вторичных проводящих тканей. Лучевые инициалы дают ориентированные горизонтально *лучевые клетки радиальных лучей*, или *радиальной системы* (рис. 177). Эти лучи состоят из паренхимных клеток и неодинаковы по длине. Питательные вещества переносятся от протопласта к протопласту по плазмодесмам (*симпластный транспорт*), проходя от вторичной флоэмы через камбий и далее по радиальным лучам к живым клеткам вторичной ксилемы. В то же время вода проходит от вторичной ксилемы к камбию и вторичной флоэме главным образом по оболочкам клеток лучей и осевой системы (*апопластный транспорт*). Лучи служат также местом запаса.

По мере утолщения стебля объем древесины увеличивается, и камбиальный слой растягивается на ее поверхности. Поэтому время от времени инициальные клетки камбия делятся радиально, увеличивая общую поверхность камбиального слоя. При этом число веретеновидных и лучевых инициалей (и новых лучей) увеличивается так, что соотношение между ними во вторичных проводящих тканях поддерживается примерно на одном уровне. Камбиальные инициалы и их недифференцированные производные составляют *камбиальную зону*.

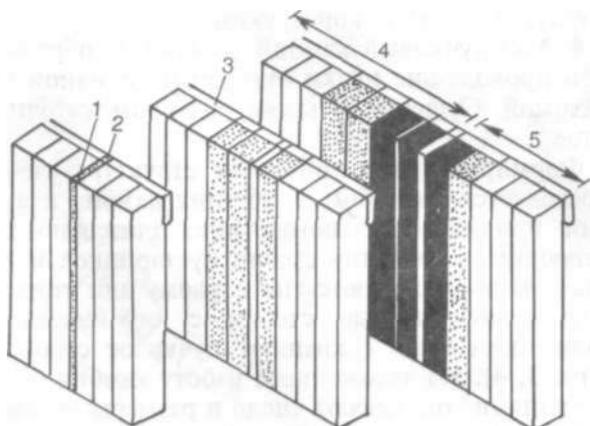


Рис. 177. Схема связи камбия с происходящими из него тканями — вторичной флоэмой и ксилемой: 1 — веретеновидная инициаль; 2 — лучевая инициаль; 3 — луч; 4 — вторичная ксилема; 5 — вторичная флоэма

Характер работы камбия выражается в том, что элементов древесины откладывается в 4–5 раз больше, чем элементов луба. Элементы древесины полностью сохраняются, и их общая масса накапливается из года в год. Элементы луба (коры) в связи с деятельностью феллогена время от времени дифференцируются в корку, которая постепенно сдувается. Поэтому основная масса многолетнего стебля представлена древесиной.

В умеренных зонах камбий зимой находится в состоянии покоя, а весной возобновляет свою деятельность, откладывая за вегетационный период новые слои вторичных проводящих тканей. Сигналом к реактивации камбия служит распускание почек и возобновление их роста. По-видимому, этот процесс стимулируется гормоном ауксином, образующимся в развивающихся побегах и передвигающимся вниз по стеблю. Реактивации и поддержанию деятельности камбия способствуют и другие факторы.

Сезонный ритм работы камбия выражается в образовании зон древесины — *годовых колец*, хорошо выраженных у большинства деревьев сезонного климата.

Вторичное строение стебля двудольных травянистых растений. Вторичные изменения в стебле двудольного растения связаны с деятельностью камбия. Началом этих изменений у стебля пучковой структуры является заложение межпучкового камбия (рис. 178). Он образуется, как уже говорилось, в сердцевинном луче путем деления клеток основной паренхимы правильными параллельными перегородками. Образование камбия начинается из клеток, прилегающих к пучку, затем распространяется в глубь сердцевинного луча. Постепенно межпучковый и пучковый камбий образуют в стебле сплошное камбиальное кольцо.

В пучке камбий функционирует обычным образом: внутрь от себя образует вторичную древесину, наружу — вторичную флоэму. Вторичные проводящие ткани оттесняют первичные элемен-

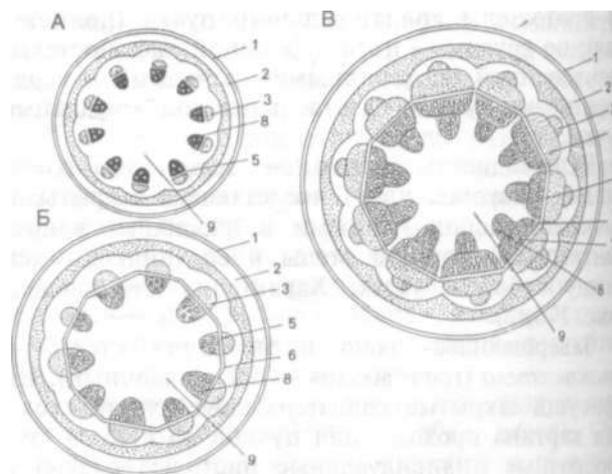


Рис. 178. Схема перехода от первичного к вторичному строению стебля двудольного растения:

А — первичное строение; Б — появление кольца камбия; В — развитие вторичного строения; 1 — эпидермис; 2 — кора; 3 — первичная флоэма; 4 — вторичная флоэма; 5 — пучковый камбий; 6 — межпучковый камбий; 7 — вторичная ксилема; 8 — первичная ксилема; 9 — сердцевина

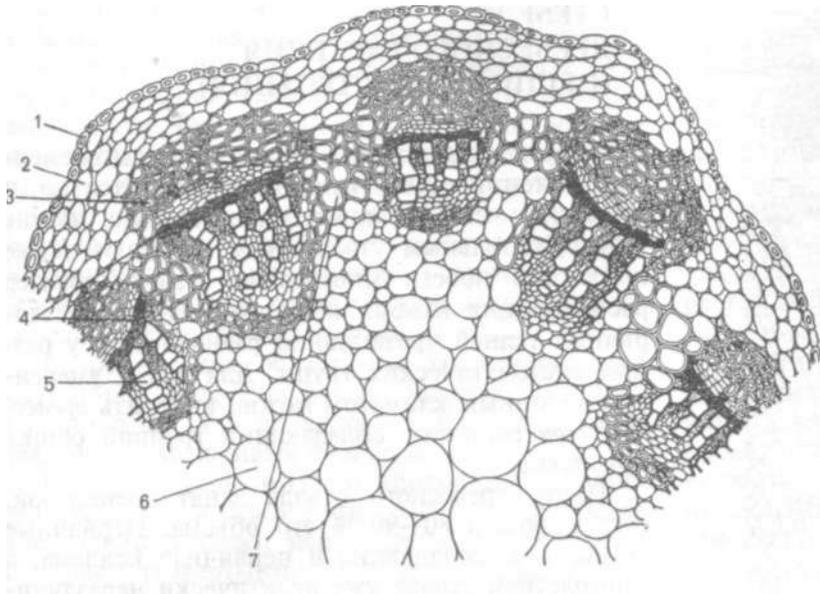


Рис. 179. Стебель клевера ползучего (*Trifolium repens*) пучкового строения (поперечный срез):

1 — эпидермис с кутикулой; 2 — коровая паренхима; 3 — флоэма; 4 — камбий; 5 — вторичная ксилема; 6 — сердцевина; 7 — сердцевинные лучи с одревесневшими отдельными клетками

ты к периферии пучка, который разрастается и увеличивается в размерах.

Межпучковый камбий формирует новые открытые проводящие пучки, которые заметно отличаются от пучков прокамбиального происхождения. Они небольшого размера, без механических элементов над пучками. Количество пучков увеличивается, они разрастаются, сливаются между собой, образуя сплошное кольцо вторичной древесины. Внутри от кольца отдельными выступами отходят участки первичной ксилемы. Первичные сердцевинные лучи при вторичном строении суживаются, «сжимаются» древесиной. В связи с тем, что в сторону от коры камбий откладывает меньше клеток, чем в сторону древесины, кора растет медленнее и сохраняет пучковый характер. Такое строение наблюдается в нижних междоузлиях однолетних растений.

Рассмотрим некоторые структурные типы стебля травянистого двудольного растения на конкретных примерах. На поперечном срезе стебля клевера ползучего (рис. 179) видно, что стенки клеток эпидермиса утолщены и покрыты кутикулой. Под покровной тканью лежит коровая паренхима, тонкостенные клетки которой расплющены в тангенциальном направлении вследствие роста стебля в толщину. На более поздних этапах клетки коровой паренхимы, расположенные непосредственно под эпидермисом, утолщаются и превращаются в колленхиму. У многих травянистых растений с тонкими стеблями имеется пластинчатая или уголкообразная колленхима, или оба ее типа, что придает стеблям эластичность, упругость и помогает противостоять сильным ветрам, от которых ломаются стволы даже крупных деревьев.

Для большинства травянистых двудольных характерно более сильное развитие центрального цилиндра, чем коры. Это хорошо видно у стебля клевера. Крахмалоносное влагалище отсутствует, не дифференцируется и перицикл. Проводящие пучки имеют механическую обкладку.

Центральный цилиндр состоит из проводящих пучков и мощно развитой крупноклеточной сердцевинной паренхимы. Хорошо развит пучковый

камбий, межпучкового пока нет. Проводящие ткани, сформированные пучковым камбием, представлены трахеальными и ситовидными элементами. Проводящие пучки соединены в сплошное кольцо межпучковыми секторами механической ткани. Позже над этими секторами возникает межпучковый камбий.

Стебель пучкового строения с хорошо развитыми сердцевинными лучами и сплошным кольцом механической ткани на границе первичной коры и центрального цилиндра имеет, например, кирказон. Межпучковый камбий закладывается рано, в паренхиме сердцевинных лучей, в связи с чем камбиальное кольцо начинает функционировать также сравнительно рано. На рис. 180 показано уже вторичное строение стебля кирказона, но с ясно сохранившейся первичной структурой.

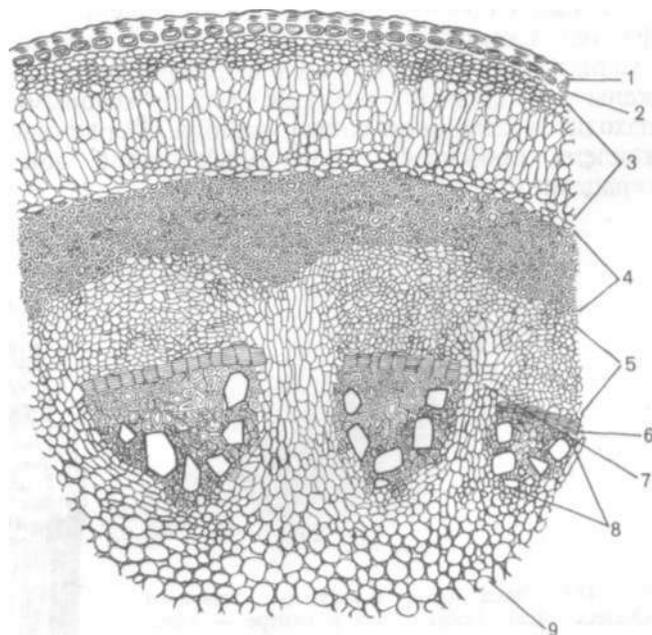


Рис. 180. Стебель кирказона (*Aristolochia clematidis*) с рано возникающим межпучковым камбием (поперечный срез):

1 — кутикула; 2 — эпидермис; 3 — коровая паренхима; 4 — перициклические лубяные волокна; 5 — флоэмная часть пучка; 6 — камбий; 7 — формирующийся межпучковый камбий; 8 — ксилемная часть пучка; 9 — сердцевина

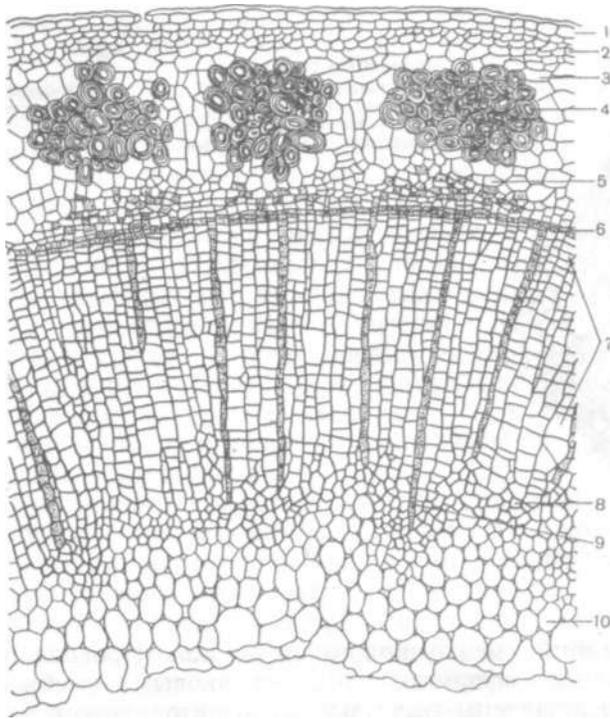


Рис. 181. Стебель льна (*Linum usitatissimum*) непучкового строения на поперечном срезе:
1 — эпидермис; 2 — хлорофиллоносная паренхима; 3 — эндодерма; 4 — склеренхима (лубяные волокна); 5 — флоэма; 6 — камбий; 7 — вторичная ксилема; 8 — первичная ксилема; 9 — сердцевинные лучи; 10 — сердцевина

Примером стебля с непучковым строением является лен (рис. 181). У льна хорошо различаются элементы первичной и вторичной структуры. Клетки первичной паренхимы отличаются сравнительно мелкими размерами и продолговатой формой вследствие растяжения стебля в горизонтальном направлении на ранних этапах развития. Перициклические лубяные волокна располагаются отдельными участками, а не сплошным кольцом. Оболочки их сильно утолщены. Во флоэме находится крупноклеточная вторичная лубяная паренхима. Ксилема и флоэма расположены сплошными кольцами, между которыми находится сплошное кольцо камбия. Первичная ксилема примыкает к перимедулярной зоне сердцевины.

СТЕБЕЛЬ ДРЕВЕСНОГО РАСТЕНИЯ (ОБЩИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ)

У древесных голосеменных и покрытосеменных растений работа камбия, а следовательно, и утолщение стебля может продолжаться долгие годы. Длительным утолщением обладают также подземные побеги многолетних трав. Характер расположения камбия и формирования им вторичных тканей чрезвычайно разнообразен у разных систематических групп. Для зон с умеренным сезонным климатом можно выделить *древесный тип* растения, обладающий группой общих признаков.

Центр древесного ствола занят древесиной, составляющей 80—90 % его объема. Первичные ткани, т. е. сердцевина и первичная ксилема, в многолетнем стволе уже практически неразличимы. На поверхности древесины находится камбиальная зона (слой камбия) и недифференцированных проводящих элементов), а снаружи от него — вторичная кора. В состав вторичной коры входят вторичная флоэма (луб), остатки первичной флоэмы и первичной коры, а также перидерма, заменившая эпидермис. Позднее первичная кора становится совершенно неразличимой, а из наружных слоев вторичной коры образуется корка. Структурные особенности древесного ствола обычно изучаются на срезах, проведенных через него в трех взаимно перпендикулярных направлениях — *поперечном, продольном радиальном и продольном тангенциальном* (рис. 182).

Камбий откладывает новые слои древесины и луба с определенной периодичностью, зависящей от смены времен года. Наивысшей активностью камбий обладает весной, когда растут молодые побеги и разворачиваются листья. В этот период элементы, формируемые камбием, крупные, тонкостенные, с широкими просветами. Древесина, образующаяся в период наибольшей активности камбия, называется *ранней (весенней)*. Во второй половине лета, когда листья окончательно формируются, деятельность камбия постепенно за-

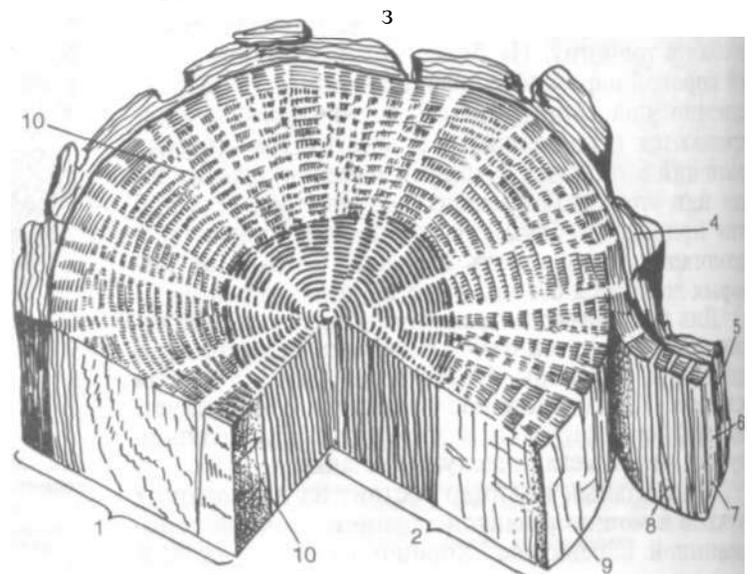


Рис. 182. Схема части ствола дуба красного (*Quercus rubra*). Темная зона в центре — ядро; светлая часть древесины — заболонь:
1 — поверхность тангенциального среза; 2 — поверхность радиального среза; 3 — поверхность поперечного среза; 4 — перидерма; 5 — наружная кора; 6 — внутренняя кора; 7 — вторичная кора; 8 — флоэмный луч; 9 — поверхность камбия; 10 — ксилемный луч

медляется, элементы, которые он откладывает,— мелкие, с утолщенными оболочками, узкими просветами. Они входят в состав *поздней {летней} древесины*. Зимой деятельность камбия приостанавливается. Так каждый год происходит чередование весенних и летних элементов луба и древесины, которые в совокупности образуют *слой (кольцо) прироста*, или *годовое кольцо*. В каждом годовом кольце весенние элементы занимают его внутреннюю часть, а летние — наружную. Чередование годовых колец хорошо видно в древесине, в коре эти кольца выражены слабо.

В тропических областях с их равномерным климатом у древесных пород годовые слои достаточно отчетливо образуются при чередовании влажных и засушливых периодов.

В. Г. Александров (1966) приводит достаточно убедительные доказательства того, что образование годовых колец непосредственно связано с массовым разветвлением и усиленным ростом листьев. Изученное им строение древесины различных видов дуба показало, что у некоторых видов с вечнозеленой листвой, произрастающих в субтропической зоне, смена листьев происходит постепенно, и новые листья разворачиваются и растут весь год равномерно. У таких дубов годовые слои неясны. У дубов с опадающей в определенные сезоны листвой и с массовым распусканием новых листьев, произрастающих в тех же условиях, что и вечнозеленые, годовые кольца выделяются отчетливо.

Годовые кольца, хорошо заметные на спилах стволов, служат показателем возраста дерева. Однако следует помнить, что иногда образуются *ложные кольца*. Деятельность камбия может приостанавливаться при отмирании листьев, вызванном весенними заморозками, или при объедании их гусеницами, что стимулирует распускание спящих почек. Появляются добавочные (ложные) кольца за одну вегетацию.

Ширина годовых колец зависит от многих причин. Одни виды (например, тополь) вообще образуют широкие годовые слои, другие (кизил) — узкие. Деревья в оптимальном возрасте имеют более широкие кольца, чем в молодом и старом состоянии. Благоприятные климатические условия обуславливают заложение крупных колец. Расположение ветвей в кроне дерева, произрастание деревьев в густом древостое или свободно и другие условия — факторы, влияющие на размеры годового прироста.

Наблюдается и отсутствие (выпадение) годового кольца в экстремальных условиях, угнетающих деятельность камбия. Выпадение колец происходит иногда у карликовых деревьев, у плагитропных побегов, при поражении деревьев насекомыми, грибными и бактериальными заболеваниями.

Таким образом, годовые кольца отражают изменения климатических условий разных лет, что широко используется в *дендроклиматологии*. *Дендрохронология* устанавливает по годовым кольцам возраст археологических находок.

Древесина и луб стеблей с длительным вторичным утолщением состоят в основном из кле-

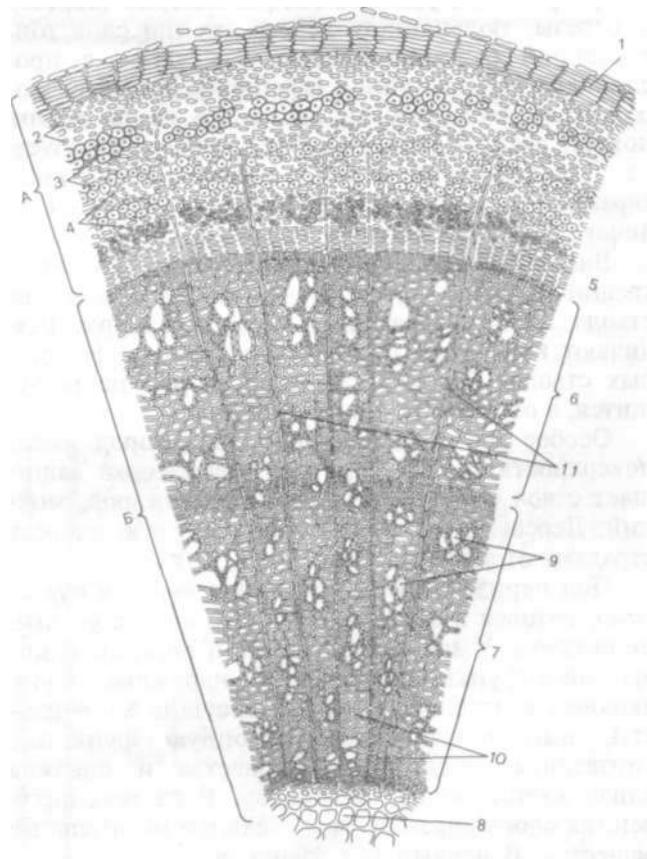
ток, отложенных веретеновидными инициалами камбия и вытянутых вдоль органа (сосуды, трахеиды, ситовидные трубки, волокна). Одни из этих элементов выполняют свои функции только в живом состоянии, другие быстро теряют живое содержимое, но именно в таком виде и выполняют свои функции.

Наибольшим числом живых клеток обладают молодые слои луба и древесины, именно по этим слоям идет активный транспорт веществ. С возрастом живые элементы отмирают — луб обычно через год, древесина — медленнее.

Таким образом, в стволе древесного растения одновременно идут два процесса: отмирают и выключаются из массового транспорта стареющие проводящие элементы, а в проведение веществ включаются новые образующиеся ткани. Эти процессы протекают согласованно и обеспечиваются деятельностью тонкого камбиального слоя.

Большая часть ствола состоит из отмерших клеток, не участвующих в транспорте веществ, но имеющих огромное значение как опорный скелет, поддерживающий крону. Мертвые ткани коры защищают внутренние живые ткани.

Строение стебля (ствола) древесного двудольного растения (рис. 183). В стеблях двудольных, как говорилось выше, вторичные изменения наступают очень рано. У одно-трехлетних веток еще можно наблюдать структурные элементы первичного строения — остатки эпидермиса над Пери-



Лис. 183. Поперечный срез двулетнего стебля вяза: А — вторичная кора; Б — древесина; 1 — перидерма с остатками эпидермиса; 2 — коровая паренхима; 3 — механические волокна; 4 — флоэма; 5 — камбиальная зона; 6 — кольцо ксилемы второго года; 7 — кольцо ксилемы первого года; 8 — сердцевина; 9 — сосуды и трахеиды; 10 — древесинная паренхима; 11 — сердцевинные лучи

дермой, колленхиму, перициклические лубяные волокна, реже крахмалоносное влагалище. Эти образования первичной структуры впоследствии либо сливаются, либо входят в состав корки дерева.

По мере увеличения массы вторичной флоэмы элементы первичной флоэмы сплющиваются и с течением времени исчезают в нарастающей массе вторичной флоэмы.

Границу между первичной корой и осевым цилиндром у двудольных древесных растений составляет перицикл со своими производными. Чаще всего это перициклические волокна, расположенные кольцом или отдельными группами. У некоторых древесных пород перициклические волокна отсутствуют.

Кора. Корой деревьев и кустарников называют наружную часть ствола от его поверхности до камбия. Она состоит из остатков первичной коры (если они не успели отслоиться) и вторичной флоэмы.

При формировании вторичной структуры древесный стебель покрывается *перидермой*, позже коркой. Гистологический состав перидермы у различных пород неодинаков. Феллема (пробка) может состоять из тонкостенных клеток (бузина, черемуха) либо из тонкостенных и толстостенных вместе. Утолщаться может только внутренняя стенка пробковеющих клеток (калина) или утолщаются тангенциальные стенки (многие ивы), а у некоторых деревьев стенки клеток пропитываются суберином и утолщаются равномерно (береза). У березы, туюпанного дерева два-три слоя тонкостенной (мягкой) пробки чередуются с прослойками толстостенной (крепкой). У многих пород (граб, бук) стебель иногда до конца жизни покрыт гладкой перидермой и корка не образуется. Для древесных пород с гладкой перидермой характерны разные формы и расположение чечевичек.

Видоспецифическим признаком являются трещины корки — их расположение (по длине ствола, косо, квадратами и т. д.) и размеры. Различают кольчатую и чешуйчатую корку. На старых стволах березы, например, корка не шелушится, а образует глубокие трещины.

Особое значение для древесных пород имеет поверхность корки. Так, шершавая корка защищает ствол от солнечных ожогов, пожаров, молний. Деревья с гладкой корой в первую очередь страдают от этих факторов.

Под перидермой располагается *коровам паренхима*, которая в нижней части граничит с осевым цилиндром. У древесных растений паренхима коры многофункциональна. Ее наружные слои, включая клетки феллодермы, несущие хлоропласты, выполняют ассимиляционную функцию, синтезируя органические вещества и снабжая близлежащие ткани кислородом. В клетках внутренних слоев паренхимы запасаются питательные вещества. В первый год жизни ветки клетки коровой паренхимы способны утолщать оболочки и выполнять функции колленхимы. В ней встречаются также специальные секреторные клетки, смоляные ходы, млечники.

В состав коры входит *вторичная флоэма* {луб}. Ее элементы образуются камбием экзархно (от центра к периферии). С наружной стороны флоэма примыкает к перициклическим волокнам или, при их отсутствии, к паренхиме.

Морфологически и функционально важными элементами флоэмы являются *ситовидные трубки*. У цветковых растений они разнообразны по форме, размерам, имеют клетки-спутницы в разном количестве и различного сечения.

Механическая ткань во флоэме представлена склеренхимой (лубяные волокна). Количество лубяного волокна во флоэме, форма, размер клеток, расположение относительно разнообразны. У многих растений волокна располагаются во флоэме рядами, чередуясь с участками ситовидных трубок и паренхимы (рябина, виды тополей). В других случаях лубяные волокна располагаются рассеянно между элементами луба. Степень одревеснения лубяного волокна у древесных пород различна.

У некоторых растений число слоев флоэмы (ситовидных трубок с клетками-спутницами) не соответствует годовому приросту. У белой акации, например, за год образуются четыре слоя ситовидных трубок, чередующихся с лубяными волокнами. Длина лубяных волокон у древесных растений составляет в среднем 0,50—1,50 мм, на их стенках хорошо заметна слоистость.

Кроме склеренхимы, в составе вторичной флоэмы встречаются каменные клетки (платан, бук, тсуги), количество которых с возрастом увеличивается.

Сплошной массив флоэмы в радиальном направлении прерывается сердцевинными лучами. Первичные сердцевинные лучи берут начало из сердцевины стебля, а во флоэмной части расширяются к периферии. Отходящие от сердцевинных лучей ответвления прерывают флоэму в тангенциальном направлении и соединяют между собой два луча. Эти ответвления относят обычно к флоэмной паренхиме.

К лубяной паренхиме относятся также живые, тонкостенные, заостренные на концах или веретеновидные клетки, напоминающие по форме камбиальные. Эти клетки называются *камбиформом*. Так же, как лубяные волокна, флоэмная паренхима располагается параллельными рядами или рассеянно среди других элементов флоэмы. С возрастом оболочки ее клеток слабо одревесневают. В клетках паренхимы находятся продукты выделений — алкалоиды, гликозиды, дубильные вещества, изредка — кристаллы щавелевокислого кальция. У некоторых растений флоэмная паренхима отсутствует или ее очень мало. У ряда древесных пород (каучуковое дерево, фикус, бересклет европейский) во флоэме находятся млечники. С возрастом отдельные паренхимные клетки склерифицируются, теряют живое содержимое и превращаются в склереиды.

В отличие от первичной коры, которая образуется в результате дифференциации верхушечной меристемы и состоит из основной паренхимы, вторичная флоэма образуется в результате деятельности камбия и имеет сложное и раз-

нообразное строение. В ее состав входят проводящие, механические, выделительные ткани, паренхима.

Древесина. Если не считать использования различных растительных органов в пищу, ни одна ткань растений не играла в жизни человека на протяжении всей его истории более существенной роли, чем *древесина*, или *вторичная ксилема*. Несмотря на широкое применение новых строительных и синтетических материалов, металлов, и в наше время древесина остается важнейшим сырьем многих видов промышленности, находит все большее применение в строительстве, мебельном производстве. Из нее добывают древесный спирт, уксусную кислоту, деготь, ацетон, различные смолы, краски.

Особенности строения древесины изучают в особом разделе анатомии растений. Существует наука о технических свойствах древесины — *древесиноведение*. Установлено, что признаки ее структуры очень устойчивы и видоспецифичны. Они позволяют проследить эволюцию таксона, так как примитивные и специализированные черты организации древесины легко диагностируются. Выяснение направлений развития древесины и ее отдельных элементов облегчается тем, что у многих ископаемых растений древесина хорошо сохраняется. Поэтому, сравнивая строение древесины вымерших и ныне живущих растений, исследователи установили эволюционные связи между различными группами растений.

Клетки древесины откладываются камбием и нарастают в центробежном направлении. У древесных растений древесина образует сплошное кольцо, прирост ее возобновляется ежегодно и в стебле накапливается значительная общая масса.

Древесина, как и первичная ксилема, выполняет водопроводящую, механическую и запасную функции. Этим функциям соответствуют определенные ткани древесины. Наряду с известными нам члениками сосудов, трахеидами, волокнами либриформа и клетками лучей (лучевой, или радиальной паренхимы) в состав древесины входят клетки вертикальной (древесинной) паренхимы, а также *волокнистые трахеиды*, *перегородчатые волокна* и *замещающие волокна* (рис. 184; см. рис. 100).

Не все названные элементы обязательно присутствуют в каждой древесине. Анатомические и технологические свойства древесины зависят от характера, количества и особенностей сочетания ее элементов.

Древесина *лиственных растений* (древесных двудольных) имеет сложный гистологический состав и разнообразное строение (см. рис. 183, 185, 186). Сосуды и трахеиды представлены всеми их типами, но чаще встречаются точечные и сетчатые, причем имеют дополнительные утолщения в виде колец, спиралей, сеточек. В древесине одного растения могут быть сосуды с простыми и сложными перфорационными пластинками и различными их сочетаниями. Сосуды разных растений отличаются размерами, строением перфорационной пластинки, типом утолщения клеточной оболочки.

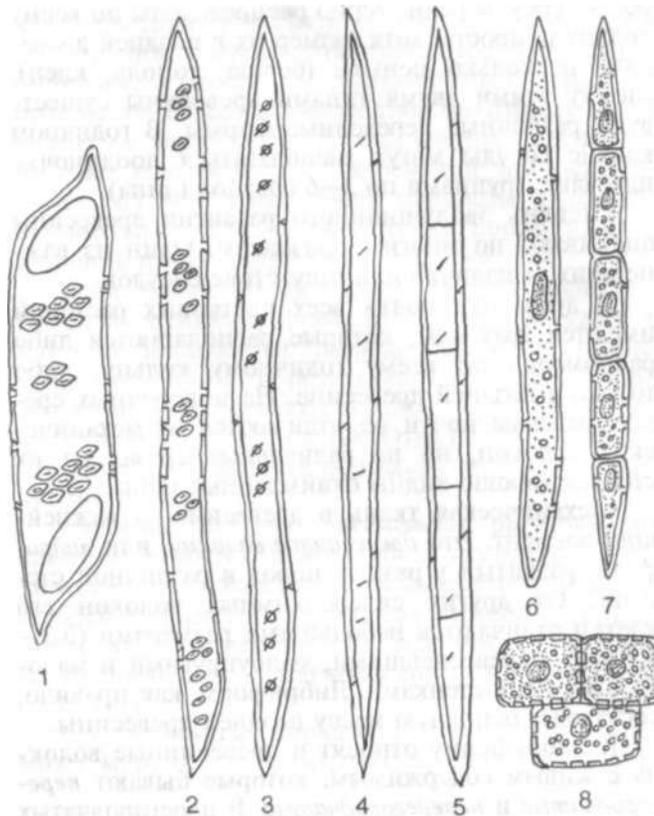


Рис. 184. Элементы, входящие в состав древесины (по А. Е. Васильеву и др., 1978):

1 — членик сосуда; 2 — проводящая трахеида; 3 — волокнистая трахеида; 4 — древесинное волокно (либриформ); 5 — перегородчатое волокно; 6 — замещающее волокно; 7 — тяж вертикальной древесинной паренхимы; 8 — лучевая (радиальная) паренхима

У некоторых представителей двудольных древесных встречаются только сосуды (ясень, платан) либо только трахеиды (некоторые магнолиевые).

По расположению сосудов в годичном кольце различают *кольцесосудистую* и *рассеяно-сосудистую* древесину (рис. 185). В первом случае в ранней древесине располагается основная масса крупных сосудов, в поздней — они либо мелкие, либо отсутствуют (дуб, ясень, вяз и др.); во вто-

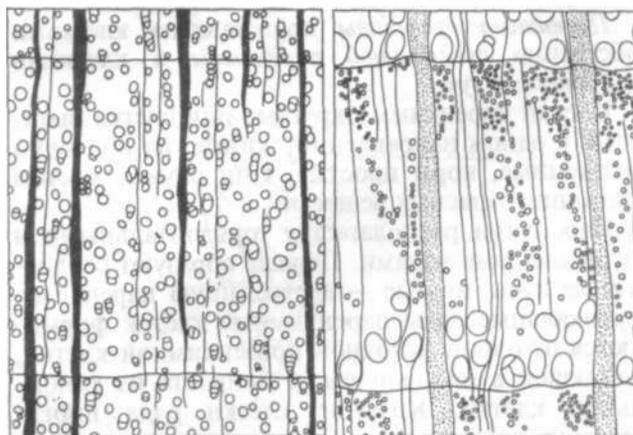


Рис. 185. Схема строения древесины растений с разным расположением сосудов:

А — рассеяно-сосудистая древесина клена (*Acer pseudoplatanus*); Б — кольцесосудистая древесина дуба (*Quercus robur*)

ром — сосуды равномерно распределены по всему кольцу прироста, хотя размер их в поздней древесине несколько меньше (береза, тополь, клен). Между этими двумя типами древесины существуют различные переходные формы. В годичном кольце сосуды могут располагаться поодиночке или чаще группами по 3—6 сосудов (липа).

Степень эволюционного развития древесины оценивают по многим признакам. Один из важнейших — наличие или отсутствие сосудов.

В древесине почти всех цветковых растений имеются трахеиды, которые располагаются либо равномерно по всему годичному кольцу, либо только в поздней древесине. На поперечных срезах трахеиды почти не отличаются от механических волокон, но на радиальных срезах на их стенках хорошо видны окаймленные поры.

Механическая ткань в древесине — важнейший элемент. Это *древесинное волокно*, или *либриформ*, развитый у разных пород в различной степени. От других склеренхимных волокон его клетки отличаются небольшими размерами (0,3—1,7 мм), одревесневшими, малоупругими и малоэластичными стенками. Либриформ, как правило, составляет основную массу поздней древесины.

К либриформу относят и древесинные волокна с живым содержимым, которые бывают *перегородчатые* и *неперегородчатые*. В перегородчатых волокнах по завершении их роста образуется несколько тонких недревеснеющих поперечных перегородок, хотя общая стенка такого волокна утолщенная и одревесневшая (см. рис. 184, 5). Перегородчатые волокна чаще встречаются у древовидных лиан, плюща, винограда; у неперегородчатых волокон поперечные перегородки не образуются.

Во всех живых древесинных волокнах содержатся запасные вещества — крахмал, масло, в оболочках иногда откладываются гемицеллюлозы. Такие гистологические элементы приближаются морфологически и функционально к древесинной паренхиме.

Либриформ отсутствует в древесине некоторых магнолиевых. В этом случае механическую роль выполняют трахеиды. В древесине многих растений можно видеть формы, переходные от трахейд к либриформу.

Паренхима древесины представлена клетками собственно *древесинной паренхимы* и клетками *сердцевинных лучей*.

Клетки паренхимы округлые или слегка вытянутые в одном направлении, живые, их оболочки утолщенные, поры простые. Они служат местом отложения запасных веществ.

Паренхима располагается горизонтальными и вертикальными рядами. Первые образуют сердцевинные лучи, вторые — древесинную паренхиму. Вертикальные ряды паренхимных клеток формируются от одной исходной прозенхимной клетки, возникшей в молодой части прироста из камбиальной клетки. Крайние клетки ряда иногда имеют на полюсах заостренные окончания. Стенки клеток древесинной паренхимы слабо утолщенные, пронизаны порами. Иногда при дифференциации клетки паренхимы поперечные пере-

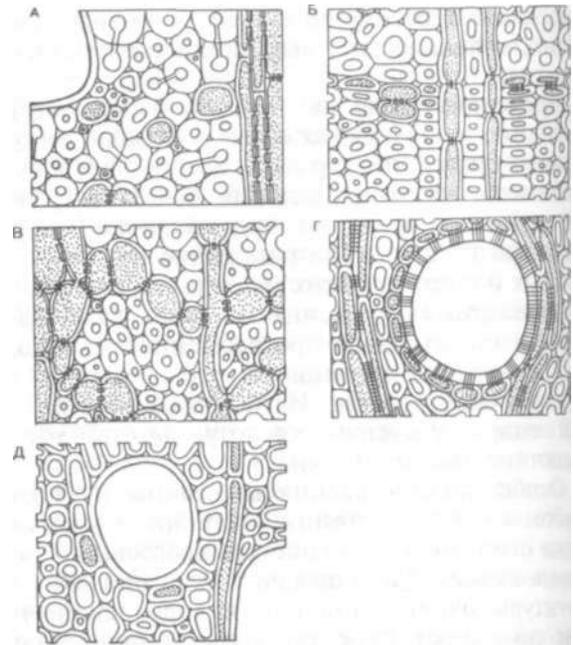


Рис. 186. Строение древесины растений с разным расположением древесинной паренхимы (по А. А. Яценко-Хмельевскому, 1954):

А — диффузная паренхима у бука (*Fagus orientalis*); Б — терминальная у клена (*Acer ibericum*); В — метатрахеальная у дуба (*Quercus macranthera*); Г — вазисентрическая у ясеня (*Fraxinus excelsior*); Д — скудновазисентрическая у тополя (*Populus gracilis*)

городки не образуются и формируется прозенхимная клетка с заостренными концами и утолщенной оболочкой. Такую клетку называют *замечающим волокном* (см. рис. 184, 6).

Расположение клеток древесинной паренхимы может быть различным (рис. 186). *Диффузная (апотрахеальная)* паренхима непосредственно не связана с сосудами, а располагается рассеянно по всему годичному кольцу (липа, груша, дуб). *Терминальная* паренхима лежит на внешней границе годичного кольца (ива, лиственница, магнолия). *Паратрахеальная* паренхима расположена непосредственно около сосудов (ясень, клен). Каждый из этих типов древесинной паренхимы имеет несколько разновидностей. Например, паратрахеальная паренхима бывает *метатрахеальной*, *вазисентрической*, *скудновазисентрической* (см. рис. 186, В, Г, Д).

Между гистологическими элементами древесины — трахеидами, либриформом, древесинной паренхимой — могут быть разнообразные переходные формы.

Сердцевинные лучи бывают *первичными* (берут начало от сердцевины и заканчиваются в первичной коре) и *вторичными* (начинаются от какого-либо годичного кольца древесины и продолжают до камбиальной зоны). В отличие от первичных вторичные сердцевинные лучи образованы камбием. Между двумя типами лучей функциональных различий нет; они различны по размерам и конфигурации. Луч называется *гомогенным*, если он состоит из одинаковых клеток, и *гетерогенным*, если его клетки разные по строению; *узким*, если слагается из одного-двух рядов клеток, и *широким* (многорядный). Отличаются сердцевинные лучи и по высоте. По данным В. Ф. Раз-

дорского (1949), высота их колеблется от 0,2 мм у ясеня до 2 мм у бука и 5—8 мм у дуба. Клетки лучей сообщаются между собой порами. Имеются хорошо развитые в радиальном направлении межклетники, с помощью которых осуществляется вентиляция внутренних слоев древесины. В паренхимных клетках сердцевинных лучей откладываются запасные вещества, главным образом крахмал.

Выделительные ткани в древесине двудольных встречаются редко. У большинства вместилищами выделений служат паренхимные клетки, содержащие кристаллы оксалата кальция.

Таким образом, главная масса древесины состоит из мертвых клеток с утолщенными оболочками, среди которых располагаются живые элементы лучевой и вертикальной паренхимы, взаимосвязанные между собой и образующие систему, по которой передвигаются органические вещества. Летом эти вещества, синтезированные в зеленых органах растения, передвигаются вниз, а затем по сердцевинным лучам в живые клетки древесины, где запасаются. Весной вещества запаса, превращаясь в растворимые сахара, с током воды поднимаются по древесине вверх к растущим частям растения.

Доказано, что, хотя водный транспорт идет по сосудам и трахеидам, древесина в целом может выполнять водопроводящую функцию до тех пор, пока в ней имеются живые элементы. Вода передвигается лишь по небольшому слою молодой древесины, образованному в последние годы.

Возрастные изменения в древесине. Самые старые кольца прироста расположены в центре ствола. С возрастом затрудняется перенос воды, кислорода, питательных веществ во внутренние части древесины, они теряют водопроводящую функцию. Постепенно происходит отмирание всех живых элементов древесины. В сосудах начинается тилообразование — в их полость врастают ближайшие паренхимные клетки, или тилы (см. рис. 101). Часто стенки тил сильно утолщаются, а внутри них накапливаются смолы, эфирные масла, камеди, дубильные и другие вещества, которые сохраняют древесину от гниения.

В результате накопления в гистологических элементах различных веществ и их окисления древесина приобретает окраску, характерную для данной породы. Со временем число годичных колец, подвергающихся тилообразованию, возрастает, центр древесины — его наиболее старая часть — выделяется более темной окраской. Эта часть называется *ядром*, а древесные породы, древесина которых имеет его, — *ядровыми* (дуб, ясень, вяз). Молодую древесину, лежащую под камбием, называют *заболонью*. Внутри от заболони расположена древесина, которая имеет меньшую влажность, и почти не принимает участия в проведении воды, а служит в какой-то степени резервуаром запасной воды. Если эта древесина не отличается от заболони, то ее называют *спелой*, а породы с такой древесиной — *спелодревесными* (осина, бук, груша и др.).

Особенно высоко ценится окрашенная ядро-

вая древесина. У грецкого ореха, каштана благородного она темно-каштановая, дуба, вяза — коричневая, у тисса — темно-красная, ольхи — оранжевая, барбариса — желтая, некоторых видов хурмы — черная и т. д. Окрашенная древесина широко используется в мебельной промышленности, из нее изготовляют предметы художественного промысла. У некоторых пород ядро и заболонь имеют одинаковую окраску.

Если древесина не пропитывается веществами-антисептиками, формируется мягкое ядро, в котором поселяются разрушающие его грибы, микроорганизмы. В результате образуется дупло, что во многих случаях сокращает срок жизни дерева (платан, ива, тополь). Отдельные древесные растения, например липа, платан, и с дуплом живут много лет.

Строение стебля голосеменных растений (на примере хвойных). Деятельность камбия обуславливает общее сходство анатомической структуры стеблей хвойных и двудольных растений. Однако существуют определенные различия в составе гистологических элементов коры и древесины (рис. 187).

Среди хвойных пород большую роль в экономике многих стран играют представители сем.

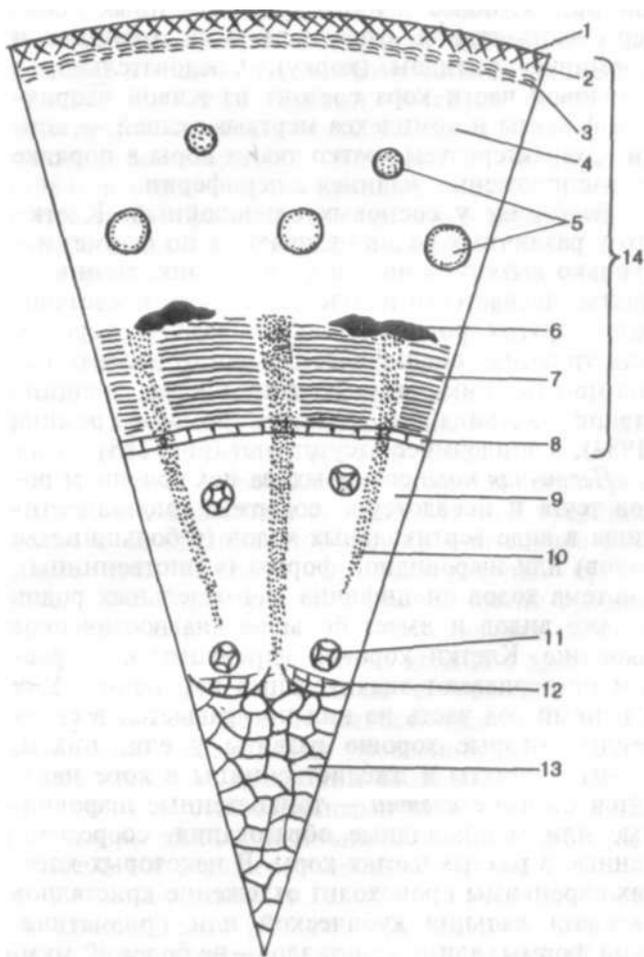


Рис. 187. Поперечный срез стебля сосны обыкновенной: 1 — эпидерма; 2 — гиподерма; 3 — перидерма; 4 — первичная кора; 5 — смоляные ходы первичной коры; 6 — первичная флоэма; 7 — вторичная флоэма; 8 — камбий; 9 — вторичная ксилема; 10 — сердцевинный (лубодревесинный) луч; 11 — вертикальный смоляной ход вторичной ксилемы; 12 — первичная ксилема; 13 — сердцевина; 14 — кора

сосновых (Pinaceae). Они являются основным сырьем для деревообрабатывающей, целлюлозно-бумажной и мебельной промышленности. В связи с этим структура стебля (ствола) сосновых, куда относятся наиболее распространенные и ценные породы хвойных (сосна, ель, пихта, лиственница, кедр и др.), довольно хорошо изучена. Рассмотрим основные черты строения стебля хвойных на примере представителей этого важнейшего семейства.

Кора* представляет целостную систему поверхностных тканей, находящихся на границе двух сред. Детально изучена зарубежными и отечественными авторами на микроуровне (Л. И. Лотова, 1981; В. М. Еремин, 1984) и электронно-микроскопическом уровне (А. Л. Курсанов, 1976; А. Е. Васильев, 1977; Ю. В. Гамалей, 1981). Уже у однолетних стеблей в конце вегетационного периода кора включает вторичную и первичную флоэму, первичную кору и перидерму. До момента образования перидермы в коре в качестве покровной ткани имеется эпидермис, под которым у представителей некоторых родов сосновых расположены гиподерма и воздухоносная ткань. Формирование перидермы вызывает отмирание этих тканей, которые, однако, удерживаются на поверхности стебля у отдельных видов до 7 лет (например, у ели). По мере образования повторных, более глубоко расположенных перидерм часть тканей, отсекаемых ими, отмирает и формирует ритидом (корку). Следовательно, в стволовой части кора состоит из живой вторичной флоэмы и комплекса мертвых тканей — корки. Охарактеризуем кратко ткани коры в порядке их расположения, начиная с периферии.

Эпидермис у сосновых однослойный. Клетки его у различных родов отличаются по форме, несколько выпянуты по оси органа, тонкостенные у пихты, псевдотсуги и толстостенные у представителей других родов. Кутикула развита хорошо, есть трихомы, специфические для отдельных видов по строению, размеру, типу клеток, толщине стенок. Устьица, по данным В. М. Еремина (1984), в эпидермисе отсутствуют (рис. 188).

Первичная кора сосновых, за исключением родов тсуга и псевдотсуга, содержит смолостеблища в виде вертикальных ходов (у большинства родов) или шаровидной формы (у лиственницы). Система ходов специфична для отдельных родов и даже видов и имеет большое диагностическое значение. Клетки коровой паренхимы с возрастом претерпевают значительные изменения. Уже в первый год часть из них превращается в склериды, которые хорошо развиты у ели, пихты, сосны. У пихты и лжелиственницы в коре находятся *слизевые клетки* — тонкостенные шаровидные или мешковидные образования, сосредоточенные в разных частях коры. В некоторых клетках паренхимы происходит отложение кристаллов оксалата кальция кубической или призматической формы, длина кристаллов — не более 40 мкм.

* Излагается по: Еремин В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых Воронеж, 1984.



Рис. 188. Поперечный срез коры однолетнего побега сосны (*Pinus funebris*) (по В. М. Еремину, 1984): 1 — эпидермис с кутикулой; 2 — перидерма; 3 — первичная кора; 4 — основной смоляной ход; 5 — проводящая флоэма; 6 — зона камбия

Перидерма у хвойных формируется так же, как у двудольных растений. В однолетних стеблях феллема у большинства видов гомогенная, клетки ее тонкостенные, со второго года — гетерогенная, в ней видны каменистые клетки. Почти у всех видов в слое клеток, прилегающих к феллогену, часто откладываются кристаллы оксалата кальция. Отдельные виды отличаются по мощности феллемы и форме ее клеток. У феллогена и феллодермы отличительных признаков на уровне видов не обнаруживается.

Спустя две-три недели после начала роста побега из клеток первичной коры дифференцируется феллоген и начинается образование *перидермы*. Субэпидермально она формируется у пихты и некоторых сосен (подрод *Strobus*); у псевдотсуги, видов сосен подрода *Pinus* под эпидермисом находится гиподерма; у ели, лиственницы, кедра, лжелиственницы, кроме гиподермы, еще и паренхима листовых подушек.

Гиподерма у разных видов голосеменных весьма специфична. Очень толстостенные клетки имеет гиподерма у сосны, ели, лиственницы, тонкостенные — у псевдотсуги. Располагается как в виде сплошного, так и в виде прерывистого кольца. В молодых ветвях содержит хлоропласты и осуществляет фотосинтез, снабжая окружающие ткани кислородом. Клетки воздухоносной ткани, слагающие листовые подушки, — тонкостенные, мешковидные, на поперечном срезе многоугольные и крупнее соседних клеток гиподермы и феллемы. Эта ткань хорошо развита у ели, лиственницы.

Механическая ткань типа колленхимы и лубяные волокна в коровой паренхиме отсутствуют.

Флоэма образует кольцевой пояс между первичной корой и камбием. Различия между листовыми и хвойными древесными породами в структуре флоэмы значительные. Первичная флоэма расположена отдельными участками (от 6 до 30 — по числу пучков при первичном строении стебля). Сложена она слабодифференцированными ситовидными клетками и паренхимными элементами. Функционируют элементы первичной флоэмы недолго.

Вторичная флоэма состоит из ситовидных клеток, тяжелой (радиальной) и лучевой (горизонтальной) паренхимы. Другие элементы (слизевые клетки, склереиды) являются видоизменением паренхимных клеток. Вся вторичная флоэма четко дифференцирована на *проводящую* и *непроводящую зоны*. Проводящая зона — это последний годичный слой, и лишь у некоторых видов она включает два годичных слоя.

На стенках ситовидных клеток расположены многочисленные *ситовидные поля* округлой или эллипсовидной формы. Длина ситовидных элементов составляет 700—4000 мкм и зависит от местоположения в стволе и экологических условий. Процесс их развития до сих пор изучен недостаточно. Важный признак ситовидных клеток хвойных — отсутствие клеток-спутниц, роль которых выполняют *клетки Страсбургера*, расположенные по краям флоэмных лучей и среди клеток тяжелой паренхимы. Однако связь проводящих элементов с этими клетками носит лишь физиологический характер (а не онтогенетический, как у ситовидных трубок и клеток-спутниц).

Тяжелая паренхима в проводящей флоэме у разных родов хвойных представлена неодинаковым количеством. Во флоэме однолетних стеблей она всегда диффузная, в стволовой части может быть диффузной, но чаще расположена полосами, ориентированными перпендикулярно к флоэмным лучам. Число полос может быть различным: от одной до трех-четырёх, расположенных в разных участках годичного кольца. Лучевая паренхима представлена однородными многослойными сердцевинными лучами; краевые клетки *стоячие* и выполняют роль клеток-спутниц (гетерогенный луч). Во флоэме однолетних стеблей преобладают 1—5-слойные лучи, с возрастом их общее количество уменьшается, но увеличиваются высота и количество слоев. Некоторая часть лучей у сосны, ели, лиственницы, кедра содержит смоляные ходы.

Возрастные изменения коры. Располагаясь снаружи древесного ствола и испытывая влияние как внешней среды, так и давление изнутри, кора в значительной степени подвергается возрастным изменениям.

С первого и особенно второго года жизни стебля начинается склерификация первичной коры и вторичной флоэмы. Склереиды часто сосредоточены в периферической части стебля, располагаясь одиночно или группами. Как правило, это брахи- и астросклереиды. Смолоносная система первичной коры с возрастом теряет четкость и стройность, нарушается взаимосвязь основных и дополнительных ходов, на отдельных участках

они разрушаются или превращаются в изолированные смолеместилища, а при формировании корки отмирают.

Непроводящая флоэма у всех хвойных постепенно пополняется деформированными ситовидными трубками, потерявшими проводящие функции. В связи с этим уменьшается ширина годичного слоя флоэмы. Тяжелая паренхима несколько увеличивается в объеме в результате деления и разрастания клеток, часть из которых трансформируется в склереиды или слизевые идиобласты. Все эти процессы обуславливают формирование четких границ между годичными слоями в коре почти у всех видов хвойных.

Наиболее легко наблюдаемым возрастным изменением является *формирование корки (ритидома)*. У многих хвойных годичные приросты корки регулярно отслаиваются. У сосен такие слои опадают чешуями (чешуйчатая корка). Однако поверхность ствола сохраняет довольно толстый слой пробки. Так, у сосны эльдарской в возрасте 250 лет насчитывается более 100 годичных слоев пробки, образующих корку с трещинами глубиной 15—20 см. У некоторых видов сосен, елей, пихт, кипариса корка более или менее гладкая. Иногда сочетание более старых и молодых участков корки, различающихся окраской, придает дереву декоративный вид (сосна китайская). Поздно формируется или совсем не образуется корка у многих видов пихт. Начало формирования и мощность ритидома во многом зависят от экологических условий. В коре почти нет кристаллов оксалата кальция, столь многочисленных во вторичной флоэме. В. М. Еремин (1984) в связи с этим предполагает, что оксалат кальция в коре сосновых не конечный продукт метаболизма, а его подвижная форма.

В результате возрастных изменений в стволовой части кора приобретает следующие состав и топографию. Начиная от камбия расположена проводящая флоэма, которая переходит в непроводящую, граничащую с ритидомом. Ритидом состоит из участков отмершего луба и слоев последовательно образующихся перидерм.

Древесина голосеменных является примером древесины, лишенной сосудов. Полное представление о ее организации дает сравнительное изучение трех взаимно перпендикулярных срезов (рис. 189). Структура этой древесины по сравнению с имеющейся у большинства двудольных относительно проста. Годичные кольца в древесине четко разграничены. Главная ее особенность — отсутствие сосудов и относительно небольшое количество осевой, или древесной, паренхимы. Основную массу древесины составляют трахеиды, они длинные с заостренными концами. У сосны, например, длина отдельных трахеид достигает 4 мм и в 100 раз превышает ее толщину.

На поперечном срезе трахеиды располагаются правильными радиальными рядами, каждый ряд — производное одной камбиальной клетки. Ранняя древесина состоит из тонкостенных широкополостных трахеид с крупными округлыми окаймленными порами, которых особенно много на концах клеток, в области смыкания с другими

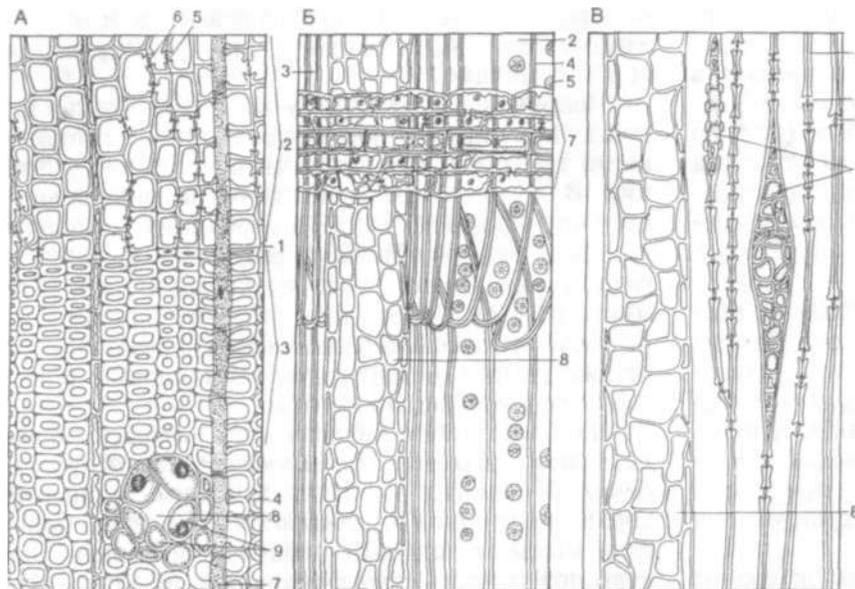


Рис. 189. Строение древесины сосны (*Pinus silvestris*):

A — поперечный срез; *B* — продольный радиальный разрез; *B'* — продольный тангенциальный разрез; 1 — граница годичного кольца; 2 — трахеиды ранней древесины; 3 — трахеиды поздней древесины; 4 — стенка трахеиды; 5 — окаймленные поры; 6 — торус; 7 — сердцевинный луч; 8 — вертикальный смоляной канал; 9 — эпителий смоляного канала

трахеидами. Все пары пор между соседними трахеидами имеют *торус*. Поровая мембрана гибкая, поэтому иногда торус блокирует одно из отверстий (апертур), задерживая таким образом прохождение через пару пор воды или газов. Однако этот клапан только одноразового действия: закрыв пору, он больше не способен прийти в центральное положение и вновь включить трахеиду в водный ток. Тем не менее это весьма существенное физиологическое приспособление, поскольку способность выключать часть водных путей после утраты в них надобности очень важна для растения. Трахеиды ранней древесины выполняют главным образом водопроводящую функцию.

В поздней древесине трахеиды толстостенные, с узкими просветами, главная их функция — механическая. Сердцевинные лучи проходят радиально из древесины в кору. (Флоэмный участок луча рассматривался выше при изучении строения коры.)

Древесинный луч многорядный, гетерогенный. Верхний и нижний ряды его состоят из {*мертвых*} клеток, расположенных радиально (вдоль луча). Стенки их несут мелкие окаймленные поры. Эти клетки луча называют *лучевыми трахеидами*, они проводят воду в радиальном направлении. Центральные ряды клеток луча остаются живыми, стенки их слабо одревеснены, а полости заполнены запасными веществами. Клетки сердцевинных лучей сообщаются между собой простыми порами, а с трахеидами — с помощью полуокаймленных пор, причем пора окаймлена только со стороны трахеиды. По узким межклетникам сердцевинных лучей осуществляется газообмен.

В древесине хвойных имеются смоляные каналы (ходы). Это относительно крупные межклеточные пространства, выстланные тонкостенными паренхимными клетками *эпителлия*, которые секретируют в них живицу. Снаружи от эпителия находятся мертвые деформированные элементы и обильная живая паренхима (см. рис. 123). Смоляные ходы проходят и вдоль, и поперек стебля. Горизонтальные каналы входят в состав много-

рядного луча и сообщаются с вертикальными ходами, в результате образуется единая система смоляных ходов. У сосны, например, смоляные ходы пронизывают древесину и в меньшей степени — кору. Они схизо-лизигенного происхождения. При повреждении ствола живица вытекает наружу, ее летучие соединения испаряются, а оставшиеся затвердевают и закрывают рану.

Таким образом, в строении древесины хвойных и древесных двудольных четко прослеживается специализация, вызванная их происхождением и эволюцией.

Сравнительный анализ строения древесины покрытосеменных и хвойных растений показывает важнейшие направления эволюционной адаптации растений к разным условиям обитания.

Отсутствие сосудов в стебле голосеменных растений считается примитивным признаком и доказательством древнего происхождения этой группы растений. Вместе с тем древесина голосеменных имеет ряд особенностей, характеризующих ее высокую специализацию. Прежде всего следует отметить дифференциацию трахеид на водопроводящие и механические элементы; сложный механизм функционирования окаймленных пор, гетерогенность лучей, смолозапасающую систему. Это является доказательством особого пути эволюции хвойных независимо от покрытосеменных.

Древесина покрытосеменных растений имеет сложную и разнообразную структуру, каждый элемент древесины несет специфическую нагрузку, подчиняя ее в то же время общей водопроводящей функции. Доказано, что по стволам лиственных деревьев вода поднимается с большей скоростью, чем по стволам хвойных. Структурная эволюция древесины была, несомненно, одной из причин быстрого расцвета покрытосеменных и расселения их на обширных пространствах.

Древесина покрытосеменных высоко специализирована, обладает водопроводящими элементами-сосудами. Однако и среди покрытосеменных имеются виды, лишенные сосудов. Различают *вторично бессосудистые* растения, предки

которых обладали сосудами, но утратили их в процессе регрессивной эволюции (паразитизм, приспособление к водному образу жизни), и *первично бессосудистые*, предки которых никогда не имели сосудов. Как отмечают А. Л. Тахтаджян (1978), Н.С. Воронин (1978) и другие авторы, решение вопроса, к какой группе относится то или иное растение, не имеющее сосудов, часто затруднительно. Например, растения из сем. кувшинковых (кубышка, кувшинка, роголистник, виктория и др.) лишены сосудов, являются вторично приспособившимися к жизни в водоеме. Однако большинство ботаников относят их к группе первично бессосудистых растений.

В настоящее время известно 10 родов из 5 семейств (дримис, буббия, экзоспериум, зигогинум, беллиолум, псевдовинтера, амборелла, саркандра, тетрацентрон и троходендрон), которые, бесспорно, относятся к первично бессосудистым растениям. Древесина у них состоит в основном из трахеид и по комплексу признаков еще более примитивная, чем древесина хвойных. Названные растения обладают рядом примитивных признаков в строении вегетативных органов и цветков. Предполагают, что указанные роды сохранили большое сходство с теми вымершими растениями, от которых произошли современные цветковые. Эти первые бессосудистые покрытосеменные растения дали начало нескольким линиям эволюции, в которых сосуды возникали независимо.

Важным эволюционным приспособлением было сочетание в одном клеточном элементе — трахеиде — способности проводить воду и механической прочности. Появление сосудов с увеличивающейся полостью и относительно тонкими стенками несколько ослабило бы механическую роль древесины, если бы сосуды остались единственным элементом этой ткани. Решение данной проблемы в процессе эволюции у разных растений было неодинаково. Для древесных растений, у которых основная масса ствола (и корня) состоит из древесины, разрешение проблемы связано с наличием элементов, у которых преобладает механическая функция. Можно наглядно представить эволюционный ряд от трахеиды к членам сосуда и к строго механическому элементу — волокну *либриформа* — через промежуточную стадию волокнистой трахеиды (см. рис. 99, 100). Совершенно отчетливо прослеживаются два направления: с одной стороны, утолщение оболочек, а с другой — все большая редукция окаймления пор, которые полностью исчезают у либриформа. Древесина, в которой наряду с сосудами имеется большое число волокон либриформа, естественно, приобретает высокую механическую прочность, что позволяет растению развивать высокий ствол, несущий обширную крону.

Подчеркивая значение механической функции древесины, следует сказать, что роль древесины в этом отношении не всегда была столь решающей, как у современных деревьев. Первые растения суши — риниофиты — отличались небольшими размерами, но их ксилема, состоящая из кольчатых и спиральных трахеид, образовывала тонкий

цилиндр в центре оси и все же играла некоторую механическую роль. В процессе дальнейшей эволюции появились различные группы высших растений, которые можно разделить на две условные группы по той роли, которую играет в них древесина. Для всех представителей древовидных первой группы (бессеменные высшие растения и некоторые семенные) характерно мощное развитие живых паренхимных тканей, составляющих основную массу ствола (и корней). Древесина представлена узким цилиндром, окружающим мощную сердцевину. Даже если эти растения достигают значительных размеров (некоторые современные саговниковые или древовидные папоротники), все же основная масса их тела представлена живыми паренхимными клетками. Напротив, хвойные, а также древесные двудольные характеризуются мощноразвитой древесиной, объем которой превосходит объем всех остальных тканей осевых органов.

Различие это, по-видимому, играет в эволюции высших растений довольно существенную роль. Дело в том, что создание мощной древесины хвойных или типичных древесных двудольных требует чрезвычайно высокой координации деятельности образовательных тканей апекса, которая находится под контролем физиологически активных веществ растений.

Установлены эволюционные направления специализации и живых элементов древесины — вертикальной (тяжевой) паренхимы и сердцевинных лучей. Они связаны с ее распределением среди других элементов древесины. В более примитивной древесине вертикальная паренхима *апотрахеального* типа всех разновидностей. Более специализированная паренхима расположена вблизи сосудов (*паратрахеальная*) и рядом с сосудами (*вазицентрическая*).

Для определения экономической ценности древесины разработана целая шкала тестов, которые позволяют определять происхождение древесины. Ценность древесины устанавливается по совокупности, волокнистости текстуры, рисунка и окраски.

Цвет варьирует в зависимости от типа древесины и породы растения и имеет важное значение для идентификации ядровой древесины, а также отчасти определяет направление использования. Так, темно-шоколадное или пурпурно-бурое ядро древесины ореха черного и красно-бурое у черемухи поздней — традиционный материал для изготовления высококачественной мебели.

Волокнистость — термин, указывающий на относительное расположение всей совокупности элементов древесины. Если все они ориентированы параллельно продольной оси, говорят, что древесина *прямослойная*. Если их расположение не совпадает с продольной осью участка ствола — *тангенциально-косослойное*. Если в последнем случае удалить кору с бревна, оно выглядит скрученным. Если направление спиралей меняется по радиусу бревна на противоположное через более или менее правильные интервалы, древесина будет *сложнокосослойной*.

Текстура характеризует относительные размеры и их изменчивость у элементов внутри годичного кольца. *Грубая* текстура означает присутствие обширных зон крупных сосудов и широких лучей; *тонкая* — наблюдается у древесины с мелкими сосудами и тонкими лучами; *однородная* — возникает при невыраженных различиях в размерах клеток ранней и поздней древесины, а *неоднородная* — при явной разнице между ними в годичном кольце.

Рисунок — термин, означающий узор, заметный на продольных спилах дерева. В узком смысле он применяется для характеристики декоративной древесины, высоко ценимой в производстве мебели. Рисунок зависит от волокнистости, текстуры и направления спила.

В Беларуси ценится и широко используется древесина сосны, ели, липы мелколистной, клена платановидного, дуба летнего.

СТЕБЕЛЬ ДРЕВЕСНЫХ ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

У некоторых однодольных наблюдается значительное вторичное утолщение стеблей, иногда приводящее к образованию массивных древесных стволов. Такое утолщение отмечено у пальм, юкк, драцен, алоэ, кордилины и др. (см. рис. 156, 4, 5, 8, 9). Поскольку камбий у однодольных отсутствует, вторичное утолщение происходит за счет форми-

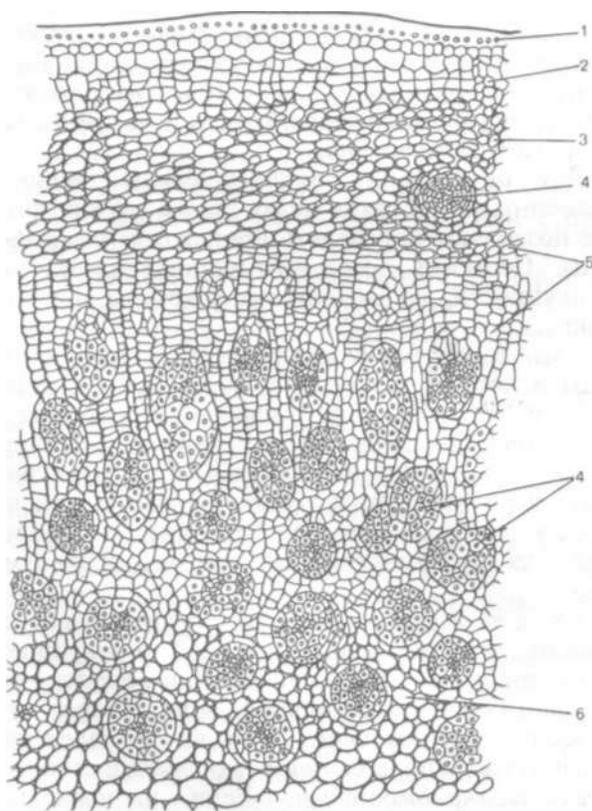


Рис. 190. Вторичное утолщение ствола драцены (*Dracaena fragrans*). Часть поперечного среза с возникающими закрытыми пучками:

1 — эпидермис; 2 — пробка; 3 — первичная кора; 4 — закрытые проводящие пучки; 5 — кольцо утолщения; 6 — основная паренхима

рования особых *колец утолщения*. Кольцо образуется из клеток периферического слоя паренхимы первичной коры. Клетки слоя, по форме напоминающие камбиальные, откладывают внутрь новые меристематические клетки, большая часть которых дифференцируется в основную паренхиму, а некоторые дают начало пучкам закрытого типа (рис. 190). Одно кольцо утолщения образует один ряд проводящих пучков. Появляются второе, третье и так далее кольца, дифференцируются новые ряды проводящих пучков. Многократное возникновение колец утолщения приводит к утолщению стебля. Количество колец зависит от метеорологических условий года, почвенного питания, возраста дерева, вида растений. У крупных древесных форм со значительным диаметром ствола меристема откладывает клетки, которые суберинизируются и образуют ткань, подобную перидерме двудольных растений.

Образование слоев пробки в течение ряда лет образует подобие ритидома.

Вторичное утолщение стебля однодольных может служить подтверждением закона необратимости процесса эволюции. Однодольные возникли от предков, обладавших нормальным камбиальным утолщением; утратив камбий, однодольные уже не смогли восстановить его в прежнем виде.

ЛИСТ

Лист (лат. folium, греч. phyllon) — один из основных органов высших растений, занимающий боковое положение на стебле (оси побега). Лист — плагиотропный орган ограниченного роста, нарастающий не верхушкой, а основанием — интеркалярно.

В жизни растений лист выполняет три основные функции: фотосинтез, газообмен и транспирацию. В процессе фотосинтеза на свету из простых неорганических веществ — воды и углекислого газа — в хлоропластах листа образуются органическое вещество (глюкоза) и свободный кислород, выделяющийся затем в атмосферу. Поглощенная световая энергия в процессе фотосинтеза преобразуется в химическую энергию, которая накапливается в синтезируемых веществах. В связи с тем что необходимый для создания органических веществ углекислый газ поступает в листья из воздуха, фотосинтез часто называют воздушным питанием растений, а листья — органами воздушного питания.

Как известно, во всех органах растения, в том числе и в листьях, происходит дыхание, в процессе которого в митохондриях клеток сложные органические соединения взаимодействуют с кислородом и окисляются, разлагаясь до воды и углекислого газа. При этом освобождается заключенная в них энергия, которая используется организмами для жизнедеятельности. Как и фотосинтез, дыхание представляет собой сложный биохимический процесс, идущий с поглощением кислорода и выделением углекислого газа и энергии. В отличие от фотосинтеза дыхание растений осуществляется круглосуточно, но ночью оно

протекает более интенсивно. Количество кислорода, которое растение поглощает при дыхании, в 10—30 раз меньше, чем его выделяется при фотосинтезе. Поэтому созидательный процесс фотосинтеза имеет в растениях преимущество над разрушающим органические вещества процессом дыхания. Круговорот газов, выделяемых и поглощаемых при фотосинтезе и дыхании (газообмен), происходит во внутренних тканях листа.

Транспирация — испарение растениями воды. Она играет важную роль в процессе поднятия воды вверх по стеблю, охлаждения растений в областях с высокой температурой воздуха. Транспирация регулируется живыми клетками устьиц и изменяется в зависимости от многих факторов (температуры, интенсивности света, влажности почвы и т. д.). С транспирацией связано образование растением органических веществ. Соотношение между этими процессами — *транспирационный коэффициент* — показывает, сколько граммов воды расходует растение при образовании 1 г сухого вещества.

Структура листа, сложившаяся в процессе эволюции, оптимально приспособлена для выполнения этих важнейших функций. По выражению Ю. Сакса (1862), «листья являются не чем иным, как листьями, выросшими оси побега, которые в силу мощного развития их поверхности приспособлены к тому, чтобы содержащийся в них хлорофилл был доступен наилучшим образом для света и содержащего углекислый газ воздуха и чтобы процесс ассимиляции, образования органического вещества для всего растения мог происходить с возможно большей энергией». Кроме основных функций, лист у многих растений может выполнять функции запаса, защиты, вегетативного размножения.

Первые листовые органы — семядоли — возникают в процессе дифференциации меристематического тела предзародыша еще до того, как оформится апекс верхушечной почки главного побега. Все последующие листья в онтогенезе возникают из экзогенных боковых выростов (примордиев) в определенном порядке на меристематическом апексе побега, в периферической зоне (инициальном кольце). Порядок заложения примордиев на апексе главного побега, а затем — каждого бокового определяет, как известно, тип листорасположения.

В отличие от цилиндрических и радиально-симметричных осевых органов растения (стебля и корня) листья, будучи боковыми органами, как правило, имеют более или менее плоскую форму, что способствует созданию максимальной фотосинтезирующей поверхности. Боковое расположение на побеге и плоская форма листа обуславливают различия в морфоанатомической структуре его сторон (по цвету, характеру жилок, опушенности и т. д.). В связи с этим лист — *дор-*

совентральный орган (лат. dorsum — спина и venter — брюхо; dorsoventralis — спинно-брюшной). При дорсовентральной симметрии лист имеет *бифациальную структуру* (лат. bis — два и facies — внешность; bifacialis — двусторонний), у него различают *верхнюю* и *нижнюю* стороны, ориентированные по отношению к верхушке побега. Если рассматривать структуру листа в онтогенезе, то верхнюю сторону можно назвать *внутренней, брюшной* или *адаксиальной* (лат. ad — к и axis — ось; adaxialis — обращенный к оси), так как в почке эта сторона прилегает к оси зачаточного побега, а нижнюю — *наружной, спинной* или *абаксиальной* (лат. ab — от и axis — ось; abaxialis — обращенный от оси), так как эта сторона в почке обращена наружу.

При уклонении от типичной дорсовентральной симметрии плоская форма листа утрачивается. В таком случае различают листья: 1) *эквифациальные* (лат. aequе — равно, одинаково), имеющие с двух сторон одинаковое морфологическое строение. Характерны для многих растений засушливых местообитаний, у которых листья расположены «ребром к солнцу» (эвкалипт, саксаул и др.); 2) *унифациальные* (лат. unicus — с одной поверхностью), либо круглые в сечении (лук), либо уплощенные с боков (ирис, гладиолус). Такие листья ориентированы вертикально и приспособлены к жизни в условиях прямого солнечного освещения; 3) *цилиндрические*, с радиальной симметрией (очиток едкий).

Отличительным признаком листа является его неспособность производить на себе другие органы. У немногих растений (бегонии, бриофиллум; некоторые росянки) на листе образуются придаточные почки и корни. За исключением некоторых геснериевых новый лист на листе никогда не закладывается, а только в узлах побега.

Ограниченность роста листа обусловлена ранней утратой способности его к апикальному нарастанию у семенных растений. Деятельность собственного меристематического апекса, а также интеркалярных меристем листа ограничена во времени, поэтому, достигнув определенных размеров, лист до конца своей жизни остается без изменений. Как исключение, можно назвать своеобразное африканское голосеменное растение — вельвичию удивительную, дерево-карлик, два супротивных кожистых ремневидных листа которой (длиной 2—3 м, иногда до 8 м, шириной до 1,8 м) растут в течение всей жизни (рис. 191). Листья-вайи папоротников длительное время растут верхушкой.

Возникновение листьев в ходе эволюции шло, вероятно, двумя основными путями. У большинства высших растений (папоротниковидные, голосеменные, покрытосеменные) лист представляет собой результат дифференциации, уплощения и срастания систем осей (теломов) ветвящегося

Рис. 191. Вельвичия удивительная (Welwitschia mirabilis) с длительным (интеркалярным) ростом листьев

вегетативного тела первичных наземных растений (лист-«посоветка»). Это *макрофильная* линия эволюции. Следы такого происхождения сохранились в своеобразном строении и длительном росте листьев папоротников. У некоторых же растений (например, плауновидных) листья возникли как поверхностные выросты на осевом органе (так называемые *энации*). Это *микрофильная* линия эволюции. Листовидные образования у моховидных (филлиды) своим происхождением отличаются от листьев остальных высших растений: они формируются на растениях, представляющих половое, а не бесполое (как у всех высших растений) поколение.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЧАСТИ ЛИСТА

Листья растений чрезвычайно разнообразны по морфологическим параметрам. Основная часть нормально развитого зеленого листа — *пластинка* (рис. 192, 7), для которой характерны плоская форма, дорсовентральность, ограниченный рост. Именно листовая пластинка осуществ-

Иногда оно почти незаметно или имеет вид подушечки, например у кислицы (рис. 192, в). У большинства однодольных и некоторых двудольных (зонтичные) основание листа разрастается, охватывает узел целиком и образует трубку, называемую *влагалищем* листа (рис. 192, г). Влагалище несет определенные функции, защищает стебель, почки, сидящие в пазухе листа. Влагалищем верхнего из развернувшихся листьев окружена верхушечная почка этого побега, несущая апекс с зачатками новых листьев, а нередко и цветков.

Условия темной и влажной камеры, которые создаются внутри трубчатого влагалища, способствуют длительному активному состоянию интеркалярной меристемы в нижней части междоузлия, над узлом. Механические ткани, хорошо развитые в структуре влагалища, служат опорой для хрупкого в меристематических зонах стебля. Окрашенные в зеленый цвет влагалища многих растений участвуют в фотосинтезе. Нередко влагалища бывают пленчатые, прозрачные или бурые, кожистые (осоки). Злаковые (виды сем. Роасеае) имеют на границе пластинки и влагалища особые выросты — *язычок* (лат. *ligula*) и парные *ушки*

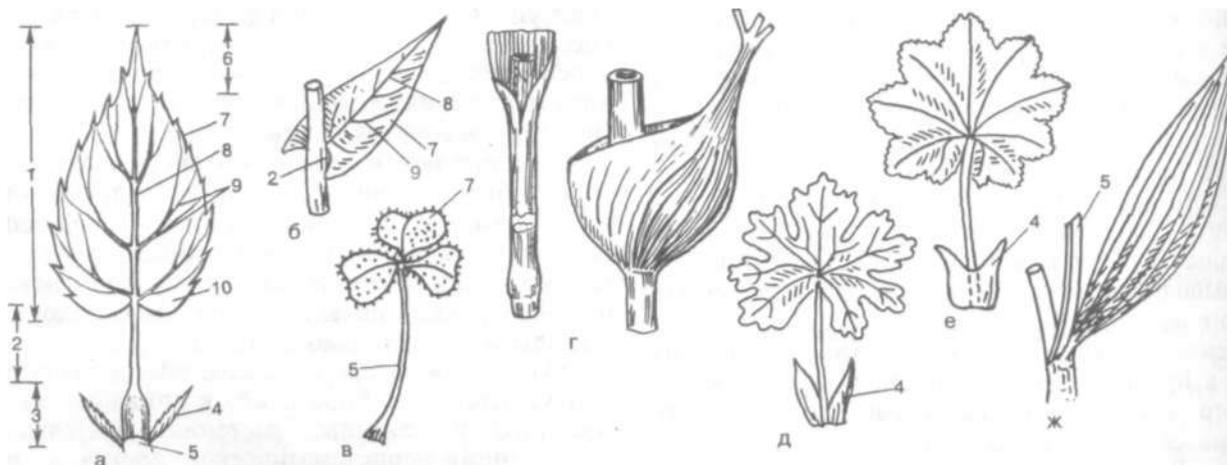


Рис. 192. Части листа (схемат.):

а — черешковый; б — сидячий; в — с подушечкой в основании; г — с влагалищем; д — со свободными прилистниками; е — с приросшими прилистниками; ж — с пазушными прилистниками; 1 — листовая пластинка; 2 — черешок; 3 — влагалище; 4 — прилистники; 5 — основание листа; 6 — верхушка листовой пластинки; 7 — край листовой пластинки; 8 — средняя жилка; 9 — боковые жилки; 10 — основание листовой пластинки

ляет главные физиологические процессы, связанные с фотосинтезом, газообменом, транспирацией. Нижняя часть пластинки, прикрепляющаяся к стеблю, называется *основанием* листа или *листовым подножием* (рис. 192, 5). У двудольных растений между основанием и пластинкой часто формируется стеблеобразный цилиндрический или желобчатый *черешок* листа (рис. 192, 2). Листья в таком случае называют *черешковыми* (рис. 192, а). Черешок выполняет опорную, проводящую функцию, служит амортизатором листовой пластинки при сильных порывах ветра, дожде. Кроме того, сохраняя в течение длительного времени способность расти за счет интеркалярной меристемы, он регулирует положение пластинки, вынося ее в условия наилучшего освещения. Если черешок отсутствует, лист называют *сидячим* (рис. 192, б).

Основание листа имеет различную форму.

(лат. *auricula*), используемые в диагностике злаков (рис. 193). Иногда язычок и ушки относят к частям листа.

Довольно часто основание листа образует супротивные боковые выросты — *прилистники*. Их форма, размеры, выполняемая функция, как правило, видоспецифичны. Прилистники бывают *свободные* или *приросшие к черешку* (см. рис. 192, д, е); иногда, например у рдестов, они распола-

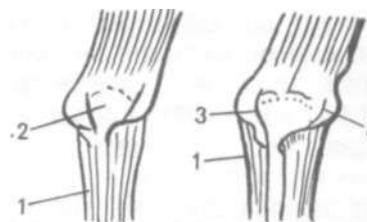


Рис. 193. Влагалище (1), язычок (2) и ушки (3) овсяницы луговой (*Festuca pratensis*)

гаются на внутренней стороне листа — *пазушные прилистники* (см. рис. 192, ж).

Основная функция прилистников у большинства растений — защита развивающихся нежных листочков; они разворачиваются раньше листовой пластинки, имеют вид пленчатых чешуи и опадают при распускании почек (у многих деревьев и кустарников — дуб, липа, береза, бук, яблоня, груша, каштан, черемуха и др.). У некоторых травянистых растений (клевер, земляника) прилистники не опадают, а остаются у основания листьев в виде подсохших чешуек.

У представителей сем. бобовых и розоцветных прилистники зеленые, фотосинтезирующие: у гороха размеры прилистников превышают размеры листочков, у видов чины пластинка листа редуцируется и прилистники выполняют роль фотосинтезирующих частей листа. У акации белой, держидерева прилистники превращены в колючки.

Иногда прилистники срастаются между собой, образуя защитный орган — *раструб* (гречиха, щавель и другие представители сем. гречишных). Некоторые авторы рассматривают раструб как вырост влагалища.

Прилистники чаще свойственны древесным покрытосеменным. Их имеют около 40 % древесных двудольных и 20 % травянистых растений. У высокоорганизованных групп покрытосеменных, например у большинства спайнолепестных, прилистников нет.

Как и основание листа, прилистники обособлены уже на зачаточных листьях — примордиях. Иногда они образуются на частях околоцветника и на тычиночных нитях у некоторых примитивных однодольных (мелантиум, птицемлечник, лук и др.). Сравнительно-морфологические данные структур прилистников весьма противоречивы, что не дает возможности достоверно использовать их в филогенетическом плане. Однако следует отметить, что наличие прилистников — свидетельство более примитивной организации листа.

Лист конкретного растения редко имеет все названные части. Чаще встречаются такие сочетания: 1) листовая пластинка и черешок, иногда еще прилистники, как у многих бобовых, розаных; 2) листовая пластинка, черешок и влагалище, как у некоторых сельдерейных; 3) листовая пластинка, влагалище, язычок, изредка ушки, например у злаков.

Размеры листьев сильно варьируют не только у разных систематических групп, но нередко и у одного растения. Одни виды растений, например многие крестоцветные, имеют листья размером всего несколько миллиметров, в то время как длина листа некоторых тропических пальм достигает нескольких метров. Очень крупные листья у видов растений преимущественно тропической и субтропической флоры. Водное растение Южной Америки виктория (*Victoria regia*) из сем. кувшиновых имеет листья диаметром до 1,5–2 м. У некоторых пальм, например у африканской винной пальмы рафии (*Raphia vinifera*), лист достигает 15 м в длину, а у близкой к ней *R. taedigera* — 20–22 м в длину и 12 м в ширину, с черешком длиной 4–5 м.

Из растений умеренного климата наиболее крупные листья у кукурузы (до 1 м), подбела (*Andromeda*), некоторых зонтичных, а также плавающие листья кувшинок и кубышек.

Размеры листьев — не только наследственный признак того или иного вида, но и тесно связаны с условиями обитания растений и часто свидетельствуют об экологических особенностях растений. Растения, живущие в условиях, оптимальных по всем показателям (температура, влажность почвы и воздуха, богатство почвы питательными веществами, умеренная освещенность), развивают крупные листья. Такие условия характерны для опушек и нижних ярусов тропических лесов, где и обитают самые крупнолистные растения (древовидные папоротники, бананы, пальмы, дынное дерево, какао, монстера и др.).

Во флоре лесной умеренной зоны довольно крупными листьями обладают некоторые деревья и кустарники лиственных лесов, которые называют *широколиственными породами* (липа, клен, ясень, дуб, граб, бук, орех), а также у лесных трав, которые относятся к *широко травью* (сныть, копытень, медуница, дудник и т. д.). Листья растений родственных видов, обитающих в условиях сильного освещения, гораздо меньших размеров.

Мелкие, густоопушенные листья у растений нашей зоны, произрастающих на опушках сосновых лесов в условиях прямого солнечного освещения. Уменьшение поверхности листовой пластинки в этих случаях коррелирует с ее утолщением.

КЛАССИФИКАЦИЯ ЛИСТЬЕВ

Морфологическое разнообразие листьев настолько велико, что их классификация затруднительна. Единой классификации, которая охватывала бы все разнообразие листьев в целом и была основана на едином принципе, т. е. на одном или нескольких признаках строения, нет. Все имеющиеся классификации искусственны, поскольку не базируются на единой общей концепции развития структур листа.

Филогенетическая классификация листьев пока не создана. Выделяют микрофильную и макрофильную эволюционные группы листьев. Макрофильную группу в свою очередь подразделяют на подгруппы — простые и сложные листья.

Простые листья. Лист называют простым, если он имеет одну листовую пластинку. Простые листья классифицируют по целому ряду признаков.

Форма листовой пластинки определяется соотношением длины и ширины листа, расположением самой широкой части листа ближе к основанию, к верхушке, по способу прикрепления листа к стеблю. Иногда учитывается характер основания листа (рис. 194). По форме листья бывают округлые, эллиптические, продолговатые, ланцетные, обратноланцетные, ромбические, дельтовидные, сердцевидные, почковидные, стреловидные, копьевидные, яйцевидные, обратнояйцевидные, щитовидные, шиловидные, трубчатые,

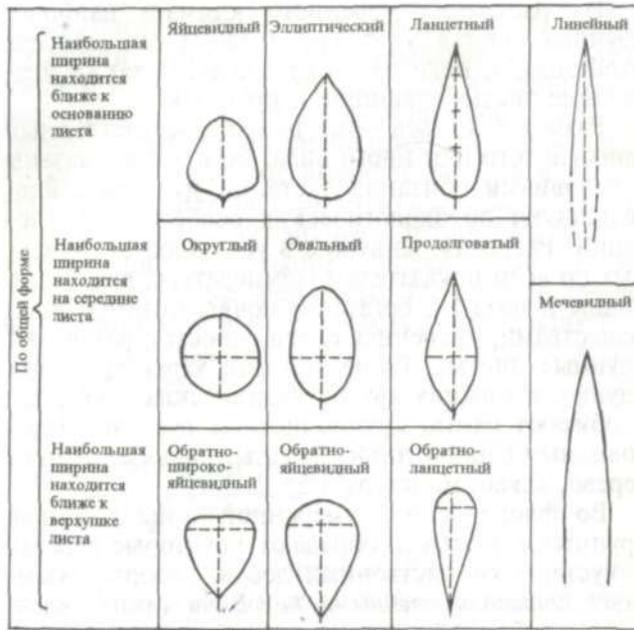


Рис. 194. Обобщенная схема форм листьев

вальковатые, мечевидные, саблевидные, серповидные, неравнобокие и т. д. Форма листа — важнейший диагностический признак.

Форма основания, верхушки, края листовой пластинки — важные признаки в морфологической характеристике листа (рис. 195, А, Б, В). Один из важных описательных признаков листа — характер жилкования (рис. 195, Г).

Расчленение листовой пластинки обусловли-



Рис. 195. Морфологические признаки листа:

А — форма основания листовой пластинки: 1 — клиновидная; 2 — округлая; 3 — сердцевидная; 4 — усеченная; 5 — стреловидная; 6 — копьевидная; 7 — неравнобокая; 8 — суженная. Б — форма верхушки листовой пластинки: 1 — тупая; 2 — усеченная; 3 — острая; 4 — заостренная; 5 — остроконечная; 6 — выемчатая. В — форма края листовой пластинки: 1 — цельнокрайний лист; 2 — зубчатый; 3 — шильчатый; 4 — двоякопильчатый; 5 — городчатый; 6 — выемчатый; 7 — волнистый. Г — жилкование листовой пластинки: 1 — дихотомическое; 2 — пальчатое; 3 — перистое (сетчатое); 4 — параллельное; 5 — дуговое

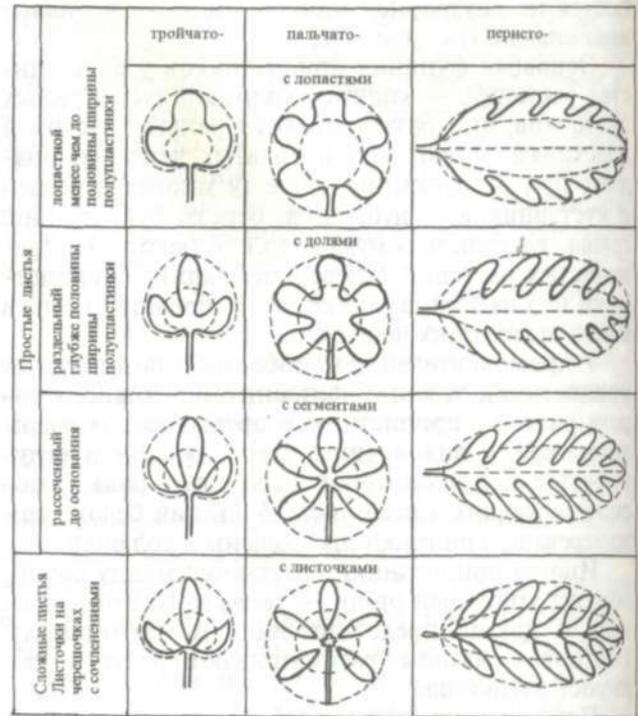


Рис. 196. Расчленение пластинки простого листа. Сложные листья

вается неравномерностью в росте разных участков пластинки. Пластинка может быть цельной или расчленена на *лопасти*, *доли*, *сегменты*, располагающиеся при этом *тройчато*, *пальчато* или *перисто*. Различают тройчато-, пальчато- и перистолопастные; тройчато-, пальчато- и перистораздельные; тройчато-, пальчато- и перисторасчленимые листья (рис. 196).

С филогенетической точки зрения простой лист более примитивен. Это подтверждается тем, что у вероятных предковых форм голосеменных, а также у древних покрытосеменных с примитивными цветками и древесиной листья простые.

Известный английский ботаник Дж. Паркин (1953) пришел к выводу, что возможным исходным типом листа цветковых растений мог быть простой овальный лист с перистым жилкованием. К аналогичному выводу пришли и другие ботаники, в том числе американские ботаники Л. Дж. Хикки (1971) и Дж. Л. Стеббинс (1974).

По мнению Стеббинса, листья первичных цветковых были, вероятно, эллиптические, обратнояйцевидные или лопаточные и у основания переходили в неясно выраженный черешок. Они имели сетчатое жилкование. В дальнейшем происходила быстрая эволюция листьев двудольных в сторону большей дифференциации пластинки и черешка и более резкой дифференциации между жилками разных порядков ветвления. Эти выводы вполне согласуются с данными палеоботаники, которые свидетельствуют о том, что, чем древнее листья, тем они примитивнее морфологически.

Сложные листья. В отличие от простых у сложных листьев на одном черешке с общим основанием (влагалищем, прилистниками) располагается несколько обособленных пластинок, ино-

гда даже с собственными *черешочками*. Общую ось сложного листа, на которой расположены листовые пластинки-листочки, называют *рахисом* (греч. *rhachis* — хребет, позвоночник).

В зависимости от расположения листочков на рахисе группу сложных листьев подразделяют на тройчатосложные, пальчатосложные и перистосложные (см. рис. 196).

Листочки пальчатосложного листа располагаются на верхушке рахиса, в одной плоскости (конский каштан).

Перистосложные листья бывают *непарноперистые*, когда верхушка рахиса заканчивается непарным (одним) листочком (рябина); *парноперистые*, когда на верхушке рахиса два листочка либо усика, шипика (сочевичник весенний).

Тройчатосложные листья имеют только три листочка (соя, клевер, земляника, кислица). Многие авторы рассматривают тройчатые листья (в том числе и простые тройчаторассеченные) как крайне редуцированную форму непарноперистого листа (у простых — непарноперисторассеченного листа).

Перистосложные листья иногда бывают более сложного строения—дваждыперистосложные (акация серебристая, сенегальская), многократноперистосложные.

Сложные листья свойственны немногим семействам, в частности сем. бобовых, причем в типичном виде они представлены у деревьев и кустарников. Среди травянистых бобовых также известны отдельные виды со сложными листьями (люцерна, донник, клевера, люпин). У трав можно наблюдать многие переходные формы листа от сложного к простому, что связано с редуцией *черешочка*. При листопаде сложные листья опадают по частям — отдельно листочки, отдельно рахис (в отличие от похожего внешне на перистосложный лист перисторассеченного простого листа, который опадает целиком). Таким же образом разворачиваются листья при раскрытии почек — сложные отдельными частями, простые — в целом. Так как у травянистых растений опадение листьев теряет биологический смысл, поскольку почти одновременно прекращает функционировать и отмирает весь побег, у них в про-

цессе эволюции намечается переход от сложных к простым листьям.

Некоторые ученые придерживаются точки зрения, что исходный тип листа — сложный лист (так называемая теория дуриана). За основу берется лист дуриана обыкновенного — вечнозеленого дерева дождевых тропических лесов Юго-Восточной Азии, слабоветвящегося, с корнями-подпорками (сем. бомбаксовых — *Bombacaceae*). Лист дуриана, по мнению этих ученых, перистосложный. В дальнейшем шла редукция листочков, их слияние, что хорошо видно по структуре жилкования (например, у рода *Citrus* — лимон, апельсин и др.). Однако изучение более 30 видов рода дуриан (А. Л. Тахтаджян и др., 1981) показало, что все растения рода имеют простые листья (рис. 197). Большинство ботаников считают исходным типом листа простой лист.

ОНТОГЕНЕЗ ЛИСТА

Заложение листовых примордиев. Ранние этапы онтогенеза. Первый структурный признак закладки листа у большинства покрытосеменных — начало периклинальных делений под протодермой в периферической зоне апекса. Растяжение клеток и дальнейшее их деление вскоре приводит к образованию выступа, или *листового бугорка*, примордия (рис. 198, А). С момента заложения примордия до распускания почки длится *внутрипочечная фаза* развития листа. Вначале листовой бугорок растет равномерно во всех направлениях за счет клеточных делений, наружный слой его клеток делится только антиклинально, не давая производных во внутренние ткани бугорка, изначально формируется типичная *протодерма* (зачаточный эпидермис). Трихомы образуются из протодермальных клеток задолго до окончания дифференциации протодермы в эпидермис (рис. 198, Б, В).

По мере роста в длину листовой бугорок развивается в прямостоячий клиновидный вырост, называемый *осью листа* (рис. 199, А; см. рис. 198, Б). У двудольных на нем с противоположных сторон от оси вскоре появляются зоны меристематической активности. Эти области, начинающие формировать листовую пластинку, называются *маргинальными меристемами* (лат. *margo* — край; рис. 199, Б). У основания клиновидного выроста хорошо заметен прокамбиальный тяж. На последующих стадиях примордий увеличивается в высоту (длину) и ширину и благодаря более активному росту с абаксиальной стороны изгибается к апексу побега.

Рост зачаточного листа обычно делят на апикальный и маргинальный; первый связан с удлинением примордия, второй — с латеральным разрастанием, в результате которого образуются две части пластинки.

Апикальный рост примордия непродолжительный. У хвойных и однодольных примордий теряет верхушечное нарастание при его длине около 0,2–0,3 мм; у двудольных верхушечный рост продолжается дольше и листовой зачаток

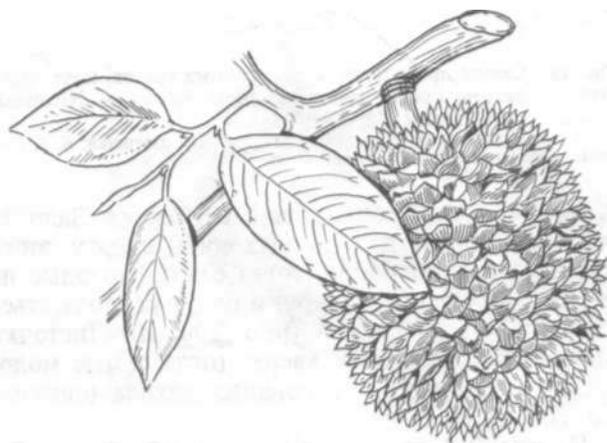


Рис. 197. Дуриан обыкновенный (*Durio zibethinus*), ветвь с листьями и плодом

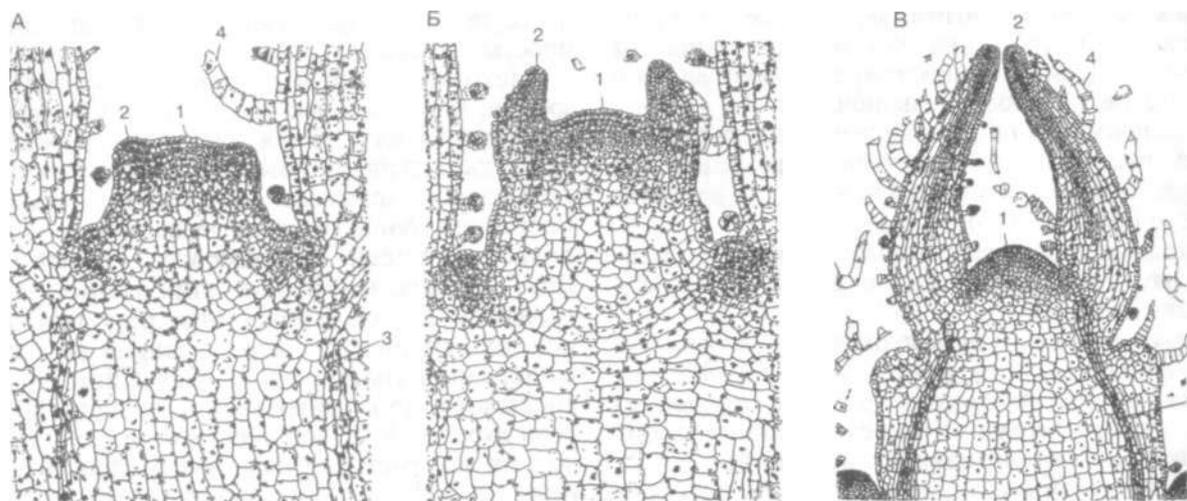


Рис. 198. Ранние стадии развития листа колеуса (*Coleus bluriei*) на продольных срезах верхушки побега: Л—В — последовательные стадии; 1 — апикальная меристема; 2 — листовые зачатки; 3 — тяж прокамбия; 4 — трихомы

может вырасти до 7—15 мм. Это критическая длина примордия. После прекращения меристематической активности клеток верхушки зачаток увеличивается в размерах за счет вставочной и маргинальной меристем.

Примордий является дорсовентральным с момента возникновения. Верхняя и нижняя части зачаточного листа развиваются неодинаково. Нижняя часть формирует основание листа, верхняя — пластинку и черешок.

У двудольных чаще всего первоначально сформировавшийся клиновидный вырост (ось листа) становится областью средней жилки. Ось интеркалярно растет в длину, утолщается, становится в сечении почти цилиндрической. По бокам ее за счет маргинального роста формируются плоские «крылья» пластинки. В результате активности маргинальной меристемы довольно рано устанавливается определенное число клеточных слоев внутренних тканей пластинки, хотя в ходе дальнейшего развития оно может увеличиться. Различия в скорости деления и растяжения клеток разных слоев пластинки обуславливают образование многочисленных межклетников и типичной анатомической структуры листа, а неравномерность маргинального роста — формирование пластинок с различным краем и расчленением.

По мере развития листового зачатка прокамбиальный тяж все дальше проникает в него, образуя систему крупных жилок, отходящих от главной, или средней, жилки (см. рис. 199). У верхушки листа закладываются более мелкие жилки, которые развиваются по направлению к его основанию, без перерывов, переходя в более крупные. Таким образом, верхушка листа первой приобретает полную систему жилкования, что отражает общую последовательность развития этого органа «сверху вниз».

Развитие сложных листьев, а также простых глубококорассеченных происходит в результате еще более неравномерного роста верхней части листового бугорка. При этом ось зачаточного листа активно растет и постепенно превращается в рахис. Вдоль нее закладываются многочисленные бугор-

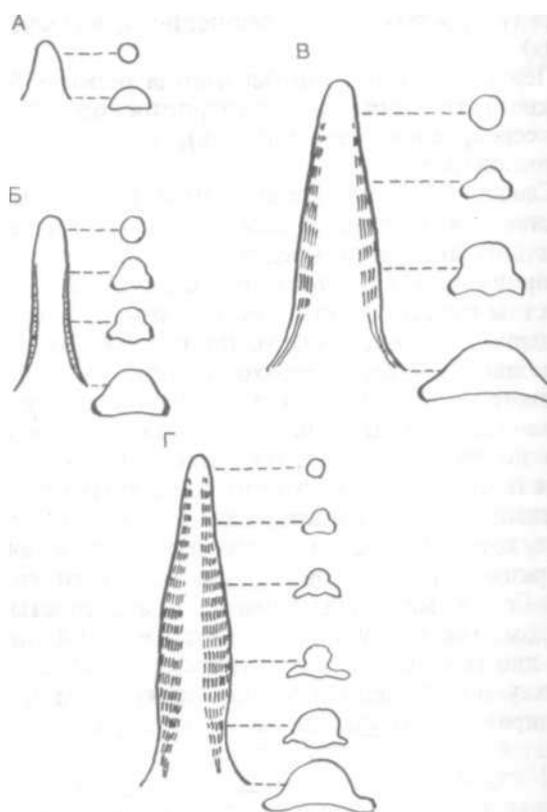


рис. 199. Схемы продольных и поперечных срезов, иллюстрирующие ранние стадии развития листа табака — *Nicotiana tabacum* (по П. Рейвн и др., 1990): А — молодой клиновидный листовый примордий без пластинки; Б, 3, 1 — последовательные стадии его развития

ки — зачатки листочков, или сегментов. Заложение бугорков может происходить сверху вниз, как, например, у бобов, тогда самые молодые по времени заложения листочки будут располагаться в верхней части рахиса (рис. 200, А). Листочки могут возникать снизу вверх, тогда самые молодые бугорки будут у основания рахиса (синюха; рис. 200, Б, Б).

На рис. 201 показаны трехмерный апекс побега и некоторые ранние стадии развития более сложного листа сельдерея. Листовые бугорки и

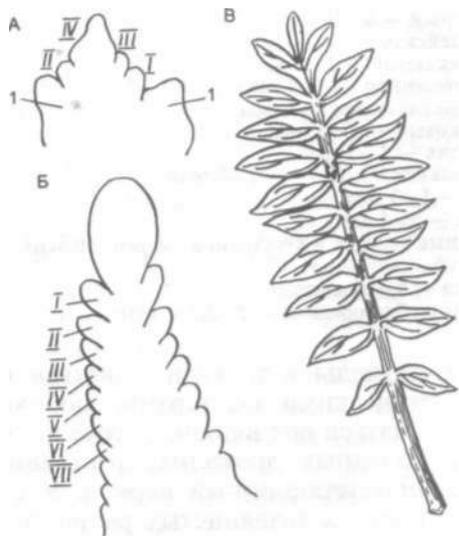


Рис. 200. Развитие сложных листьев:

А — формирование листочков перистого листа у бобов (*Faba vulgaris*); Б — заложение листочков у синюхи (*Polemonium coeruleum*); В — взрослый лист синюхи: 1—VII — последовательные зачатки листочков; 1 — прилистники

эмбриональные листья расположены здесь спирально, причем более молодые листья находятся ближе к апексу. На рис. 201, А видны два листовых примордия справа и слева у его верхушки. Листовой примордий, развиваясь из бугорка, расширяется в виде раковины и благодаря активному апикальному росту образует черешково-раxisную часть будущего перистосложного листа. Ниже верхушки по обе стороны рахиса — сначала у его основания, а затем все ближе к верхушке — возникают выросты, из которых впоследствии формируются листочки. На первых выростах со временем появляются выросты второго порядка, становящиеся либо долями первичных листочков, либо отдельными вторичными листочками. Их можно видеть у относительно крупного зачаточного листа на рис. 201, Б. Каждый листочек развивается аналогично простому листу.

Прилистники, которые закладываются в виде

боковых выростов в нижней части листового бугорка у двудольных, во внутривершинной фазе развития опережают рост пластинки (см. рис. 200, А).

У однодольных растений, развитые листья которых чаще всего имеют линейную или ланцетную форму, влагалище, параллельное или дуговое жилкование, заложение и развитие примордиев несколько отличаются. Бугорки таких листьев закладываются как изогнутые валики, которые, разрастаясь, рано охватывают узел. В области главной жилки примордий растет наиболее активно и постепенно приобретает колоколообразную форму. Иногда края зачаточного бугорка сливаются, и при дальнейшем росте образуется сплошная трубка, дифференцирующаяся в замкнутое влагалище листа (многие злаки, осоки). Рост примордия в длину завершается довольно рано, но лист растет еще длительное время, даже после распускания почки, за счет интеркалярной меристемы. Вставочный рост вначале заканчивает листовая пластинка, затем влагалище.

К концу внутривершинной стадии развития зачатки листьев очень компактно упакованы в почке. *Способностосложения* — важный диагностический признак разных видов растений. Зачаточные листья в почке могут сдвигаться по средней жилке (шиповник, липа), складываться вдоль всех жилок (клен, бук), свертываться в трубку (вишня), завертывать вверх или вниз края пластинок (тополь, клюква), свертываться спирально и т. д. (рис. 202).

При распускании почек начинается *внепочечная фаза* развития листа. Плотные упакованные в почке листья выпрямляются, разглаживаются, поверхность их увеличивается во много раз. Клетки листовых зачатков перед раскрытием почек находятся в полумеристематическом, слабо дифференцированном состоянии. В связи с этим каждая клетка способна при разворачивании листа делиться несколько раз, а образовавшиеся клетки в свою очередь усиленно растягиваются. Такой



Рис. 201. Ранние стадии развития листа на апексе побега сельдерея (*Apium graveolens*) в сканирующем электронном микроскопе (схемат.; по П. Рейвн и др., 1990): А, Б — последовательные стадии развития. Объяснение в тексте

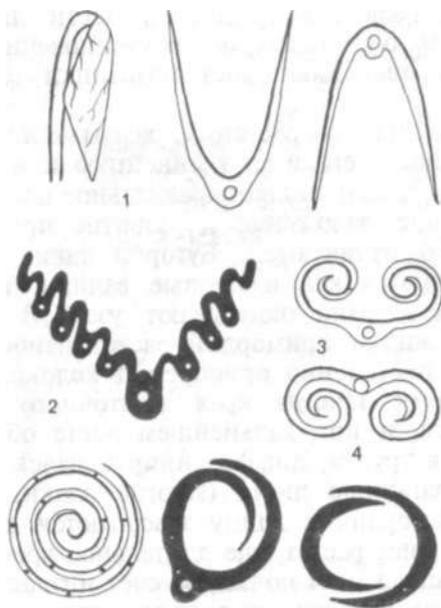


Рис. 202. Типы листосложения в почке (на поперечном срезе, схемат.):
1 — двоянное; 2 — складчатое; 3 — отвернутое; 4 — завернутое; 5 — спиральное; 6 — трубчатое; 7 — полуобъемлющее

рост листовых пластинок в период распускания почек называют *поверхностным ростом*, иногда — *ростом натяжения*. У многих растений площадь поверхности пластинки взрослого листа по сравнению с площадью листового зачатка увеличивается в сотни и даже тысячи раз. Во внепочечной фазе происходит разрастание влагалища и черешка. В этих частях листа долго сохраняются участки меристемы, которые могут активизироваться, обеспечивая изгибы, повороты листьев. Рост черешков обуславливает мозаику листьев.

Долговечность листьев. Жизнь листа, как говорилось выше, складывается из внутрипочечной и внепочечной фаз развития. Под долговечностью листьев обычно понимают их существование с момента распускания почек до отмирания, не учитывая развитие листа внутри почки. В то же время внутрипочечная фаза у многих растений в 2—3 раза превышает внепочечную. Так, у раноцветущих растений — эфемероидов лиственного леса (печеночница, ветреницы, медуница, хохлатка) лист развивается в почке с июня по март (около 10 месяцев), а внепочечная фаза длится 1—1,5 месяца (апрель, май). У листопадных деревьев и кустарников умеренной зоны внутрипочечная стадия длится 9—10 месяцев, а с момента развертывания до опадения эти листья живут 4—5 месяцев. У многих растений тундры внутрипочечный период листьев затягивается до 2—2,5 лет, активная жизнь их после распускания почек — 2—3 месяца; у папоротников наших лесов внутрипочечная стадия жизни листьев длится около 3—4 лет.

Приведем сроки продолжительности жизни листьев некоторых растений.

Вельвичия удивительная — свыше 100 лет
Араукария бразильская — 15 лет
Пихта гребенчатая — 5—10 лет

Тисе ягодный — 6—10 лет
Ель европейская — 5—7—12 лет
Пихта кавказская — 2—5 лет
Лавр благородный — 3—4 года
Сосна обыкновенная — 2 года
Дуб пробковый — 1—3 года
Лавровишня — 1—3 года
Плющ обыкновенный — 1—2—3 года
Олеандр — 1—3 года
Брусника — до 4 лет
Листопадные деревья и кустарники умеренной зоны — 4—6 месяцев
Земляника — 5—10 месяцев
Печеночница благородная — 2—2,5 месяца

Продолжительность жизни листьев обусловлена генетическими факторами, но может несколько меняться под влиянием условий среды.

У листопадных древесных растений листья живут один вегетационный период. У большинства многолетних травянистых растений умеренной зоны листья также живут одну вегетацию в связи с ежегодным отмиранием надземной массы. Но у некоторых из них листья живут два года и более и зимуют под снегом (будра, осока пальчатая и волосистая). От 2 до 5 лет живут листья у ряда растений субтропиков, тайги, тундры, высокогорий. У многолетних трав тропического пояса листья многолетние. Многие из них выращиваются в умеренной зоне как комнатные растения (традесканция, пиilea и др.).

Долголетием отличаются листья хвойных (ель, пихта и др.). Большим долголетием отличаются листья вельвичии из пустыни Калахари (см. рис. 191). Два супротивных листа отмирают в конце жизни растения в возрасте 90—100 лет.

Продолжительность жизни листьев родственных видов увеличивается с продвижением на север и при подъеме в горы. Т. И. Серебрякова (1978) отмечает, что у ели обыкновенной в Хибинах и Приполярном Урале хвоя живет не 5-9, как у ели в средней полосе, а 12—18 лет. Это можно объяснить уменьшением продолжительности периода вегетации, а в связи с этим сокращением ежегодного периода активной жизнедеятельности листьев, их более замедленным старением.

Вечнозеленые и листопадные растения. *Вечнозеленые* растения покрыты листьями в течение всего года в отличие от *листопадных*, у которых какое-то время листья отсутствуют. В сезонном климате с зимним периодом листопадные растения — *летнезеленые*, в областях с резко выраженным летним засушливым периодом они могут быть *зимнезелеными* или *весеннезелеными*. Вечнозеленые растения преобладают в тропиках и субтропиках (пальмы, фикус, лавр, олеандр, олива, виды магнолии и др.). В умеренных и холодных поясах вечнозеленые растения представлены хвойными (кроме лиственницы), кустарничками, главным образом из сем. вересковых (вереск, брусника, клюква), некоторыми травами (копытень, грушанка) с листьями, зимующими под снегом.

У некоторых травянистых растений наших лесов и лугов, зимующих с зелеными листьями, наблюдается смена двух генераций листьев: весенней и осенне-зимней. Такие растения

называют *летнезимнезелеными* (земляника, кислица).

Зимующие листья отличаются рядом приспособительных признаков, предохраняющих их от испарения воды в зимний период. Устойчивость к низким температурам у листьев травянистых растений, зимующих под снегом, обусловлена физиологическими особенностями их тканей. В зимний период фотосинтез в зеленых листьях приостанавливается, вместо крахмала в них образуются сахара или масла, что способствует повышению зимостойкости.

В сезонном климате вечнозеленость имеет особое биологическое значение: растение способно возобновить фотосинтез как только наступят благоприятные условия, не затрачивая времени, энергии и биологической массы на образование новых листьев.

Старение листьев. Листопад. Достигнув определенных для каждого вида растений и условий обитания размеров, лист вступает в *фазу активной жизнедеятельности*. Постепенно начинаются изнашивание листа, потеря важнейших функций, старение и отмирание. В процессе старения внешний облик листа меняется — он желтеет или краснеет в связи с разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоциана. Снижается интенсивность ассимиляционных процессов, дыхания, транспирации, деградируют и разрушаются хлоропласты, митохондрии, накапливаются катаболиты. С возрастом в листьях начинают преобладать процессы распада, в связи с чем из старых листьев оттекают органические вещества — аминокислоты, углеводы, которые направляются в молодые меристематически активные зоны почек, цветков, в созревающие плоды, клубни, луковицы. Происходит «опустошение» листа перед отмиранием.

Старые листья сбрасываются растением в процессе *листопада*. Листья могут опадать одновременно в определенный период года, как у листопадных деревьев, или постепенно по одному в течение длительного времени у вечнозеленых растений. У последних обильный листопад наблюдается в период разветвления новых побегов из почек.

Листопадные деревья во влажнотропических лесах стоят без листьев иногда всего несколько дней, в умеренном поясе — до 8—9 месяцев.

Листопад — выработанное в процессе эволюции приспособление к уменьшению в неблагоприятных условиях (зимнего или засушливого периода) поверхности наземных органов, что сокращает потерю влаги и предотвращает поломку ветвей под тяжестью снега.

В условиях умеренного климата понижение температуры не всегда бывает непосредственной причиной опадения листьев. Погодные условия в осенний период изменчивы в разные годы, но даже при почти летней погоде, которая наблюдается поздней осенью (например, в Беларуси — осень 1986, 1990 гг.), деревья сбрасывают листья в срок.

Биологическими часами наступающей осени является изменение продолжительности дня.

Подготовка к листопаду идет уже с лета. При этом в листьях происходят глубокие биохимические, физиологические и структурные изменения. Ранее говорилось, что перед листопадом в листьях обычно разрушается хлорофилл, каротиноиды сохраняются дольше и обуславливают всю разнообразную гамму осенней окраски листьев. Лист освобождается от питательных веществ, но накапливает кристаллы минеральных солей.

Механизм листопада у двудольных древесных растений связан с появлением у основания листа или основания черешка *отделительного слоя*, который состоит из легко разъединяющихся клеток. Он дифференцируется перпендикулярно черешку из клеток эпидермиса и других живых клеток, расположенных рядом. Проводящие пучки, удерживающие лист на стебле, разрываются под его тяжестью, под порывами ветра, струями дождя, и по отделительному слою лист отрывается от стебля. Поверхность отделения, или *листовой рубец*, покрывается слоем пробки. В некоторых случаях клетки отделительного слоя, приобретая меристематическую активность, превращаются в феллоген, который образует поперечный внутренний слой пробки еще до опадения листа.

У травянистых двудольных и однодольных растений отделительный слой, как правило, не образуется, лист разрушается и сгнивает на стебле.

Опавшая листва в естественных условиях (в лесных массивах, кустарниковых зарослях и т. д.) имеет важное биологическое значение. Листья после опадения продолжают какое-то время слабо фотосинтезировать, последними погибают хлоропласты замыкающих клеток устьиц.

Находящиеся в листьях органические и минеральные вещества удобряют почву, масса опавших листьев утепляет поверхностно расположенные корни, в подстилке из листьев проходят *стратификацию* (лат. stratum — слой и facio — делаю; созревание семян во влажном субстрате) семена многих древесных растений.

У некоторых растений наблюдается массовое опадение в засушливый период лета или осенью безлистных однолетних веток растений — *веткопад* (туя, кипарис).

РАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТЬЕВ

Листья растений разнообразны по форме, размерам, окраске, положению на побеге. По внешнему облику листа можно легко определить вид растения. Однако и в пределах одного растения листья неодинаковы, их разнообразие прослеживается с начальных этапов онтогенеза на протяжении всей жизни растения и обусловлено целым рядом факторов.

Семядоли (cotyledonis). Это первые органы проростка, которые формируются у зародыша на самых ранних этапах развития. Возникают в результате дифференциации тела предзародыша в отличие от всех последующих листьев растения, которые закладываются в виде экзогенных бугорков.

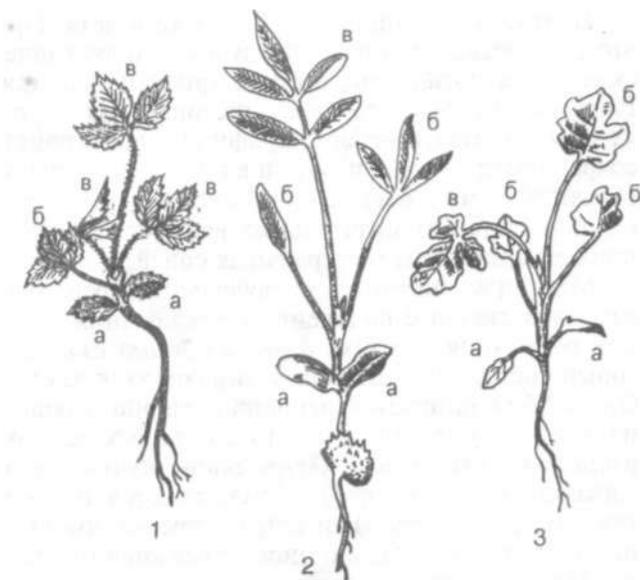


Рис. 203. Переход от семядолей к типичным листьям: 1 — у земляники (*Fragaria vesca*); 2 — у эспарцета (*Onobrychis arenaria*); 3 — у чистотела (*Chelidonium majus*); а — семядоли; б — листовые серии; в — типичные листья

Размеры, структура, функции семядолей во многом отличаются от типичных листьев. Они имеют овальные или округлые очертания (даже у растений со сложными или простыми рассеченными листьями), упрощенную анатомическую структуру, не несут прилистников (рис. 203). У многих растений (бобовые, крестоцветные, тыквенные, сложноцветные) в семядолях сосредоточены запасные питательные вещества; они бывают толстые, мясистые, более или менее выпуклые с одной стороны. У большинства растений при прорастании семени семядоли выносятся на поверхность, несколько увеличиваются в размерах, зеленеют и функционируют как первые органы фотосинтеза; при подземном прорастании семени они, как правило, бесцветны и выполняют функцию запаса (лещина, дуб). У многих растений (виды марьянника, плюща, копытня) семядоли сохраняются на растении живыми иногда несколько месяцев.

Листовые серии. Вслед за семядолями у проростка и молодого растения образуются листья, более простые по форме, чем типичные листья, и более мелкие (рис. 203, б). У многих растений со сложными листьями (земляника, фасоль, клевер, бобы конские, белая акация) один или несколько листьев после семядолей бывают простыми. В дальнейшем типичные сложные листья появляются не сразу. У растений с перистосложными листьями нижние листья могут образовывать две пары боковых листочков и один конечный, у вышерасположенных листьев появляются другие пары боковых листочков (рис. 203, 2). У тройчато-сложных листьев первые листья могут быть цельными, затем с одним неоформившимся листочком и т. д. Этот ряд постепенно развивающихся до типичной структуры листьев И. Г. Серебряков (1952) назвал *листовыми сериями*.

Формации листьев. У многих растений после прорастания округлых запасных семядолей образуются листья, отличающиеся расположением,

строением и функциями. Различают три формации листьев — низовую, срединную, верховую.

Формация низовых листьев представлена обычно недоразвитыми или видоизмененными листьями, специализированными по функции (чаще запасующей или защитной). Они состоят или всего из листового зачатка, или из основания листа с неразвитой пластинкой и имеют часто форму чешуек либо одних листовых влагалищ бледно-зеленого, желтоватого или бурого цвета. К низовым листьям относятся чешуйки или влагалища без пластинок у основания надземных травянистых побегов, чешуи лукович, корневищ (рис. 204). Чаще всего они формируются на главном побеге после семядолей с подземным прорастанием (горох, дуб и др.). Чешуевидные листья низовой формации — *катафиллы* (греч. kata — низ и phyllon — лист) — образуются у многолетних растений на годичном побеге, вырастающем после периода покоя. Они обычно выполняют функцию специализированных почечных чешуй, защищающих внутренние эмбриональные органы.

Низовые листья лучше наблюдать у большинства деревьев, кустарников и многолетних трав в период распускания почек.

Срединные листья — это листья, типичные для вида. Они составляют основную массу листьев, всегда зеленые, с хорошо развитыми хлоропластами. Их главные функции — фотосинтез, газообмен, транспирация. Когда говорят о листьях конкретного растения, то имеют в виду именно срединную формацию листьев, которым присущи типичные для вида черты морфологической и анатомической структуры (рис. 204, А, б; Б, Б).

На побегах травянистых растений четко про-

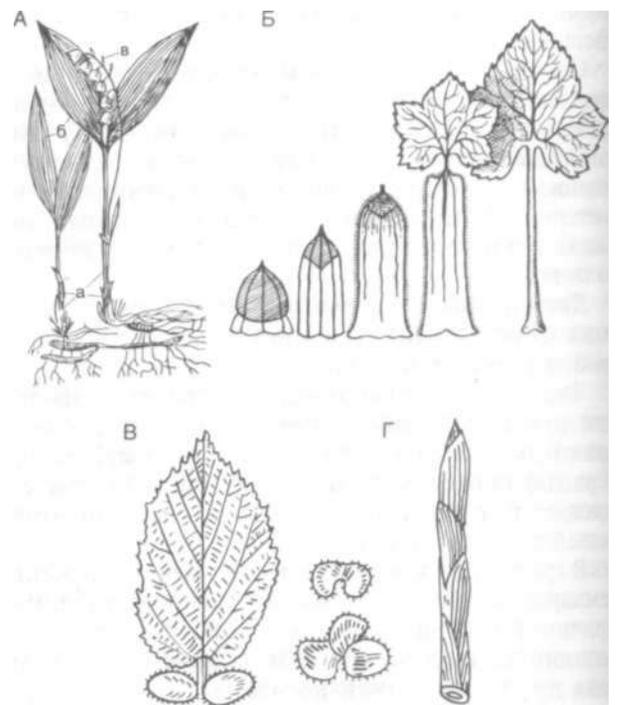


Рис. 204. Формации листьев:

А — низовые (а), срединные (б) и верховые (в) листья у ландыша (*Convallaria majalis*); Б — переход от низовых листьев (защитных чешуек) к срединным в почке красной смородины (*Ribes rubrum*); В — почечные чешуи и срединный лист орешника (*Corylus avellana*); Г — низовые листья чемерицы (*Veratrum lobelianum*)

слеживается переход от срединных ассимилирующих листьев к *верховым*, или *прицветным*, листьям — *гипсофиллам* (греч. *hypso* — верхний и *phylon* — лист). Как правило, это недоразвитые листья, лишенные черешков иногда окрашенные, иногда бесцветные. Образуются они в области соцветия и обычно служат кроющими листьями цветков или веточек соцветия (прицветники, прицветнички, листовые обертки). Верховые листья мельче и проще по очертаниям, чем срединные, иногда редуцированы до пленчатых бесцветных чешуек — *брактеей*, быстро опадающих или засыхающих после разворачивания соцветия (ландыш, сирень, черемуха; рис. 204, А, в).

Гетерофиллия. Разнообразие листьев на одном и том же растении называют *гетерофимией* (греч. *heteros* — разный и *филл*) или *разнолистностью* в широком смысле. Чаще под гетерофиллией понимают только различия между листьями срединной формации. Так, у шелковицы на одной ветке можно найти и цельные и лопастные листья (рис. 205, 7).

У некоторых австралийских эвкалиптов листья на молодых растениях супротивные, сидячие, эллиптические, распростерты в горизонтальной плоскости, а на старых — очередные, косые, саблевидные, свисающие вниз (рис. 205, 2).

У плюща на плагиотропных побегах листья трех — пятилопастные, а на цветоносных ортотропных — цельнокрайние. Ярко выраженная гете-

рофиллия имеется у некоторых тропических эпифитных папоротников.

Часто гетерофиллия связана не только с возрастными изменениями апекса, но и с влиянием внешних условий, является экологически обусловленной. Особенно хорошо это видно у водных растений, побеги которых частично погружены в воду, частично находятся над водой, растение живет на границе двух сред (водный лютик, стрелолист, поручейник и др.). Подводные листья этих растений узколанцетовидные или нитевидные, а надводные — цельные или лопастные. Анатомическая структура согласуется с жизнью в определенной среде — водной или воздушной (рис. 205, 3, 4). Экологическая гетерофиллия ярко выражена у австралийских акаций. Так, у акации черной проросток формирует двоякоперистые листья с нежными листочками, а затем в условиях засушливого периода у последующих листьев пластинка редуцируется и черешок уплощается, превращаясь в листоподобный орган — *фитодий* (рис. 205, 5).

Часто биологическое значение гетерофиллии для жизни растений имеет характер адаптации (водные растения, акации, эвкалипт и др.), у некоторых же растений объяснить ее трудно.

Анизофиллия (греч. *anisos* — неравный). Под анизофиллией понимают различие в форме, величине, структуре листьев, сидящих на одном и

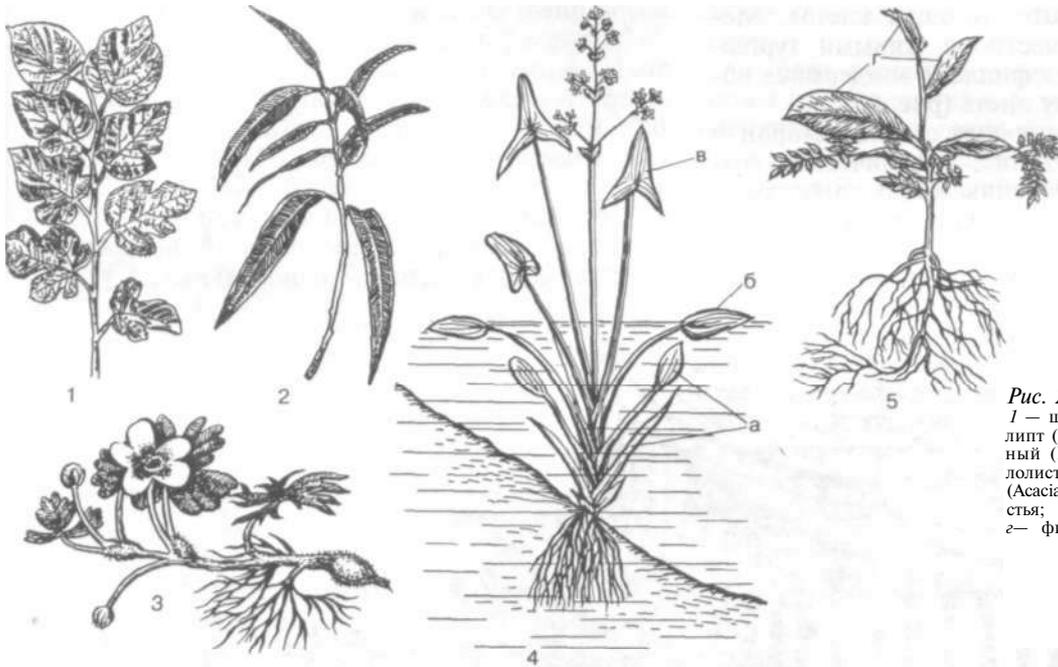
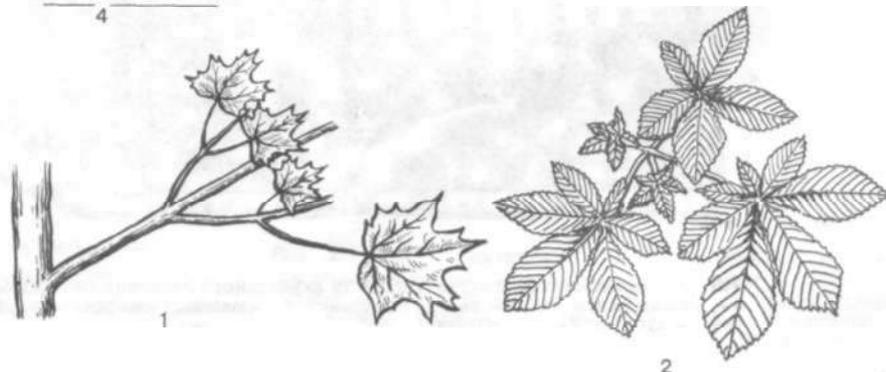


Рис. 205. Гетерофиллия: 1 — шелковица (*Moras alba*); 2 — эвкалипт (*Eucalyptus*); 3 — лютик разнолистный (*Ranunculus diversifolius*); 4 — стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*); 5 — акация (*Acacia melanoxylon*); а — подводные листья; б — плавающие; в — воздушные; г — филлодий

Рис. 206. Анизофиллия (по А. Е. Васильеву и др., 1978): 1 — у клена (*Acer platanoides*); 2 — у каштана (*Castanea*)



том же узле побега (при супротивном или мутовчатом расположении). Как правило, анизотиллия характерна для косо или горизонтально расположенных побегов. Причина, вероятно, в действии силы тяжести, одностороннем освещении или в различной интенсивности тока питательных веществ (рис. 206).

АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛИСТА

Структура листа тесно связана со стеблем и отличается огромным разнообразием. Различия в структуре листьев в значительной степени обусловлены условиями существования растений; наиболее важный фактор, влияющий на их форму и строение, — доступность воды. По потребностям в ней и приспособлениям в анатомическом строении виды выделяются в соответствующие экологические группы.

Микроскопическая структура листа определяется его важнейшей функцией — фотосинтезом. Поэтому основной тканью листа является паренхимный комплекс клеток, несущий хлоропласты — *мезофилл* (греч. *mesos* — средний и *филл*). Остальные ткани листа обеспечивают работу мезофилла и поддерживают связь с окружающей средой. Покровная ткань (эпидермис) регулирует газообмен и транспирацию, защищает лист от внешних воздействий. Проводящие ткани осуществляют отток и приток веществ, поддерживают нормальное оводнение фотосинтезирующих клеток. Механические ткани совместно с живыми тургесцентными клетками мезофилла и эпидермиса образуют опорную систему листа (рис. 207).

Эпидермис. Покрывает лист с обеих сторон и защищает его от высыхания, механических воздействий, от проникновения микроорганизмов. Защитную функцию эпидермиса заметно усиливает кутикулярный слой, иногда его поверхность сплошь покрыта воском. У большинства листьев

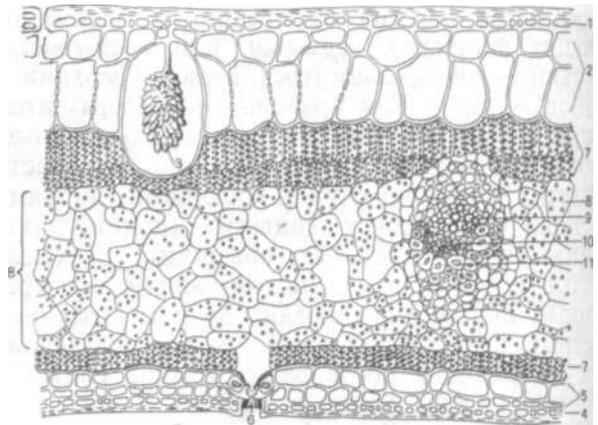


Рис. 208. Лист фикуса (*Ficus elastica*) на поперечном срезе: 1 — верхний эпидермис; 2 — гиподерма; 3 — цистолиг; 4 — нижний эпидермис; 5 — гиподерма; 6 — устьица; 7 — столбчатый мезофилл; 8 — губчатый мезофилл; 9 — ксилема; 10 — флоэма; 11 — склеренхима

эпидермис однослойный, в редких случаях покровы листа могут быть многослойными, например у фикуса (рис. 208).

Верхний и нижний эпидермисы типичного листа несколько различны. В нижнем эпидермисе больше устьиц, в верхнем их меньше или нет совсем. Кутикула, восковой налет лучше развиваются на верхней стороне листа, которая больше освещается и сильнее нагревается.

Разнообразие эпидермального комплекса отражает условия обитания (освещение, водоснабжение) и зависит от толщины оболочек, наличия кутикулы и воска, количества и типов трихом и эмергенцев, числа и размещения устьиц.

Устьица могут встречаться на обеих сторонах листа — *амфистоматический лист* (греч. *amphi* — вокруг и *stoma* — устье, устьице, отверстие; рис. 209), или только на одной его стороне, верхней — *эпистоматический лист* (рис. 210), или чаще на нижней — *гипостоматический лист* (рис. 211). У широких листьев двудольных с сетчатым жилкованием устьица рассеяны по всей поверхности без видимого порядка. У однодольных, с узкими

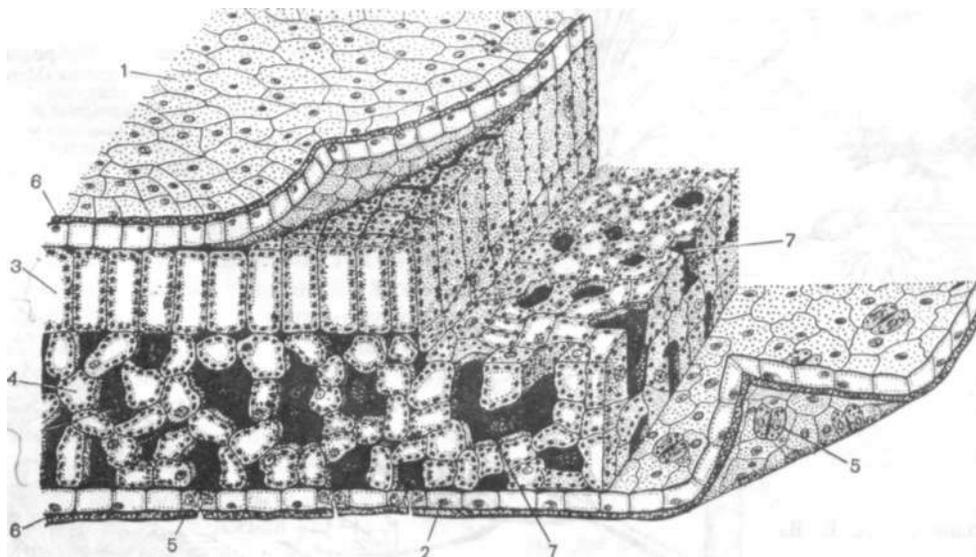


Рис. 207. Анатомическая структура листа двудольного растения (полусхемат.): 1 — верхний эпидермис; 2 — нижний эпидермис; 3 — столбчатый мезофилл; 4 — губчатый мезофилл; 5 — устьица; 6 — кутикула; 7 — межклетники

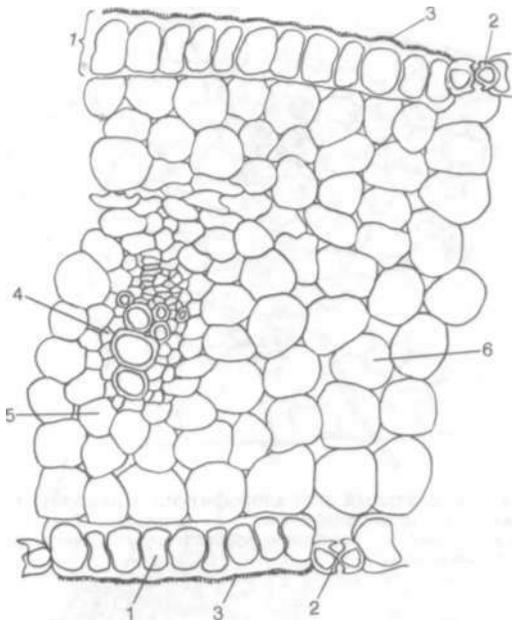


Рис. 209. Лист безвременника великолепного (*Colchicum speciosum*) на поперечном срезе:
1 — эпидермис; 2 — устьица; 3 — восковой налет; 4 — проводящий пучок; 5 — паренхимная обкладка пучка; 6 — мезофилл

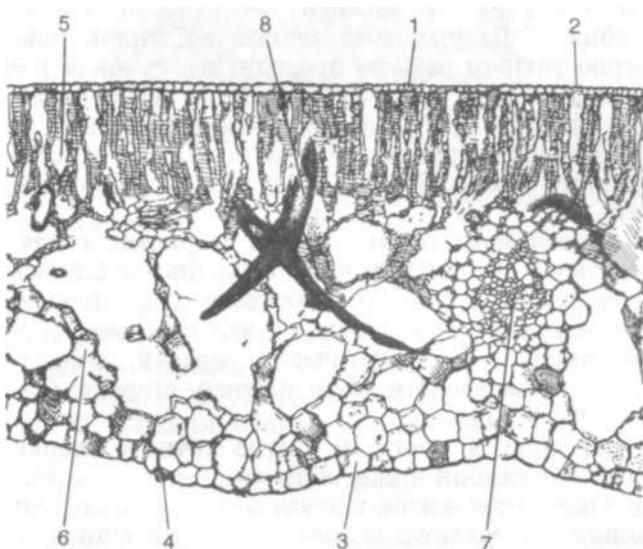


Рис. 210. Поперечный срез плавающего на поверхности воды листа кувшинки (*Nymphaea odorata*):
1 — верхний эпидермис; 2 — устьица; 3 — нижний эпидермис; 4 — трихома; 5 — столбчатая паренхима; 6 — губчатая паренхима; 7 — проводящий пучок (жилка); 8 — склеренхид

длинными листьями и параллельным или дуго-видным жилкованием, и у хвойных устьица распределены рядами, параллельными продольной оси листа (см. рис. 76). Они могут быть расположены на одном уровне с основными клетками эпидермиса, выше поверхности эпидермиса (выступающие устьица) и ниже ее (погруженные устьица). Некоторые устьица группируются по нескольку в углублениях, называемых *устьичными ямками* или *криптами* (см. рис. 75, 8).

В клетках эпидермиса хлоропласты обычно отсутствуют. Исключение составляют некоторые суккуленты, эфемеры с тонкой листовой пластинкой, где мезофилл немногослоен (рис. 212).

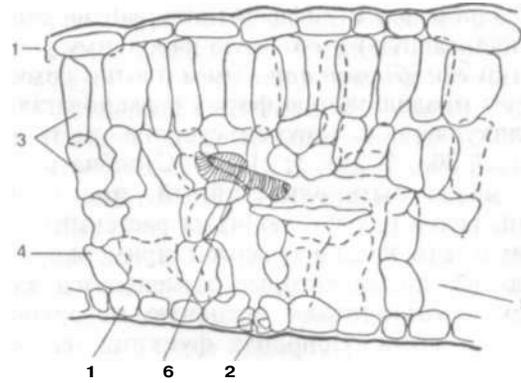


Рис. 211. Лист голубики обыкновенной (*Vaccinium uliginosum*) на поперечном срезе:
1 — эпидермис; 2 — устьица; 3 — столбчатый мезофилл; 4 — губчатый мезофилл; 5 — воздухоносная полость; 6 — проводящий пучок

Часто в соке клеток верхнего эпидермиса (реже нижнего) содержится пигмент антоциан, окрашивающий лист в различные цвета, например в красноватый (бегония), сиреневый (традесканция) и др.

У некоторых растений под эпидермисом образуется слой клеток, усиливающих прочность листа. Стенки этих клеток часто утолщаются и выполняют механическую функцию, а у растений засушливых мест защищают от излишнего испарения. Этот слой называется *гиподермой* или *подкожицей* (см. рис. 78; 208, 2). Гиподерма может быть однослойная (сосна обыкновенная, сосна сибирская), двух- или трехслойная (южные виды сосен).

У ряда растений клетки однослойной гиподермы превращаются в водоносные (солянка древесная). Очень разнообразны выросты эпидермиса у разных растений.

Мезофилл. Представлен клетками основной паренхимы, расположенными между верхним и нижним эпидермисом (исключая механические ткани и проводящие пучки). Состоит из живых клеток, с тонкими оболочками, округлой или слегка вытянутой формы, реже с небольшими выростами. Благодаря многочисленным хлоропластам мезофилл окрашен в зеленый цвет, так называемая *хлоренхима* листа. Иногда оболочки клетки образуют складки внутрь полости клетки, что увеличивает рабочую поверхность хлоренхимных клеток.

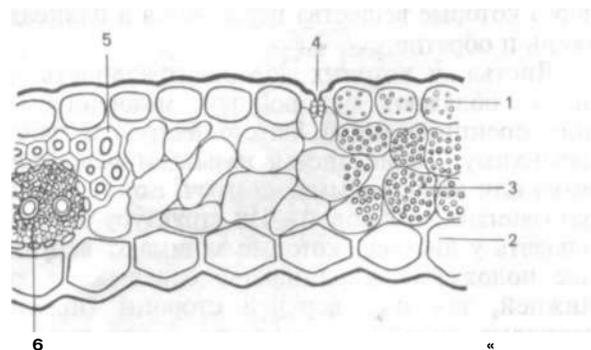


Рис. 212. Лист эфемерного злака трищетинника линейного (*Trisetum lineare*), растущего на песчаной почве:
1 — верхний эпидермис с мелкими хлоропластами; 2 — нижний эпидермис; 3 — мезофилл с крупными хлоропластами; 4 — устьица; 5 — механические волокна; 6 — проводящий пучок

У типичных дорсовентральных листьев мезофилл неоднороден и дифференцирован на столбчатую (палисадную) и губчатую паренхиму.

Клетки *столбчатой паренхимы* плотно сомкнуты, имеют продолговатую форму и располагаются перпендикулярно к верхней стороне листа (см. рис. 207, 3; 208, 7; 210, 5; 211, 3). Столбчатый мезофилл может быть однослойный, иногда двухслойный, редко (у светолюбивых растений) многослойный. Его клетки содержат примерно 75 % хлоропластов листа, которые размещаются вдоль оболочек и увеличивают активную поверхность поглощения света. Основная функция палисадной паренхимы — ассимиляция углекислого газа.

Губчатую паренхиму составляют относительно округлые клетки с большими межклетниками, которые занимают больший объем, чем сами клетки (см. рис. 207, 4; 208, 8; 210, 6; 211, 4). Увеличение межклетных пространств достигается различными путями: в одних случаях клетки сохраняют округлую форму, в других — образуют выросты, смыкающиеся между собой. Рыхлая структура мезофилла обуславливает большую общую площадь поверхности клеток, обращенной к межклетникам. Через крупные межклетники губчатого мезофилла идет газообмен. Углекислый газ атмосферы через устьица нижнего эпидермиса попадает в межклетники губчатого мезофилла и разносится по всем тканям листа. Кислород, образующийся в хлоренхиме при фотосинтезе, выделяется в межклетники, а через устьица — в атмосферу. Ночью, когда фотосинтез прекращается, продолжается газообмен, связанный с дыханием, направление движения углекислого газа и кислорода меняется. Газообмен осуществляется и между клетками столбчатой хлоренхимы, имеющими очень небольшие межклетники.

Расположение устьиц преимущественно в нижнем эпидермисе дорсовентральных листьев имеет особое приспособительное значение. Благодаря этому, во-первых, уменьшается потеря воды листом при транспирации; во-вторых, углекислый газ, необходимый для фотосинтеза, выделяется в основном из почвы в результате жизнедеятельности многочисленных почвенных организмов.

Клетки губчатого мезофилла, граничащие с палисадной тканью, часто имеют обратноконусовидную форму и прилегают к столбчатой паренхиме широкой стороной. Это *собирающие клетки*, через которые вещества передаются в палисадную ткань и обратно.

Листья, у которых дорсовентральность нарушена, обладают однородным мезофиллом, не дифференцированным на столбчатую и губчатую паренхиму. Такие листья называют *эквивациальными* или *изолатеральными* (греч. isos — равный и лат. lateralis — боковой). Их структуру можно наблюдать у листьев, которые занимают вертикальное положение и одинаково освещаются как с нижней, так и с верхней стороны (ирисовые, осоковые, лилейные, некоторые злаки, рис. 213).

Проводящие пучки. Мезофилл листа густо пронизан многочисленными проводящими пучками, или *жилками* (листовые следы), непосредственно связанными с проводящей системой

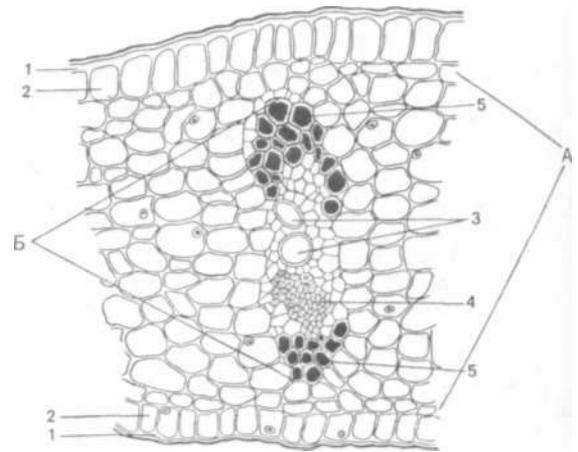


Рис. 213. Изолатеральный лист хлорофитума (Chlorophytum): А — мезофилл; Б — проводящий пучок; 1 — кутикула; 2 — эпидермис; 3 — сосуды и трахеиды; 4 — ситовидные трубки и другие элементы флоэмы; 5 — механические волокна

стебля. У большинства двудольных они образуют разветвленную систему, в которой от более крупных жилок ответвляются все более мелкие (сетчатое жилкование, см. рис. 195, Г, 3). Часто самая крупная жилка (средняя) тянется вдоль оси листа и вместе с прилегающей основной тканью выступает на его нижней поверхности в виде гребня. У однодольных множество жилок примерно равного размера проходит вдоль листа параллельно друг другу (параллельное жилкование, см. рис. 195, Г, 4). Параллельные пучки связаны между собой часто только под микроскопом *анастомозами*, образующими сложную сеть.

Проводящие пучки листьев закрытые, коллатеральные, в подавляющем большинстве случаев разветвленные в одной плоскости. Характерным признаком листа является то, что ксилема в нем повернута к морфологически верхней, а флоэма — к морфологически нижней стороне (см. рис. 207–211).

Средние, а иногда и другие крупные жилки содержат камбий и способны ко вторичному росту. Окончания жилок у двудольных часто состоят только из трахеальных элементов, хотя иногда до их концов могут доходить как флоэмные, так и ксилемные элементы.

Проводящие пучки, более или менее полностью погруженные в мезофилл, называют *мелкими жилками* (рис. 214, 2), а сопровождающиеся выступами на нижней стороне листа, — *крупными жилками* (рис. 214, 1). Главную роль в *опоре* ассимилятов из участков мезофилла — *ареол* (рис. 214, 3) играют мелкие жилки. С увеличением их размеров связь с мезофиллом ослабевает и жилки все более окружаются нефотосинтезирующими тканями гребней. Функция сбора ассимилятов постепенно вытесняется транспортной.

Проводящие ткани жилок не соприкасаются непосредственно с межклетниками мезофилла. Крупные жилки окружены паренхимой, содержащей мало хлоропластов, а мелкие — одним или более слоями плотно сомкнутых клеток, образующих *обкладку проводящего пучка* (пучковое

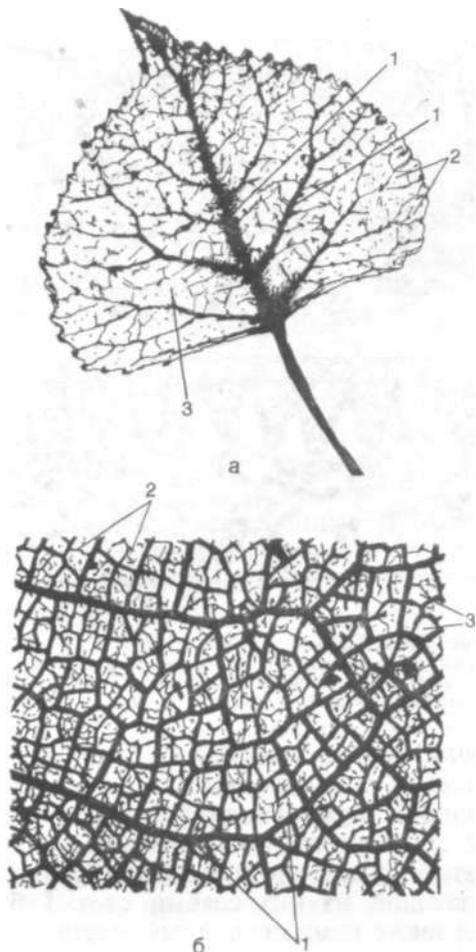


Рис. 214. Просветленный лист (удален хлорофилл) тополя дельтовидного (*Populus deltoides*) с сетчатым жилкованием при малом (а) и большом (б) увеличении: 1 — крупные жилки; 2 — мелкие жилки; 3 — участки мезофилла (ареолы)

влагалище; см. рис. 75, 11). Обкладка сопровождает пучок до самого окончания, пропуская через себя все вещества, поступающие в проводящие ткани или выходящие из них. Таким образом, по своей функции обкладка аналогична эндодерме корня.

У многих листьев обкладки проводящих пучков связаны с верхним и (или) нижним эпидермисом клетками, напоминающими клетки самой обкладки. Такие ответвления от нее называют *продолжениями обкладки* (см. рис. 75, 12). Они укрепляют лист механически, а у двудольных, кроме того, подводят воду к клеткам покровной ткани.

Характер прохождения жилок в листьях (жилкование) представляет большой интерес с точки зрения физиологии передвижения веществ в листе. Кроме того, характер жилкования видоспецифичен и помогает в определении различных таксонов. В палеоботанике жилкование — важнейший признак изучения растений далеких геологических эпох.

Морфологи и палеоботаники проследили эволюционное развитие типов жилкования от наиболее примитивного *дихотомического* к *сетчатому*, *параллельному* и *дуговидному* (см. рис. 195, Г). Эволюционно продвинутые типы жилкования гораздо надежнее обеспечивают передвижение веществ в живых тканях листа (см. рис. 214).

Арматурные ткани. Эпидермис обуславливает прочность листа благодаря плотному расположению своих клеток по изгибам, зубцам. Такой лист хорошо сопротивляется разрывам. Прочность эпидермиса усиливается гиподермой, часто включающей в себя склеренхимные волокна, иногда древеснеющие. Однако главной арматурой листа являются склеренхимные волокна, отдельные склереиды (см. рис. 210, 8) и тяжи колленхимы. В сочетании с живыми, тургесцентными клетками мезофилла они образуют прочные конструкции. Арматурные ткани противостоят растяжению, а клетки мезофилла (заполнитель конструкции) — раздавливанию.

Волокна чаще входят в состав крупных проводящих пучков, располагаясь или сверху и снизу, или вокруг пучка. Некоторые склеренхимные волокна тянутся от боковых ответвлений пучков цепочкой к верхнему и нижнему эпидермису, так называемые узелковые волокна. Они скрепляют покровные ткани листа через сосудистый пучок (рис. 215).

Колленхима часто присутствует в крупных жилках или по краю листа под эпидермисом, предохраняя его от разрыва. Иногда она формируется напротив жилок первого и второго порядков.

В листьях с сочным многослойным мезофиллом, как у кувшинки, кубышки, чая, камелии, встречаются одиночные ветвистые склереиды — *опорные клетки*, создающие своеобразный скелет листа. Одиночные склереиды встречаются также у многих растений у основания зубчиков листа, тем самым предохраняя лист от разрывов по зубцам.

Листья многих растений обладают исключительной прочностью. Крупные листья пальм, папоротников сохраняют форму и положение на побеге даже при шквальных ветрах и тропических ливнях. Склеренхимные волокна листьев новозеландского льна (сизаля, *Phormium tenax*), джута используются для получения чрезвычайно прочных изделий (мешков, канатов и пр.).

Листья некоторых злаков характеризуются особым высокоспециализированным типом мезофилла (рис. 216). Здесь клетки мезофилла расположены по радиусам вокруг проводящего пучка. В промежутках между этими группами образуются большие межклетники, против которых на

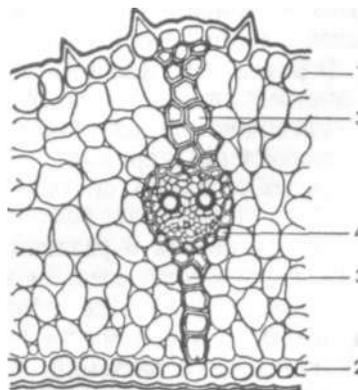


Рис. 215. Узелковые волокна в листе злака: 1 — верхний эпидермис; 2 — нижний эпидермис; 3 — узелковые механические волокна; 4 — обкладка пучка из механических волокон

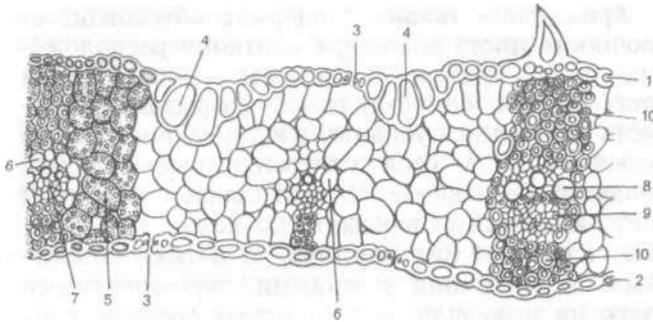


Рис. 216. Лист перца (Agorrugon repens) на поперечном срезе: 1 — верхний эпидермис; 2 — нижний эпидермис; 3 — устьица; 4 — моторные клетки; 5 — мезофилл; 6 — клетки обкладки; 7 — проводящий пучок; 8 — ксилема; 9 — флоэма; 10 — склеренхима

обеих сторонах листа располагаются устьица. Таким образом, мезофилл не делится на столбчатую и губчатую паренхиму. Устьица располагаются в эпидермисе правильными рядами, замыкающие клетки гантелевидной формы (см. рис. 76, Б). У многих злаков (пшеница, кукуруза) некоторые клетки эпидермиса отличаются более крупными размерами, тонкой оболочкой и наличием большой центральной вакуоли. Это *моторные*, или *двигательные*, клетки. Обычно они расположены веерообразно на дне небольших углублений, образующих бороздки, и выполняют важную функцию, связанную с предохранением растения от избыточной транспирации. При недостатке влаги тонкостенные моторные клетки теряют тургор и, спадая, вызывают складывание пластинки. При насыщении водой они увеличиваются в объеме и листовая пластинка снова распрямляется.

Такая структура листа в равной степени обеспечивает интенсивный газообмен и тесную связь клеток мезофилла с проводящими тканями.

Световые и теневые листья. Факторы окружающей среды, главным образом свет, действуя на развивающиеся листья, могут оказать значительное влияние на их размеры и толщину. У многих видов листья, выросшие при высокой освещенности — *световые листья*, мельче и толще *тневых*, сформировавшихся при меньшем количестве света. Увеличение толщины световых листьев связано главным образом с усиленным развитием столбчатой паренхимы*. Проводящая система в них также более протяженная, стенки клеток эпидермиса толще, а главное, более сопряженное взаимоотношение внутренней поверхности мезофилла с площадью листовой пластинки (рис. 217). В результате, несмотря на то что у обоих типов листьев интенсивность фотосинтеза при низкой освещенности одинакова, теневые листья не приспособлены к яркому свету и фотосинтезируют в таких условиях гораздо слабее световых.

Поскольку освещенность в различных частях кроны деревьев неодинакова, здесь можно обнаружить крайние формы листьев обоих типов. Световые и теневые листья встречаются также у кустарников и травянистых растений.

Еще более различаются по характеру строения листовой пластинки листья растений, обитающих в тенистом лесу, и растений, живущих на откры-

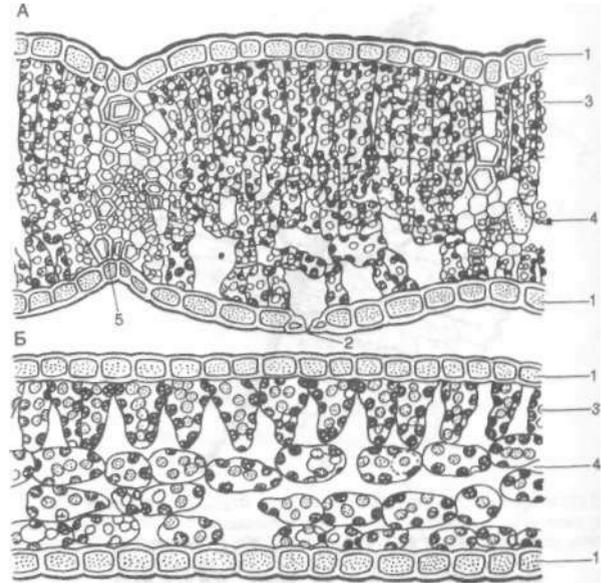


Рис. 217. Лист бука (Fagus sylvatica):

А — поперечный срез светового листа; Б — поперечный срез теневого листа при том же увеличении; 1 — эпидермис; 2 — устьище; 3 — столбчатая паренхима; 4 — губчатая паренхима; 5 — проводящий пучок

тых, хорошо освещаемых местах. У теневыносливых растений мезофилл состоит из одного ряда клеток, широковоронковидной формы (рис. 218). Крупные хлоропласты расположены в них так, что не затеняют друг друга и оптимально используют падающий на них слабый свет. Губчатый мезофилл также немногослойный, часто из одного слоя клеток. У растений открытых местообитаний столбчатый мезофилл состоит из нескольких

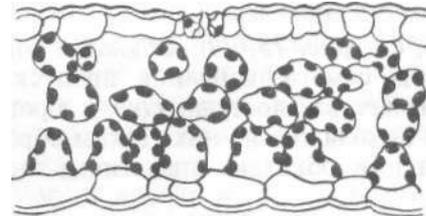


Рис. 218. Поперечный срез тенелюбивого растения зеленчука (Caleobdolon luteum)

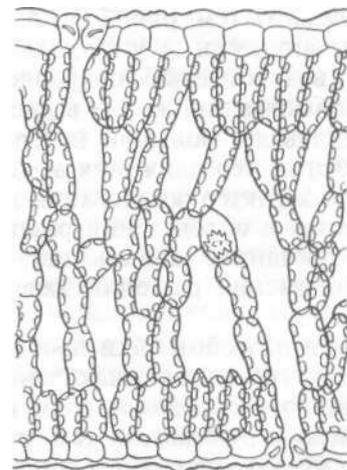


Рис. 219. Поперечный срез листа эвкалипта (Eucalyptus comaldulensis)

слоев клеток и имеет значительный общий объем. Если нижняя сторона листа получает достаточно света, лист становится эквифациальным (рис. 219).

ОСНОВНЫЕ ВИДОИЗМЕНЕНИЯ ПОБЕГА

Побег — наиболее изменчивый по внешнему облику орган растения. Это связано с огромным разнообразием факторов внешней среды, в которых проходила эволюция побега, и его многофункциональностью. Основной тип побега типичного растения — надземный фотосинтезирующий побег, орган воздушного питания. Но и надземные побеги разнообразны: это удлинённые и укороченные, ортотропные, плагиотропные, однолетние и многолетние побеги, различающиеся по морфологии, расположению, размерам листьев и т. д. У многих побегов наряду с функцией фотосинтеза наблюдается ряд других — запасующая и опорная функции, вегетативное размножение. Уже говорилось, что в процессе онтогенеза побег может изменять свои функции, что отражается на особенностях его строения. Это обусловлено прежде всего внутренними факторами, регулируемыми смену разных форм побега у одного растения. Наряду с этим существенную роль в возникновении и отборе специализированных типов побегов, приспособляющихся к разнообразным условиям обитания, играют факторы внешней среды — условия освещения, влажность воздуха и почвы, качественный состав почвы и т. д. Если изменение побега проходило в ходе приспособительной эволюции в определенных условиях обитания и закрепилось в генетическом коде, говорят о *метаморфозе побега* (см. также метаморфоз корня).

В ходе приспособительной эволюции *стебли и листья, а иногда и почки* подвергаются метаморфозу одновременно. Реже видоизменяются почки, как зачаточные органы. Поэтому метаморфоз побега следует рассматривать как видоизменение единого органа.

НАДЗЕМНЫЕ ПОБЕГИ

В зависимости от условий существования и выполняемой роли надземный побег в процессе эволюции претерпел ряд изменений, приспособившись к выполнению нетипичных для себя функций. Функциональная деятельность видоизмененного побега наложила отпечаток на его морфоанатомическое строение.

Накопление воды: суккулентность. Суккулентами (лат. *succulentus* — сочный) называют растения с сочными тканями, специализированными для запасаания воды. Большинство из них произрастает в аридных условиях пустынных местообитаний или засоленных почв, где способность накапливать воду является жизненной необходимостью. Водозапасающими органами побега могут быть стебли, листья, иногда почки.

Листовые суккуленты широко распространены в сем. лилейных (БШасеae), например массония прижатая (рис. 220, 1), радамантус однобокий (рис. 220, 2). У листьев радамантуса, образовавшихся осенью и зимой, к лету листовая пластинка отсыхает, их подземные влагалища удлиняются, а верхушки разбухают и превращаются в водозапасающие органы. Листовые суккуленты характерны также для сем. амариллисовых (АтагуШ-дассеae), например унгерния трехсферная, амариллис белладонна (*Amaryllis belladonna*) и др. Большинство луковичных растений-суккулентов этих семейств дико произрастают на юге Африки либо в Центральной Азии и приурочены к пустыням, горным массивам.

Более известны листовые суккуленты сем. толстянковых (Crassulaceae), широко разводимые в комнатной культуре. Сюда относятся виды очитков (рис. 220, 4), молодило (рис. 220, 5), крассула (рис. 220, 6), каланхое (рис. 220, 7), родиола, или золотой корень (*Rhodiola rosea*), эчеверия и др. Листовыми суккулентами богаты также сем. агавовых (Agavaceae) — виды юкки (см. рис. 156, 8), агавы (см. рис. 156, 10) и асфоделовых (Asphodelaceae) — виды алоэ (рис. 156, 9; 220, 8), хавортии (рис. 220, 9), гастерии (рис. 220, 10). Это растения пустынь Южной Африки, Центральной и Южной Америки. У большинства из них фотосинтезирующие розеточные или полурозеточные побеги. В листьях, кроме хлоропластов, находится многослойная водозапасающая паренхима с большим количеством слизи. Эпидермис, как правило, мощный, покрыт толстым слоем кутикулы и воска.

Стеблевые суккуленты наиболее широко представлены в сем. кактусовых (Cactaceae). Кактусы встречаются только на американском континенте и являются в высшей степени специализированным семейством. В процессе длительного исторического развития в условиях пустынь и полупустынь у кактусов сформировались приспособления, направленные на экономный расход влаги и максимальное ее запасаение. Это отложило отпечаток на их внешний облик, внутреннее строение и механизм фотосинтеза, при котором активное поглощение углекислого газа происходит в ночные часы.

Водозапасающим органом кактусов является стебель. У всех кактусов (кроме опунции Чаффи) он многолетний, сочный, зеленый, без листьев, покрыт колючками или волосками, или и теми и другими одновременно. Форма суккулентных стеблей кактусов весьма разнообразна: колонновидная — цереус, пилосоцереус (см. рис. 156, 3), карнегия, лемероцереус; многореберная (эхинофоссулокактус); трех-, четырехреберная (чилоцереус); шаровидная (мамиллярия, эхинокактус); плоская (опунция) и т. д. Идеальная форма стебля для жизни в пустыне — форма шара. В этом случае наибольшему объему соответствует наименьшая поверхность испарения. Лишь некоторые кактусы, такие как переския и перескиопсис, имеют одревесневший стебель и нормально развитые широкие листья (рис. 221, 4). Отсутствие листьев — одно из приспособлений к засушливо-

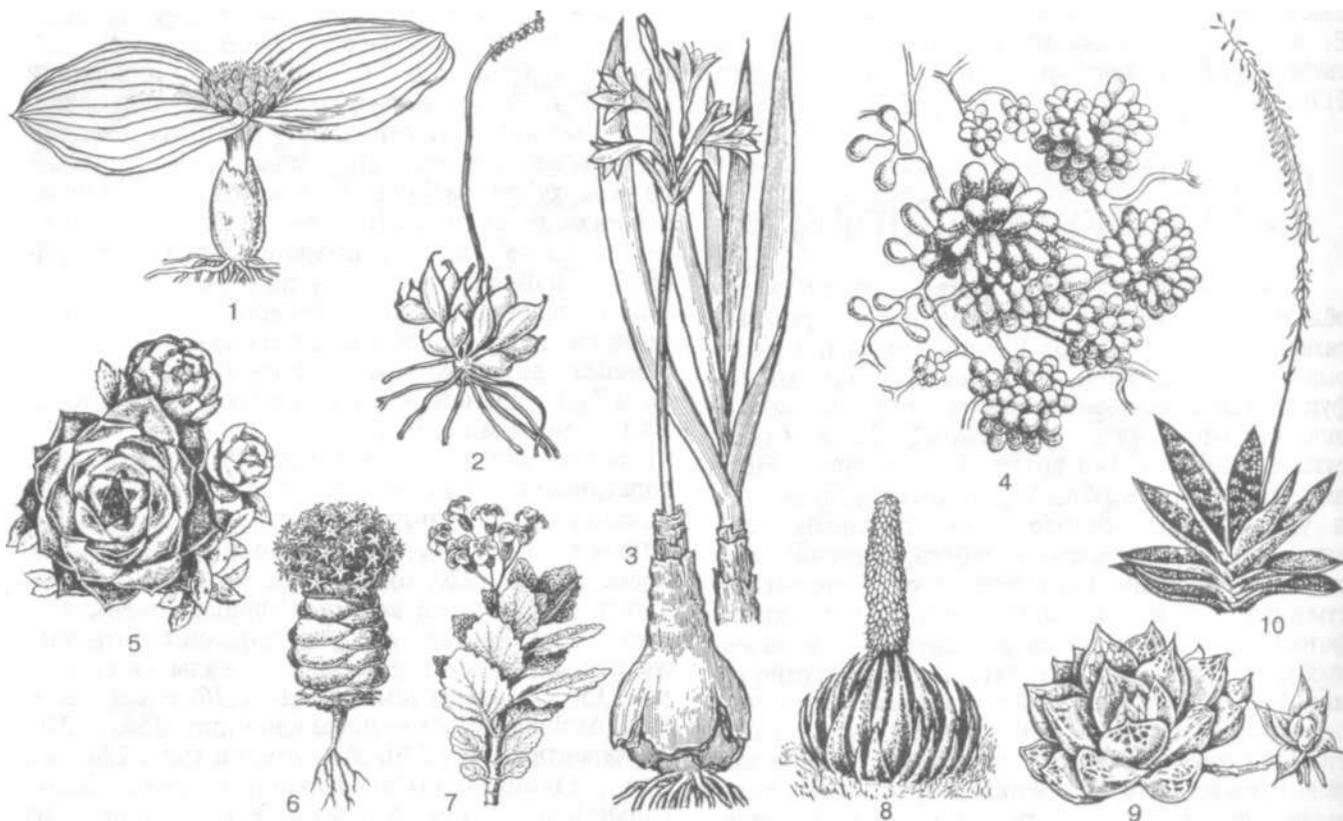


Рис. 220. Листовые суккуленты:

1 — массония прижатая (*Massonia depressa*); 2 — радамантус однобокий (*Radamanthus secundus*); 3 — унгерния трехсферная (*Ungernia trisphaera*); 4 — очиток (*Sedum pachyphyllum*); 5 — молодило закавказское (*Sempervivum transcaucasicum*); 6 — толстянка колончатая (*Crassula columnaris*); 7 — каланхоэ Блоссфельда (*Kalanchoe blossfeldiana*); 8 — алоэ Пеглер (*Aloe peglerae*); 9 — хавортия шахматная (*Haworthia tessellata*); 10 — гастерия двурядная (*Casteria disticha*)

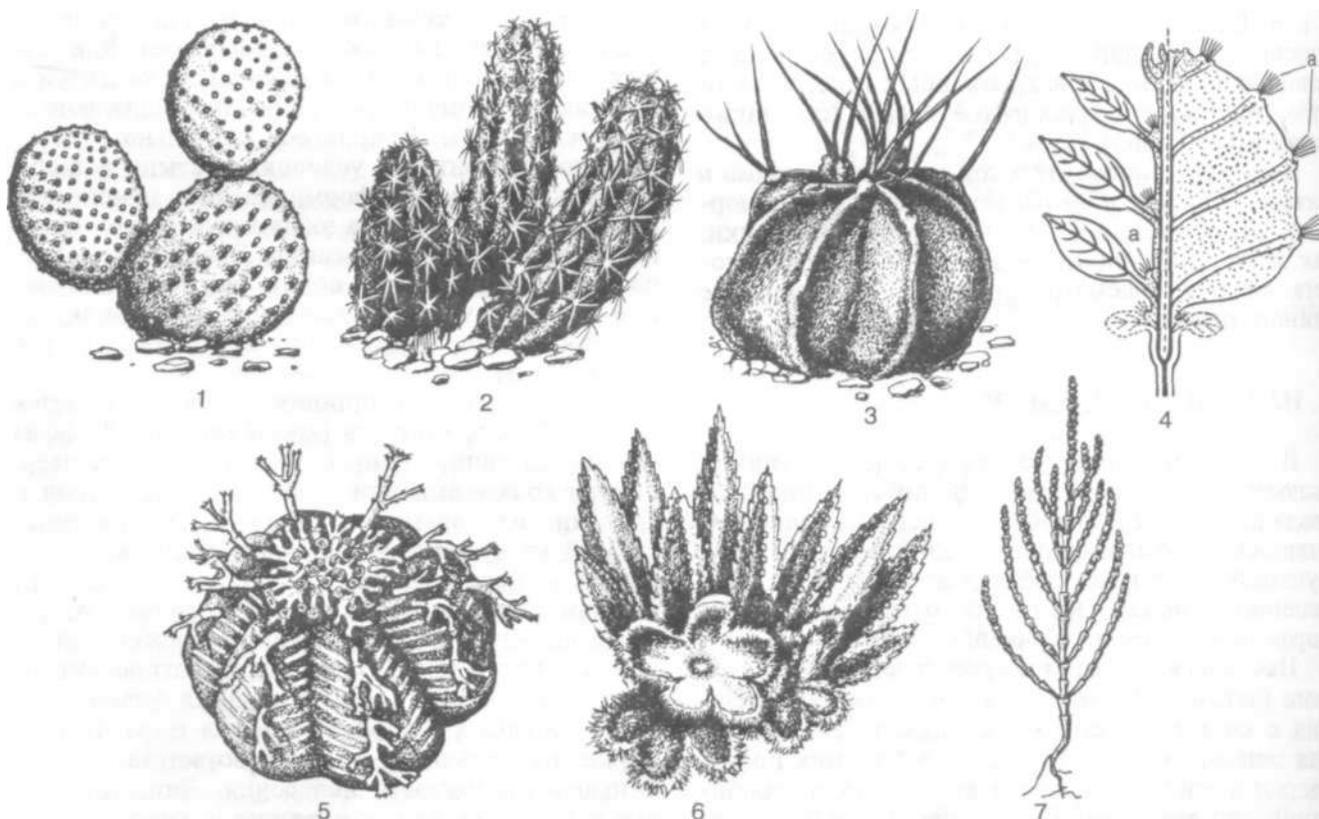


Рис. 221. Стеблевые суккуленты:

1 — опунция (*Opuntia microdasys*); 2 — эхиноцереус (*Echinocereus cinerascens*); 3 — астрофитум (*Astrophytum capricorne*); 4 — схема строения побегов кактуса (левая половина соответствует побегу *Pereskia*; *a* — ареолы); 5 — молочай дыневидный (*Euphorbia meloformis*); 6 — стапелия (*Stapelia flaviverticillata*); 7 — солерос европейский (*Saleicornia europaea*)

му климату, благодаря чему кактусы меньше испаряют воду.

У *опунций* листья сильно изменены до крошечных, длиной 2—5 мм, сочных шиловидных образований, которые появляются весной на очень короткое время, а затем быстро засыхают и опадают (рис. 221, Г). У других представителей кактусовых степень редукции листьев зашла еще дальше. Они закладываются на точке роста стебля в виде микроскопических бугорков, затем интенсивно идет деление и разрастание клеток основания листа, а пластинка листа не развивается совсем, например, эхиноцереус, астрофитум (рис. 221, 2, 3), обрегония и др. Стебель кактусов несет особые, характерные только для сем. кактусовых органы — *ареолы* (лат. *areola* — площадка). Это небольшие ограниченные участки стебля, где развиваются колючки, волоски, цветки, плоды, детки. Морфологически это видоизмененные пазушные или боковые почки, которые функционируют в течение всей жизни кактуса (рис. 221, 4, а). Колючки кактусов имеют листовое происхождение и являются видоизмененными почечными чешуями. Об этом свидетельствуют промежуточные формы между колючкой и листом, наличие в молодой колючке сосудистых пучков, хлорофилла, образование колючек из тех же тканей, что и листья.

На многих кактусах листья вообще не образуются, но узлы хорошо заметны по расположению ареол, имеющих вид бородавок или удлинённых выростов с колючками или пучками волосков. Ареолы образуют хорошо выраженные ортостихи или парастихи, иногда сливающиеся в сплошные ребра, выступающие вдоль стебля (рис. 221, 2, 3).

Зеленый фотосинтезирующий и водозапасющий стебель кактусов имеет характерные признаки анатомического строения — слабое развитие проводящих пучков, в которых более дифференцирована флоэма; сильнейшую паренхиматизацию стебля (развиты кора, сердцевина), где до 90 % тканей представлено водозапасающей паренхимой. Крупные экземпляры кактусов накапливают до 2000 л воды. Расходуется вода очень медленно, так как клеточный сок содержит наряду с органическими кислотами и сахарами слизистые вещества, обладающие водоудерживающими свойствами. Транспирация уменьшается за счет погружения устьиц в гиподерму.

Колючки кактусов выполняют следующие функции: конденсируют водяные пары из воздуха; защищают от поедания животными, от палящих лучей солнца.

Стеблевые суккуленты распространены также в сем. молочайных (*Euphorbiaceae*) — род молочай (см. рис. 156, 6; 221, 5); ластовневых (*Asclepidaceae*) — роды стапелия (*Stapelia*, рис. 221, <5>), худия (*Hoodia*), трихокаулон (*Trichocaulon*); маревых (*Chenopodiaceae*) — солеросы, солянки пустынных и засоленных территорий (рис. 221, 7).

На примере кактусов и других стеблевых суккулентов хорошо видно, что метаморфоз затрагивает весь побег, а точнее, систему побегов, так как функции главного и боковых побегов здесь

совершенно различны. Следует также отметить, что сходные факторы отбора, действующие на растения в близких условиях, но в разных частях света, часто способствуют тому, что совсем неродственные виды приобретают сходный облик (конвергентная эволюция). Мы видим в трех далеких друг от друга сем. цветковых — молочайных, кактусовых, ластовневых представителях с мясистыми водозапасующими стеблями, редуцированными листьями-иглами.

Иногда внешне они настолько похожи (рис. 221, 3 и 5, 2 и 6), что отличить их можно только во время цветения.

Один из немногих примеров метаморфоза почки в суккулентный орган — *кочан*, который образуется у форм и сортов культурной капусты (*Brassica oleraceae*). Это двулетнее растение вначале формирует розетку листьев — обычных зеленых, слегка суккулентных. Затем развитие розеточных листьев из верхушечной почки прекращается, почка, не распускаясь, начинает усиленно расти, формируя кочан. Листья кочана мясистые, запасают воду и питательные вещества, главным образом сахара. В листьях мало хлоропластов, они слегка зеленоватые. После перезимовки (в искусственных условиях) верхушечная почка кочана дает цветоносный побег, а листья отмирают. Возникновение такого адаптивного приспособления легко объяснить средиземноморским происхождением капусты. Здесь после влажной теплой весны наступает жаркое засушливое лето, которое капуста переживает в виде водозапасующей почки, возникшей как метаморфоз части розеточного побега.

Различные модификации листа и стебля. Довольно распространенным типом видоизменения частей побега являются *колючки* (*spina*). В колючки могут видоизменяться лист, его части, а также побег в целом (рис. 222).

Листовое происхождение имеют колючки кактусов (см. рис. 221, 2, 3). У барбариса на удлинённых побегах вместо листьев образуются колючки, в пазухах которых развиваются укороченные ассимилирующие побеги с нормальными листьями. У геминтея Давида (сем. ильмовых — *Ulmaceae*) в пазухах колючек образуются цветоносные побеги. В колючку могут превращаться прилистники (белая акация); ось листа и прилистники (чингиль серебристый); черешок после опадения листовой пластинки (некоторые виды астрагала). У многих растений края листовой пластинки превращаются в колючие зубцы (многие виды сложноцветных — осот, бодяк, чертополох). У дурнишника колючего (*Xanthium strumarium*) листья при основании с двух-, трехраздельными колючками.

У многих растений колючки имеют стеблевое происхождение. В таком случае они возникают обычно в пазухе листа и представляют собой укороченный побег с заостренной верхушкой (дикая яблоня, дикая груша, крушина слабительная, лимон трехлисточковый). У коллелии колючайшей, верблюжьей колючки на колючке можно видеть листья и цветки. У боярышника однопестичного колючки весной развиваются как пазушные побеги с нормальными листьями и с верхушечной почкой, затем одревесневают, листья не-

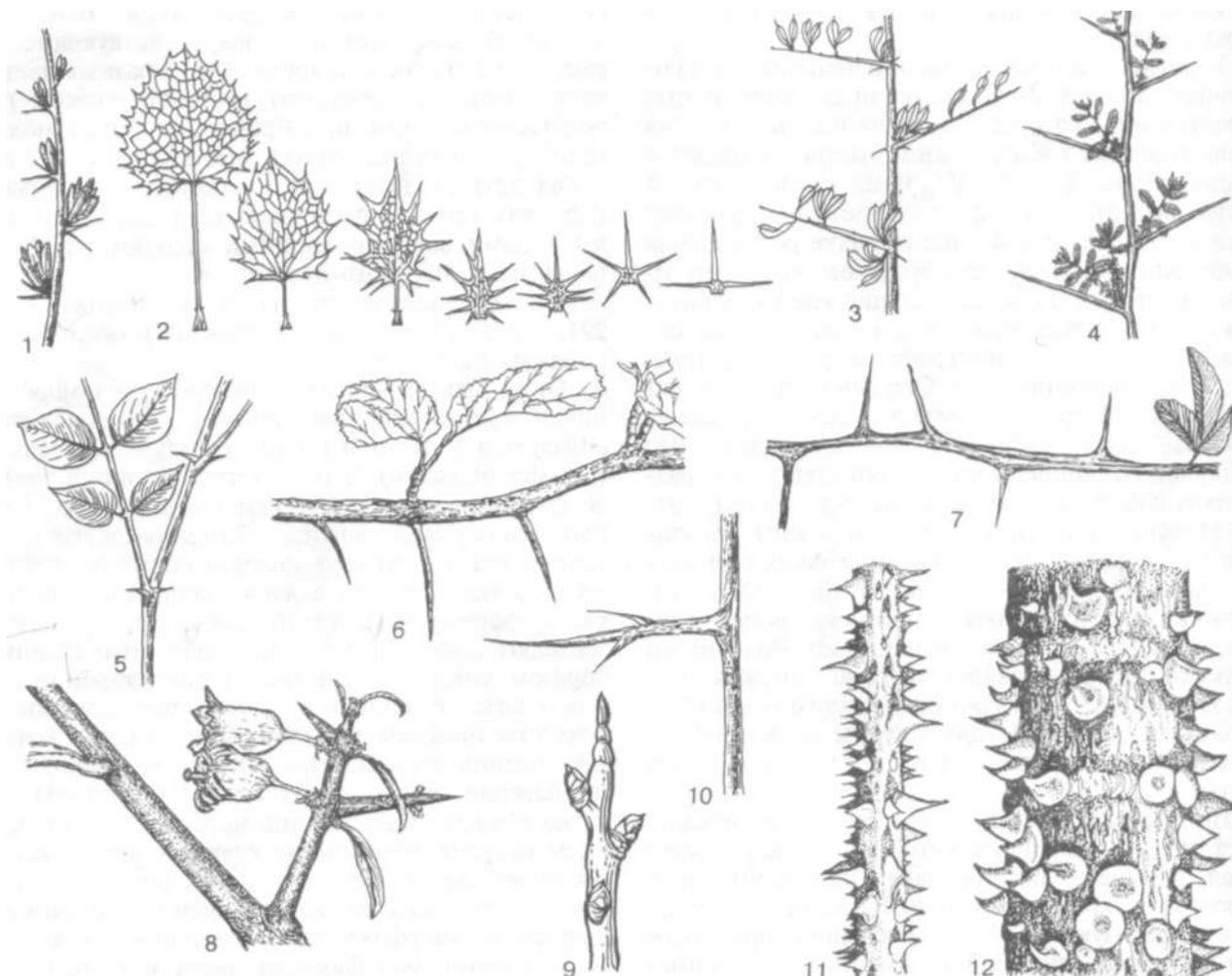


Рис. 222. Колючки разного происхождения:

1 — барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*); 2 — переходы от листа к колючке у барбариса; 3 — чингиль серебристый (*Halimodendron halodendron*); 4 — гемиптелея Давида (*Hemiptelea davidii*); 5 — акация белая (*Robinia pseudoacacia*); 6 — боярышник Жака (*Crataegus jackii*); 7 — понцирус, или апельсин трехлисточковый (*Poncirus trifoliata*); 8 — коллешш колючайшая (*Colletia spinosissima*); 9 — дикая груша (*Pirus communis*); 10 — гледичия обыкновенная (*Gleditsia triacanthos*); 11 — шиповник морщинистый (*Rosa rugosa*); 12 — хоризия красивая (*Choisya speciosa*). Объяснение в тексте

доразвиваются и опадают. У многих растений колючки безлистные с начала развития; метаморфоз здесь зашел достаточно далеко, и колючка в онтогенезе уже не проходит стадии облиственного побега (многие виды боярышника).

Колючки часто ветвятся, так как из пазух листьев, сидящих на основной колючке, возникают боковые (гледичия). Иногда колючки бывают изогнуты, как у южноафриканского растения акации цепляющейся (*Acacia detinens*).

Побеги многих растений несут *шипы*, отличающиеся от колючек меньшими размерами и плоскотреугольной формой (рис. 222, 11, 12).

Образование колючек любого происхождения, как правило, — результат постоянного или временного дефицита влаги. При попадании растений с колючками из засушливых мест обитания во влажные или при выращивании в культуре колючки у них могут не развиваться. Об этом впервые упоминает К. Линней в книге «Философия ботаники» (1758). В настоящее время этот факт доказан экспериментально.

Таким образом, недостаток влаги рано приводит к потере, редукции, метаморфозу листьев, а вследствие этого к утрате ими основных функ-

ций. Растения восполняют эту утрату фотосинтезирующих органов тем, что функцию ассимиляции берет на себя стебель. Иногда ассимилирующий стебель безлистного побега остается морфологически неизменным. Так, у верблюжьей колючки (*Alhagi camelorum*), дрока испанского (*Spartium junceum*), жарновца метельчатого (*Sarothamnus scoparius*), видов рода эфедры (*Ephedra*), казуарины (*Casuarina*), спаржи (*Asparagus*) зеленые прутьевидные стебли функционируют в самое жаркое время года, после раннего опадения листьев. Впрочем, редукция листьев и передача функции ассимиляции зеленым стеблям наблюдается не только у растений сухих мест обитания; это явление встречается у некоторых прибрежных, водных, болотных растений — камыша озерного, ситников, хвощей. У некоторых лесных растений умеренной зоны зеленые стебли фотосинтезируют до распускания листьев (черника).

Видоизменение побега часто связано с его уплощением и превращением в листоподобный фотосинтезирующий орган. Это метаморфизированные органы — филлокладии, кладодии и филлодии (греч. *phylon* — лист и *klados* — ветвь).

Филлокладии — листоподобные стебли или целые побеги. Так, у некоторых видов тропического рода филлантус из сем. молочайных веточки превращены в плоские листоподобные филлокладии, сидящие в пазухах чешуевидных листьев. По краям филлокладиев развиваются цветки, чего никогда не бывает на настоящих листьях (рис. 223, 1). Такое же явление свойственно видам рода иглица (*Ruscus*), два из которых (подлистная и колючая) дикорастущие (растут в Крыму и на Кавказе) и часто культивируются (рис. 223, 2). На побегах иглицы, в пазухах чешуевидных листьев, развиваются плоские листоподобные филлокладии, соответствующие целому боковому побегу, но растущие, как лист, ограниченно. На филлокладиях формируются чешуевидные листья и соцветия. Филлокладии характерны для некоторых кактусов (эпифиллум, рис. 223, 3). У видов рода спаржа (*Asparagus*) мелкие, часто игольчатые филлокладии сидят в пазухах чешуевидных листьев основного скелетного побега. Следует отметить, что в составе филлокладия довольно трудно четко различить собственно стеблевую и собственно листовую часть, в связи с чем их происхождение у многих растений до сих пор неясно.

Кладодии — уплощенные стебли, долго растущие в длину. Они характерны, например, для мянленбекии плосковеточной из сем. гречишных с Соломоновых островов (рис. 223, 4). У коккулуса Балфура, сильно ветвистого колючего кустарника высотой 0,6—1,2 м из сем. луносемянниковых, безлистные боковые побеги также видоизменены в кладодии, мечевидно или серповидно изогнутые, колючие на верхушке. На них возникают цветки и плоды. Мелкие, с короткими черешками листья рано опадают. Это растение является эндемиком острова Сокотра (рис. 223, 5).

Уплощенные безлистные зеленые ветви с колючками на концах образуются у мексиканского кустарника коллечия (сем. крушиновых, рис. 223, 6).

Филлодии — уплощенные черешки листа в виде листовой пластинки. Отличаются ксероморфным строением и обычно ориентированы ребром к солнцу. Свойственны некоторым растениям засушливых областей, например австралийским акациям, бразильским видам кислицы. В онтогенезе растений листовые пластинки редуцируются, а черешки превращаются в филлодии, которые становятся основным органом фотосинтеза.

Для многих лазящих растений характерно видоизменение листьев, их частей, а иногда целых побегов в *усики*. Усики долго сохраняют верхушечный рост, а поэтому способны обвиваться вокруг опоры и таким способом поддерживать в вертикальном состоянии тонкий, слабый стебель.

Усики может превращаться верхняя часть перистосложных листьев, например у гороха, горошков (рис. 224, 1). У видов чины листовая пластинка целиком превращается в разветвленный усик, а функцию ассимиляции выполняют крупные листовидные прилистники (рис. 224, 2). Усики листового происхождения характерны для тыквенных (рис. 224, 3—5), причем у тыквы, например, можно видеть все переходы от нормальных листьев к усикам. Во многих случаях в усики превращаются прилистники, а листовая пластинка остается нормальной. Это характерно, например, для рода смилакс (сем. смилаксовых — *Smilacaceae*), широко распространенного в тропических, субтропических и отчасти умеренных областях (рис. 224, 6).

Усики побегового происхождения можно видеть у разных видов винограда (рис. 224, 7), пасифлоры из сем. страстоцветных (рис. 224, 8).

Морфология усиков видоспецифична. Они могут быть простыми (переступень, огурец посевной) или ветвистыми: двух-, трех-, четырех-, пяти-, многораздельными. Двураздельные усики имеет арбуз обыкновенный; трех-, пятираздельные — сициос угловатый; многораздельные — некоторые виды тыквы.

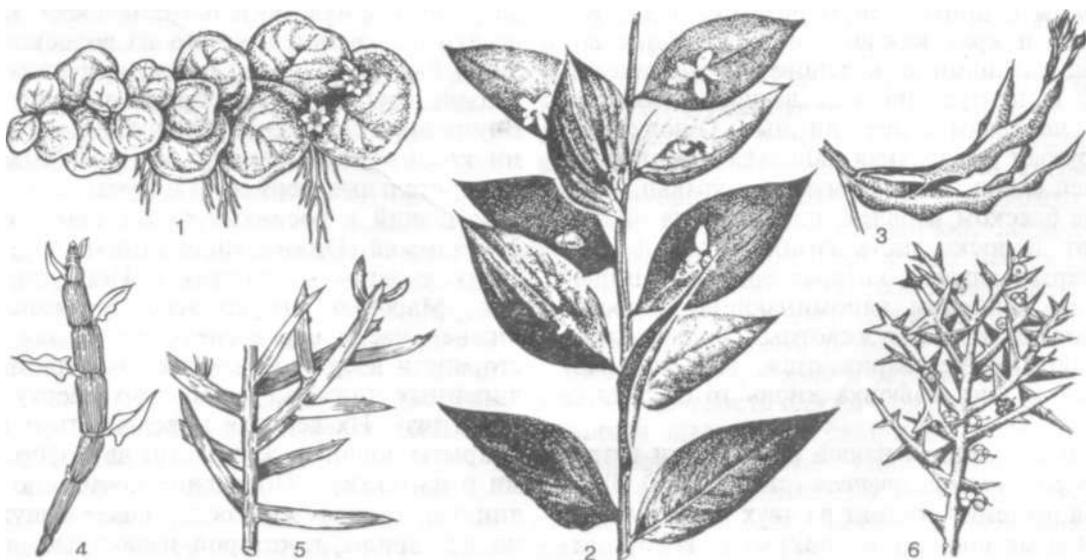


Рис. 223. Филлокладии, кладодии и филлодии: 1 — филлокладии филлантуса плавучего (*Phyllanthus fluitans*); 2 — филлокладии иглицы колючей (*Ruscus aculeatus*); 3 — филлокладии кактуса эпифиллума (*Epiphyllum phyllanthus*); 4 — членистые кладодии мянленбекии плосковеточной (*Muehlenbeckia platyclados*); 5 — кладодии коккулуса Балфура (*Coccocus balfourii*); 6 — кладодии коллечии колючей (*Colletia armata*)

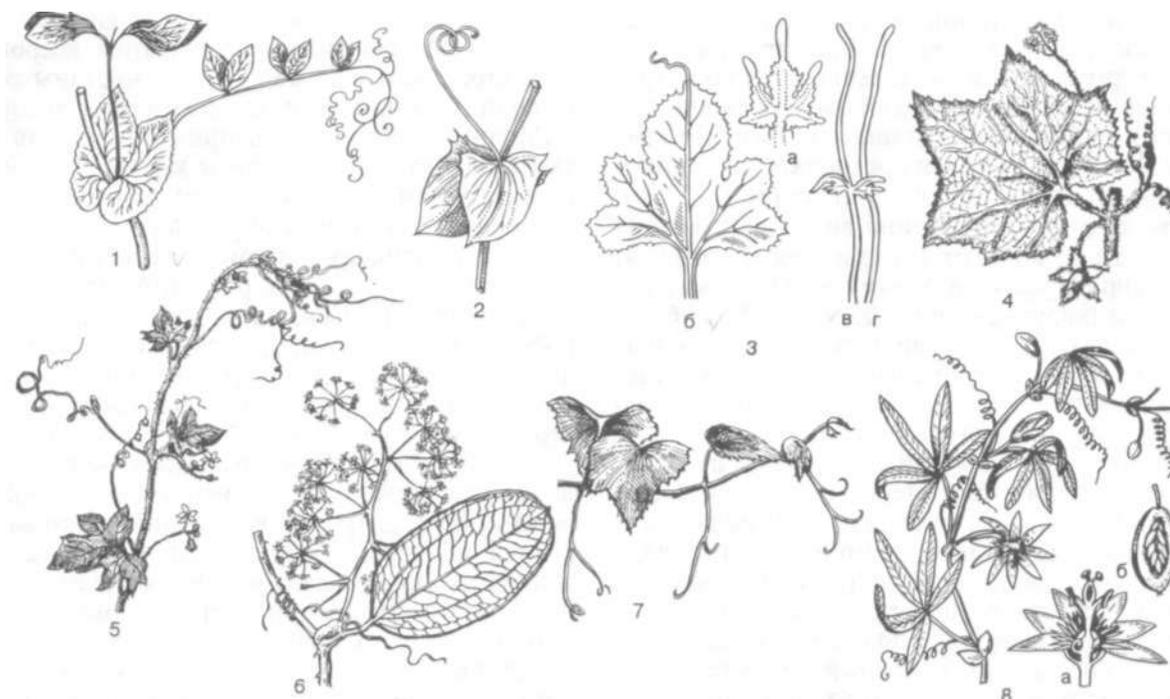


Рис. 224. Усики разного происхождения:

1-6 — листовые; 7, 8 — побеговые; 1 — горох посевной (*Rum sativum*); 2 — чина (*Lathyrus aphaca*); 3 — тыква (*Cucurbita pepo*), а — з — различная степень метаморфоза листа в усик; 4 — сициос угловатый (*Sicyos angulata*); 5 — переступень белый (*Bryonia alba*); 6 — смилакс сиамский (*Smilax siamensis*); 7 — виноград (*Vuis vinifera*); 8 — пассифлора (*Passiflora*): а — цветок в разрезе; б — плод в разрезе

Ловчие аппараты. Это наиболее интересные видоизменения листьев, свойственные насекомоядным растениям. Так, сем. росянковых (*Droseraceae*) включает 4 рода, куда относятся более 100 видов насекомоядных растений.

Самый крупный род семейства — *росянка* (*Drosera*) является космополитом. Представители этого рода встречаются почти во всех климатических поясах обоих полушарий. Много видов росянок произрастает в Австралии и Новой Зеландии.

В европейском регионе встречаются 4 вида росянок, из которых наиболее широко распространена *росянка круглолистная* (рис. 225, А). Это мелкое растение торфяных болот. Округлые листья собраны в прикорневую розетку. Вся верхняя сторона и края каждого листа усажены волосками-щупальцами с красноватой железистой головкой. В центре листа железистые волоски короткие, по краям более длинные. Головку волоска окружает прозрачная капелька густой липкой тягучей слизи. Мелкие мухи и муравьи, привлеченные блеском капелек, попадают на лист и прилипают. Волоски листа изгибаются и обволакивают жертву слизью, которая содержит пищеварительные ферменты, напоминающие по составу пищеварительный сок животных. За несколько дней насекомые перевариваются, волоски расправляются и лист-ловушка вновь готов ловить добычу.

В озерах и старицах нашей республики встречается *альдрованда пузырчатая* (рис. 225, Б). Ловчие листья растения состоят из двух полукруглых, ложечковидных половинок, покрытых восприимчивыми раздражение щетинками и волосками. При прикосновении мелких водных животных половинки листа довольно быстро складываются вдоль средней жилки и таким образом ловят их.

Многие листья, переварив свой первый улов, вскоре отмирают, им на замену быстро образуются новые листья.

Относящаяся к сем. росянковых *венера мухоловка* (рис. 225, В) является эндемиком прибрежной части штата Северная Каролина (США). Может переносить как засуху, так и временное затопление. Листья растения, чуть приподнятые над землей, собраны розеткой вокруг длинного цветоноса. Черешок листа плоский и широкий, а пластинка превратилась в две округлые створки, лежащие под углом друг к другу; они снабжены по краям длинными крепкими зубцами. На верхней поверхности обеих половинок листа торчат вверх по три чувствительных волоска. Как только насекомое коснется одного из волосков, створки листа быстро захлопываются, при этом зубцы их заходят друг за друга, образуя подобие решетки. Внутренняя поверхность ловушки усеяна мелкими красными железками, которые содержат пищеварительные ферменты и муравьиную кислоту.

Близкий к росянкам полукустарник *росолист лузитанский* (*Drosophyllum Lusitanicum*) растет на сухих камешгстых почвах в Испании, Португалии, Марокко. От короткого прямостоячего в нижней части одревесневшего стебля отходят в сторону и вверх до двух десятков длинных узких линейных листьев, желобчатых сверху и выпуклых снизу. Их верхняя поверхность и края густо покрыты ловчими железками двух форм: сидячими и на ножках. Последние постоянно выделяют липкую густую жидкость, содержащую кислые полисахариды, к которой насекомые, даже крупные, накрепко приклеиваются. При этом и железистые волоски, и сами листья остаются неподвижными. Переваривающая способность росолиста очень велика: в течение дня одно растение



Рис. 225. Ловчие аппараты насекомоядных растений:

Л — росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia*): *а* — общий вид растения, *б* — лист-ловушка, *в* — ловушка поймала насекомых; *Б* — алдрованда пузырчатая (*Aldrovanda vesiculosa*): *а* — общий вид растения, *б* — ловчий лист; *В* — венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*): *а* — общий вид растения, *б* — полузакрытый лист, *в* — закрытый лист; *Г* — пузырчатка обыкновенная (*Utricularia vulgaris*): *а* — веточка, *б* — пузырек с добычей, *в* — продольный разрез пузырька (1 — антенны; 2 — щетинки; 3 — клапан; 4 — верхний край; 5 — нижний край; 6 — железистые волоски в железки); *Д* — жирянка обыкновенная (*Pinguicula vulgaris*): *о* — общий вид растения, *б* — слизевые (1) и пищеварительные (2) железы на поверхности листа; *Е* — непентес гибридный (*Nepenthes hybrida*); *Ж* — саррацения пурпурная (*Sarracenia purpurea*): *а* — кувшинчатые листья; *З* — дисхидия Раффлеса (*Dischidia rafflesiana*)

«сбегает» десяток крупных насекомых (Н. Г. Холодный, 1948).

Род пузырчатка (сем. пузырчатковых — *Lentibulariaceae*) получил название благодаря наличию у него ловчих пузырьков. В стоячих водоемах Беларуси обычно погруженное плавающее растение *пузырчатка обыкновенная* (рис. 225, Г). Она не имеет корней; листья рассечены на узкие нитевидные дольки, на концах которых, реже на стеблях, находятся ловчие пузырьки. В пузырьке имеется «ротовое» отверстие, по краям которого расположены разветвленные волоски, названные Ч. Дарвином антеннами, и несколько жестких щетинок. Нижний край отверстия утолщен и вдавливается внутрь пузырька плотным валиком. От верхнего края отходит тонкий и очень эластичный клапан. На наружной поверхности клапана находится большое количество железок, выделяющих клейкое вещество и сахар, которые служат приманкой для водных животных (личинок, мелких рачков, дафний, циклопов, мальков рыб). Клапан открывается только внутрь, попавшие животные перевариваются и всасываются находящимися в пузырьках особыми клетками.

Ловчими аппаратами широко распространенной в Европе *жирянки обыкновенной* из этого же семейства являются непосредственно листья (рис. 225, Д). Листья цельные, мясистые, образуют прикорневую розетку. На верхней стороне листа расположены многочисленные железки на ножках, выделяющие сахаристую жидкость, и сидя-

чие железки, которые выделяют слизь, содержащую ферменты, переваривающие добычу. Привлекаемые блестящими капельками слизи, насекомые прилипают к листу, который медленно скручивается.

Ловушки у *непентесов* (рис. 225, Е), лазящих растений прибрежных тропических зарослей Индо-Малайской области (сем. непентовых — *Nepenthaceae*), представлены кувшинчатыми листьями. У таких листьев нижняя часть черешка, ближе к стеблю, плоская, широкая и зеленая; она выполняет функцию фотосинтеза. Далее черешок видоизменяется в тонкий длинный усик, обвивающий ветку дерева-хозяина. На конце усика висит кувшинчик для ловли насекомых (видоизмененная листовая пластинка), несколько напоминающий необычный яркий цветок. Верхняя лопасть листовой пластинки превращена в крышечку-зонтик, предохраняющую кувшинчик от попадания дождевой воды. У разных видов непентеса размеры, форма и окраска кувшинчиков — важный диагностический признак. По краю кувшинчика выделяется сахаристая жидкость, привлекающая насекомых. Попав в ловушку, насекомое соскальзывает по гладкой внутренней стенке на дно, где находится переваривающая жидкость.

Почти идентичен ловушкам непентесов принцип устройства ловчего аппарата у *саррацениевых* (*Sarraceniaceae*, рис. 225, Ж).

Метаморфозы типа мешковидных вместилищ



Рис. 226. Надземные столоны:

1, 2 — плети; 3 — усы; 1 — лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*); 2 — будра шпошевидная (*Clechoma hederaceae*); 3 — земляника (*Fragaria vesca*)

(кувшинчиков) встречаются не только у насекомоядных растений, но и у азиатско-австралийских видов дисхидии (сем. ластовневых — *Asclepiadaceae*). У дисхидии Раффлеза, эпифитной, растущей высоко на стволах деревьев травянистой лианы, имеются обычные листья и своеобразные мешковидные органы (рис. 225, 3). Эти «кувшины» служат резервуарами влаги и гумуса. В них формируются придаточные корни, снабжающие растение влагой.

Плети и усы. Эти распростертые на земле побеги являются своеобразным видоизменением ползучего побега. У многих травянистых растений разных фитоценозов побег начинает развитие как плагиотропная *плеть*, затем кончик побега с верхушечной почкой загибается кверху и образуется розетка листьев или олиственный побег. У большинства ползучих побегов плети выполняют функцию захвата территорий и расселения образующихся новых особей. В связи с этим плеть функционирует недолго, разрушается и дочерние особи начинают самостоятельное существование. Плеть в данном случае выполняет функцию вегетативного размножения. Поэтому плети часто относят к надземным *столонам* (лат. *stolonis* — корневой побег), хотя многие из них олиственны и участвуют в фотосинтезе. Надземные столоны — недолговечные ползучие побеги, служащие для захвата территории и вегетативного размножения. Характерны для многих растений, таких, как живучка ползучая, ястребинка волосистая, лютик ползучий, клевер ползучий, барвинок, костяника, зеленчук, лапчатка гусиная (рис. 226, 1), будра шпошевидная (рис. 226, 2) и др.

Надземные столоны могут выполнять только функцию вегетативного размножения. В таком случае на них не развиваются листья, стебли их хрупкие, тонкие, с длинными междоузлиями. Вскоре после укоренения их верхушечной почки они разрушаются. Такие столоны обычно называют *усами*. Типичными надземными столонами-усами обладает лесная и садовая земляника (рис. 226, 3), виды клубники, портулак крупноцветковый, камнеломка усатая.

Некоторые авторы рассматривают надземные столоны как переходные формы между типичными надземными побегами и корневищами. У тро-

стника (*Phragmites*), например, в почве формируется нормальное корневище, но если почва высыхает, то образуются ползучие надземные побеги, обладающие быстрым ростом. На конечном узле из почки формируется новый побег, корневище которого располагается в илистой влажной почве.

ПОДЗЕМНЫЕ ПОБЕГИ

Видоизменение типичного побега в подземный орган — корневище, клубень, луковицу — связано с перенесением неблагоприятных для растений погодных условий (зимних, засушливых) и накоплением питательных веществ, необходимых для последующего возобновления.

Корневище, или ризом (греч. *rhiza* — корень; *rhizom* — корнеподобный). Корневище — подземный более или менее долговечный побег многолетних трав, а также кустарников и кустарничков, служащий для отложения запасных веществ, вегетативного возобновления и размножения. Внешне корневище напоминает корень, но от истинного корня отличается наличием чешуевидных листьев, рубцов от опавших листьев (иногда и их сухих остатков), почек и придаточных корней, отсутствием корневого чехлика.

У многих растений корневище тонкое, короткое и быстрорастущее (осока песчаная, пырей ползучий), некоторые имеют относительно сочное, но также быстрорастущее корневище (ландыш майский, сныть обыкновенная, мать-и-мачеха). Ряд растений обладает мясистыми, укороченными, медленно растущими корневищами, которые служат главным образом для запаса питательных веществ, например виды ириса, купены (рис. 227, 2, в), окопник клубневой. Такие же корневища у многих укорененных в дне водоема водных растений — кувшинка чисто-белая (рис. 227, 3), кубышка.

В зависимости от степени развития корневища растения подразделяют на *длиннокорневищные* и *короткокорневищные*. Первые обычно приурочены к достаточно увлажненным и хорошо аэрируемым почвам. Особую группу составляют *корневища чешуйчатые* (Петров крест, зубянка луковичная).

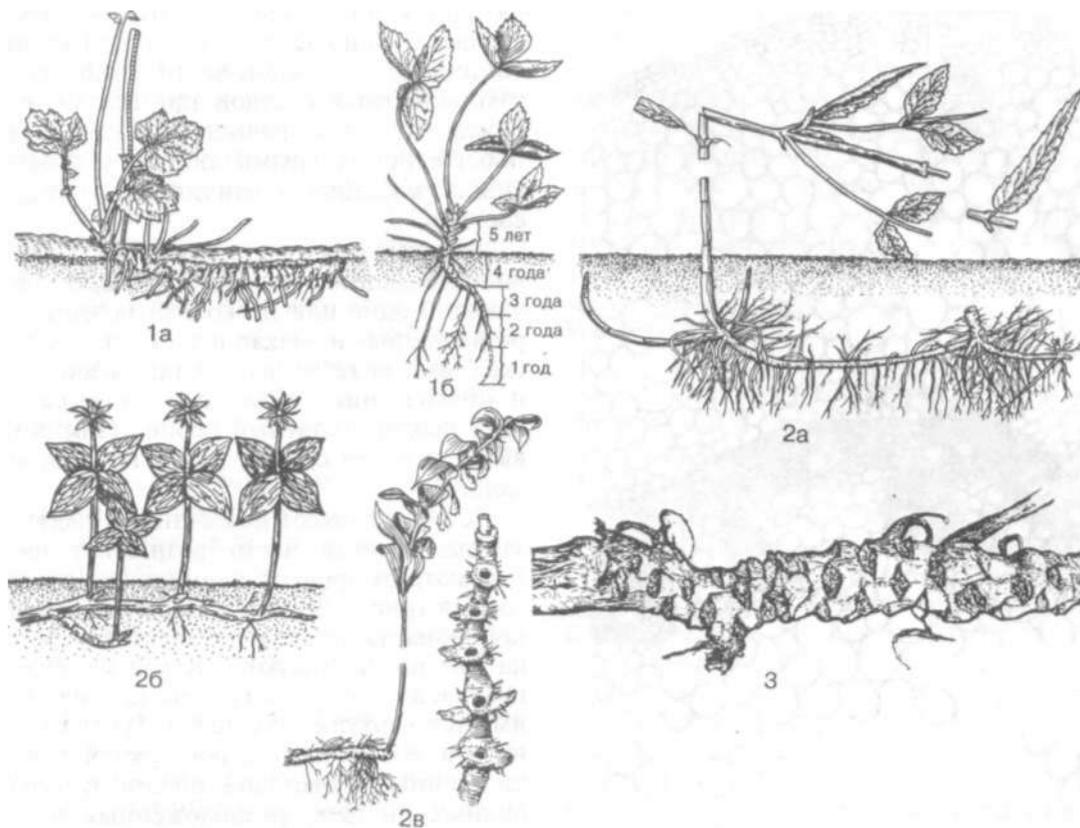


Рис. 227. Корневища: / — эпигеогенные: а — горизонтальное у гравилата (Сешп); б — вертикальное у земляники (*Fragaria vesca*); 2 — гипогеогенные: а — моноподиально нарастающие у вероники длиннолистной (*Veronica longifolia*); б — у вороньего глаза (*Paris quadrifolia*); в — симподиально нарастающее у купены (*Polygonatum officinale*). Справа — увеличено; 3 — мясистое запасующее, с остатками листовых черешков у кувшинки чисто-белой (*Nymphaea alba*)

Корневища нарастают моноподиально — вероника длиннолистная, вороний глаз (рис. 227, 2, а, б) или чаще симподиально — сныть, пырей, осока, купена (рис. 227, 2, в). У ряда видов первые годы жизни корневище нарастает моноподиально и только с наступлением периода цветения это нарастание сменяется симподиальным (ветреница дубравная, ирис). Нередко корневища образуют разветвленную систему.

По положению в почве различают корневища горизонтальные — ландыш майский, сныть, свинорой, гравилат (рис. 227, 1, а); вертикальные — сивец луговой, подорожник большой, вех ядовитый, земляника (рис. 227, 1, б); наклонное, или косое (лук незаметный).

Корневище может формироваться или *эпигеогенно* (греч. еpi — над, ге — земля и gennaо — произвести, образоваться; эпигеогенный — рожденный надземно), когда надземный побег после опмирания листьев втягивается в почву придаточными корнями — медуница, копытень, гравилат, земляника (рис. 227, 1, а, б), или *гипогеогенно* (греч. hupo — под; гипогеогенный — рожденный подземно), когда побег начинает рост под землей, имея лишь чешуевидные листья, и только через некоторое время его верхушка выходит на поверхность, образуя ассимилирующие листья — вороний глаз, ландыш, вероника длиннолистная, купена (рис. 227, 2, а, б, в).

Продолжительность жизни корневищ от 2—3 до 20—25 лет (башмачок настоящий). Корневища некоторых растений съедобны (канна, лотос, роз, тростник), а некоторых — ядовиты (ирис).

У ряда растений корневища служат лекарственным сырьем (бадан, родиола розовая, валериана). Корневища ириса флорентийского и бледного после несложной обработки приобретают аромат фиалки («фиалковый корень») и являются сырьем для парфюмерного, кондитерского и ликеро-водочного производства.

Многие корневищные растения, особенно с горизонтально ветвящимися корневищами, являются злостными сорняками (пырей ползучий, осот полевой, сахалинская гречиха). Некоторые длиннокорневищные растения используются для закрепления песков (колосняк, аристида).

В большинстве случаев корневище имеет придаточные корни, выполняющие роль адсорбирующих органов. Лишь у некоторых орхидных, например у ладьяна трехнадрезного, корни отсутствуют, а вместо них функционирует коралловидно разветвленное корневище. С возрастом старые части корневища разрушаются.

Анатомическое строение корневища типично стеблевое. В связи с основным назначением корневища — служить хранилищем запасных веществ — наиболее характерной чертой структуры является преобладание паренхимных тканей (рис. 228). Запасующей тканью служат сердцевина, которая по объему преобладает над остальными тканями, и паренхима коры. Механические и проводящие ткани развиты слабо. На внутренней структуре гипогеогенного корневища хорошо прослеживается зависимость ее развития от степени развития листьев (В. Г. Александров, 1966). Во время подземного роста, когда на корневище

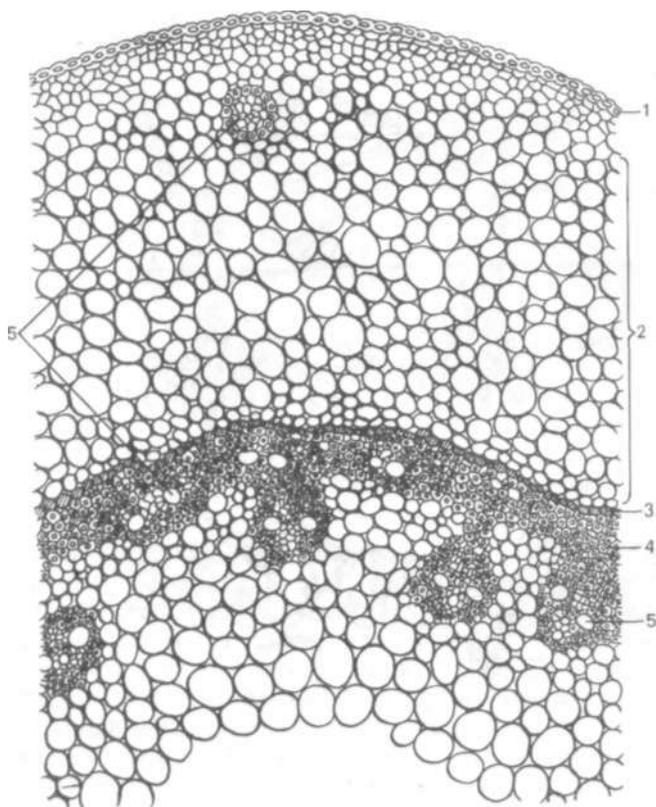


Рис. 228. Участок поперечного среза корневища пырея (Agropyron геренс): 1 — эпидермис; 2 — паренхима коры; 3 — эндодерма; 4 — склеренхима перидикла; 5 — проводящие пучки

находятся лишь чешуевидные мелкие листочки, соответственно формируется слабая проводящая система, в ксилемной части состоящая из редких узкополостных сосудов примитивного строения. После того как начнет развиваться надземный побег с нормальными листьями, повышается активность камбия, увеличиваются число и просвет сосудов.

Подземные столоны и клубни. Клубень (tuber - видоизмененный побег, стебель которого, включающий одно или несколько междоузлий, сильно разрастается и накапливает запасные вещества (крахмал, реже масла). Орган возобновления двух-многолетних клубненосных растений, переносящий неблагоприятный период (зимний, засушливый), нередко служит для вегетативного размножения.

Клубни бывают подземные и надземные. Подземные клубни часто возникают на *столонах*. Рассмотрим процесс формирования клубня у картофеля (рис. 229, А, Г) - Побеговая природа клубней обнаруживается по характеру расположения на них почек (глазков). Как и на обычных побегах, расположение почек на клубнях спиральное, имеется верхушечная почка. Из глазков посаженного в землю клубня образуются надземные облиственные и цветущие побеги. В пазухах чешуевидных листьев, расположенных на подземных частях сформировавшихся побегов, летом вырастают хрупкие белые столоны с недоразвитыми листочками. Столоны резко отличаются от прида-

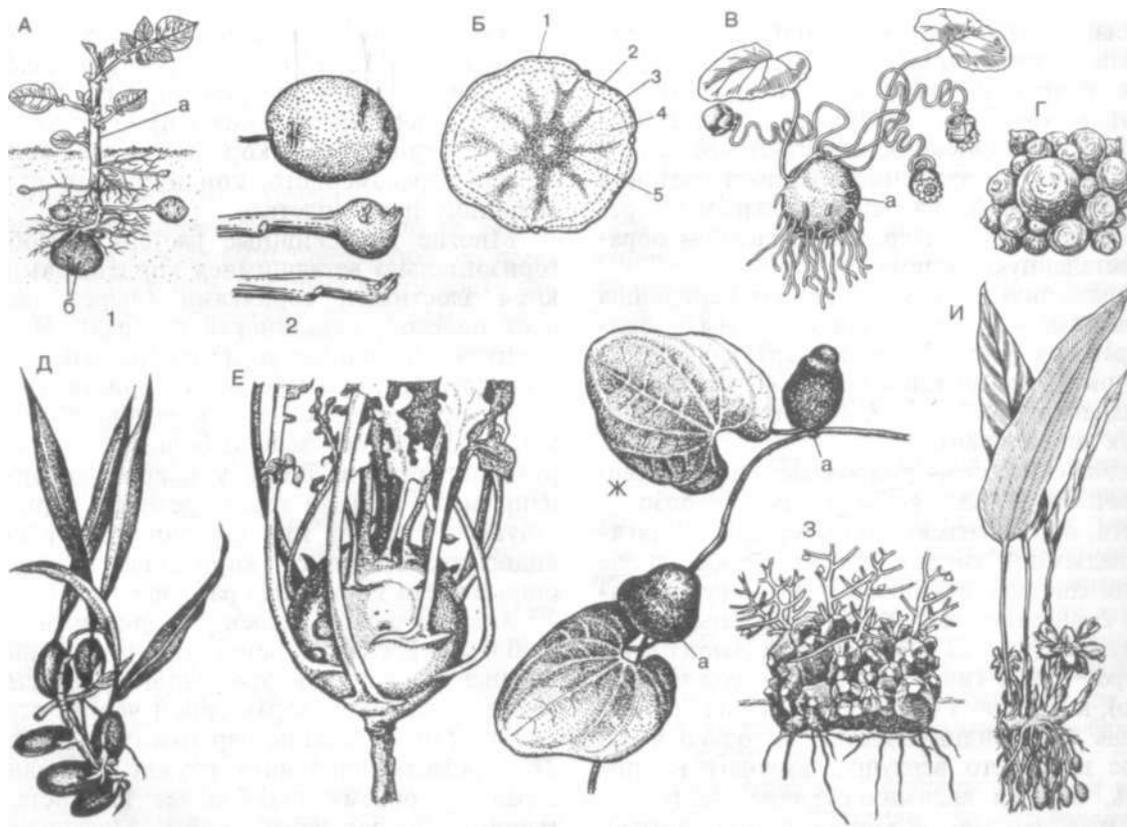


Рис. 229. Клубни:

А — картофеля (*Solanum tuberosum*): 1 — прорастающий клубень (и — надземный побег, образующийся из верхушечной почки; б — глазки); 2 — клубнеобразование у картофеля; Б — поперечный срез клубня картофеля (схемат.): 1 — пробка; 2 — кора; 3 — проводящие пучки; 4 — паренхима; 5 — сердцевина; В — цикламен пурпуровый (*Cyclamen purpurascens*): а — клубень; Г — колоказия древняя (*Colocasia antiquorum*), или таро: клубни широко культивируемой формы «дашин»; Д — целогина гребенчатая с псевдобульбами; Е — кольраби (*Brassica oleracea* L. var. *gongyloides*); Ж — диоскорея посевная, или ямс посевной (*Dioscorea saliva*): а — воздушные клубни; 3 — диоскорея слоновая (*D. elephantipes*); И — калатея Баше (*Calathea bacheliana*) с водозапасающими клубнями

точных корней, растущих рядом с ними на материнских стеблях, пазушным положением, толщиной, наличием листьев-чешуек.

Верхушечные почки столонов начинают утолщаться за счет разрастания и паренхиматизации оси, превращающейся постепенно в клубень. Листья-чешуйки видоизменяются на поверхности клубня в *бровки* (листовой рубец), в пазухах их закладываются одна-три почки, так формируются *глазки*. Столоны быстро разрушаются, обособленные клубни служат органами вегетативного размножения, что происходит в естественных условиях у дикого картофеля на его родине в Андах. У культурного картофеля разрушение столонов и расселение клубней невозможно без помощи человека, но в основе приемов возделывания лежат естественные процессы клоноразмножения с помощью подземных столонов и клубней.

Внутреннее строение клубня картофеля показывает, что это сильно паренхиматизированный подземный побег (рис. 229, а, 2). Общий план строения обнаруживает его стеблевое происхождение. Снаружи клубень покрыт пробкой. Как в коровой, так и в сердцевинной паренхиме накапливается крахмал. По камбиальному кольцу на большом расстоянии друг от друга расположены слаборазвитые проводящие пучки. Основную массу клубня составляет паренхима внутренней флоэмы и сердцевины.

Так же, как у картофеля, происходит клубнеобразование, возобновление и вегетативное размножение у широко распространенного в сосновых лесах седмичника европейского, стрелолиста, топинамбура.

Подземные клубни могут формироваться путем утолщения подсемядольного колена, как у цикламена (рис. 229, В); на корневищах путем его утолщения, как у колоказии сем. аронниковых (рис. 229, Г).

Наземные клубни бывают различного происхождения. У некоторых лиан, например у церопегии Вуда (*Ceropegia woodii*) из сем. ластовных (*Asclepiadaceae*), стеблевые клубни представляют утолщенные узлы вместе с основаниями двух супротивных листьев. Эти клубни связаны между собой участками стебля и формируют придаточные корни, с помощью которых прикрепляются к опоре.

У многих орхидных имеются наземные клубни, нередко называемые *псевдобульбами*. Это утолщенные участки стебля, верхушечная почка которого редуцирована, и несут только один или два нормально развитых листа. Новый побег образуется из пазухи чешуи у основания клубня и заканчивается клубнем. Таким образом, получается симподиальный побег из ряда зеленых клубней, несущих на верхушке зеленые листья и связанных тонким стеблем с чешуевидными листьями (целогина гребенчатая, рис. 229, Д).

У широко известного растения кольраби главный стебель над поверхностью почвы клубневидно утолщен и несет на своей верхушке листья (рис. 229, Е).

У некоторых представителей сем. диоскорейных (*Dioscoreaceae*) также образуются стеблевые

клубни. У тамуса обыкновенного они развиваются из первого междоузлия над семядолями и могут достигать больших размеров. Из клубня ежегодно возникают побеги. Клубни характерны для большинства видов рода диоскорей (*Dioscorea*), у которых наряду с однолетними и многолетними подземными клубнями, есть полуназемные и наземные (рис. 229, Ж). В сухих субтропиках Юго-Западной Африки на высоте 170—1300 м встречается другой представитель этого рода с многолетним полуназемным клубнем, возникающим из зоны гипокотила. Это знаменитая диоскорей слоновая, или слоновая нога, одно из чудес здешней своеобразной природы (рис. 229, З). Огромный клубень мозаично одет снаружи толстыми и прочными многоугольными плитками из пробки. Из клубня каждую весну возникают побеги, отмирающие в сухой период.

У некоторых растений образование клубней связано с запасанием воды. Так, у представителей сем. марантовых (*Marantaceae*), распространенных в тропической зоне всех континентов, кроме Австралии, корневища образуют направленные в глубь почвы утолщенные столоны, в которых накапливается вода. Такие клубневидные столоны образует маранта тростниковидная, виды калатеи (рис. 229, И). Мелкие клубеньки могут возникать в области соцветия (горец живородящий) в виде *выводковых почек*.

В природе существует много переходных форм между толстыми корневищами и клубнями, например у норичника, чистеца болотного, мяты полевой.

Луковица (bulbus). Это подземный, реже наземный побег с коротким уплощенным стеблем — *донцем* — и мясистыми сближенными чешуевидными листьями, запасующими воду и растворимые питательные вещества, преимущественно сахара. На донце находится верхушечная почка, а в пазухах чешуи — боковые, из которых вырастают наземные побеги, от донца в почву отходят придаточные корни (рис. 230, А).

Луковичные растения принадлежат почти исключительно к однодольным, в основном к сем. лилейных (*Liliaceae*) и амариллисовых (*Amaryllidaceae*). Как исключение, луковицы встречаются у двудольных, например у некоторых видов рода кислица (рис. 230, Б).

Число чешуи в луковиче может сильно варьировать. Так, луковица может иметь только одну чешую (кандык сибирский), две-четыре (виды рода рябчик), много (виды родов нарцисс, пролески).

По строению и расположению чешуи бывают трех основных типов: *черепитчатые* — чешуи низкие и соприкасаются только краями или лишь слегка прикрывают рядом расположенные (рис. 230, В, а, б); *концентрические* — каждая чешуя, срастаясь краями, полностью охватывает последующую, в результате чего чешуи вложены одна в другую (рис. 230, Г, а, б); *полуконцентрические* — чешуи, охватывая наполовину или более последующую, не срастаются своими краями. Между основными типами чешуи имеются переходы.

Природа луковичной чешуи бывает различна.

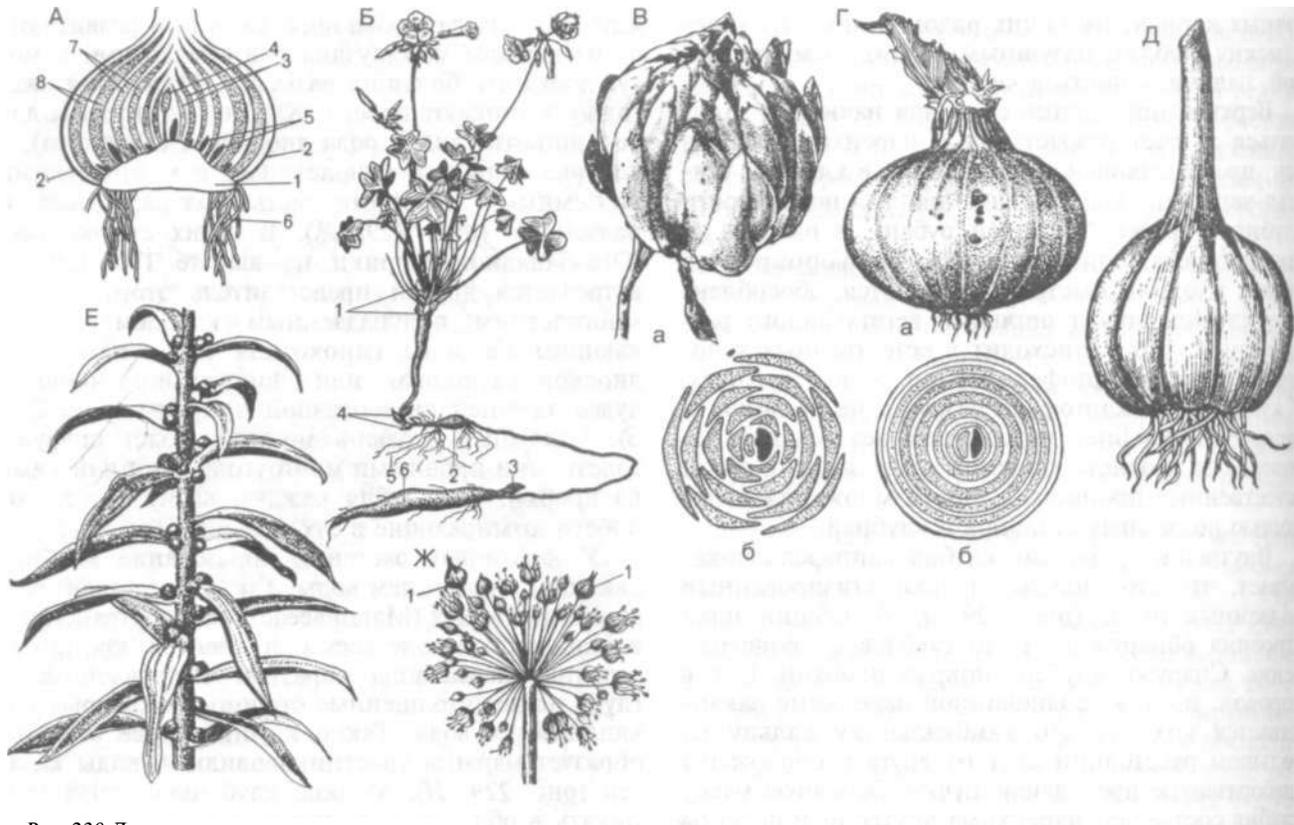


Рис. 230. Луковицы:

А — строение луковицы (схемат.): 1 — донце; 2 — отмершие чешуи; 3 — листья будущего вегетационного перехода; 4 — зачаток цветка; 5 — почки; 6 — придаточные корни; 7 — чешуи — листовые влагалища; 8 — чешуи — низовые листья; Б — кислица козья (*Oxalis pes-caprae*): 1 — пазушные луковички в основании черешков листьев; 2 — материнская луковица подземного побега; 3 — почка возобновления; 4 — дочерние луковички; 5 — придаточные корни (всасывающие); 6 — контрактильный (втягивающий) корень; В — черепитчатая (чешуйчатая) луковица лилии Кессельринга (*Lilium kesselringianum*): а — общий вид; б — схема поперечного среза; Г — лук репчатый (*Allium cepa*) с концентрическими чешуями: а — общий вид; б — схема поперечного среза; Д — сложная луковица чеснока (*Allium sativum*); Е — лилия луковичконосная (*Lilium bulbiferum*) с луковичками в пазухах листьев; Ж — луковички (1) в соцветиях лука (*Allium* sp.)

У одних растений чешуи представляют собой мясистые низовые листья, которым свойственна только функция накопления питательных веществ (лилия-саранка, виды тюльпанов), у других — чешуи являются разросшимися мясистыми основаниями ассимилирующих листьев, которые утолщаются и остаются в составе луковицы после отмирания зеленых пластинок (лук репчатый, лук медвежий). Луковица может также состоять из чешуи обоих типов (нарцисс).

В некоторых луковицах различают еще *влагалищную чешую*. Она закладывается в онтогенезе луковицы первой, имеет вытянутую замкнутую верхушку и охватывает молодую почку. При прорастании луковицы ее верхушка прорывается, чешуя постепенно отмирает.

Донце луковицы может быть довольно долговечным и состоять из годичных приростов двух, трех и более лет (у лилий) или же луковица ежегодно сменяется, представляя собой одногодичный побег (некоторые виды луков).

По способу нарастания луковицы могут быть *моноподиальными* — возобновление идет из верхушечной почки, а цветоносные побеги образуются из пазушных почек (нарцисс, подснежник, рис. 231, А) и *симподиальными* — цветоносный побег развивается из верхушечной почки, а возобновление происходит из пазушных (тюльпан, рябчик, лук, гиацинт; рис. 231, Б). Наружные чешуи, израсходовав запасы питательных веществ, подсыхают и играют защитную роль.

Если в рост трогаются две или несколько почек, луковица ветвится, образуя *луковицы-детки*. У *сложных* луковиц (чеснок, см. рис. 230, Д) в пазухе каждой чешуи формируется несколько лукович-деток — *зубков*.

Систематическими признаками луковиц являются их форма (круглая, яйцевидная, конусовидная, продолговатая, веретеновидная, неравнобокая, сплюснутая и т. д.), размеры, окраска наружных чешуи (от белой до темно-коричневой).

Подземные луковицы как органы запаса и возобновления свойственны главным образом эфемероидам сухих жарких областей (виды тюльпана, лука), высокогорья (луки, рябчики) и широколиственных лесов (подснежник, пролеска и др.).

Помимо подземных, существует ряд луковиц, которые образуются в пазухах листьев надземного побега. Они обычно называются *луковичками* (*bulbilli*), возникают из пазушных почек и служат для вегетативного размножения, например у зубянки луковичной, лилии луковичконосной (см. рис. 230, Е). Луковички легко отделяются от стебля и, падая на землю, быстро укореняются.

У многих растений луковички возникают в соцветиях: некоторые виды лука (см. рис. 230, Ж), агавы, мятлик альпийский и др.

Клубнелуковица (*bulbotuber*). Внешне клубнелуковица напоминает луковицу, но накапливает питательные вещества в разросшемся мясистом стебле подобно клубню. Чешуевидные листья сухие, пленчатые, часто это просто остатки влага-

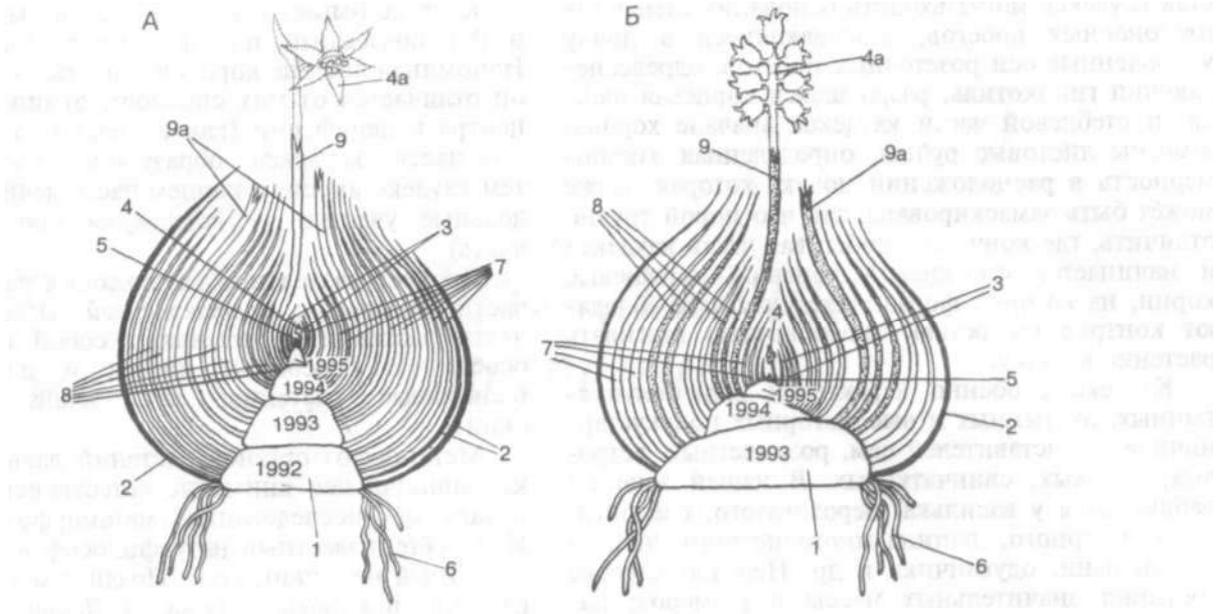


Рис. 231. Нарастание оси луковичы:

А — моноподиально нарастающая многолетняя луковича нарцисса (*Narcissus*); Б — симподиально нарастающая многолетняя луковича гиацинта (*Hyacinthus*); 1 — донце (укороченный, многолетний стебель); 2 — отмершие чешуи; 3 — листья будущего вегетационного периода; 4 — зачаток цветка; 4а — отмерший цветок; 5 — почка возобновления (боковые не показаны); 6 — придаточные корни; 7 — чешуи — низовые листья; 8 — чешуи — листовые влагалища; 9 — остаток цветоноса текущего года; 9а — остатки цветоносов предыдущих лет, 1992—1995 — годовые циклы соответствующих лет

лиц отмерших зеленых листьев, выполняют только защитную функцию. Таким образом, клубнелуковича — это скорее облиственный клубень, а не луковича. Характерна для гладиолусов, безвременников, шафранов (рис. 232).

Каудексы. У многолетних трав и полукустарничков с хорошо развитым, сохраняющимся всю жизнь стержневым корнем формируется своеобразный многолетний орган стеблекорневого происхождения, который некоторые морфологи называют *стеблекорнем* (Ал. А. Федоров и др.,

1962), но чаще *каудексом* (лат. *caudex* — ствол, стержень). Каудекс вместе с корнем выполняет функцию запаса питательных веществ и образует большое количество почек возобновления. В со-

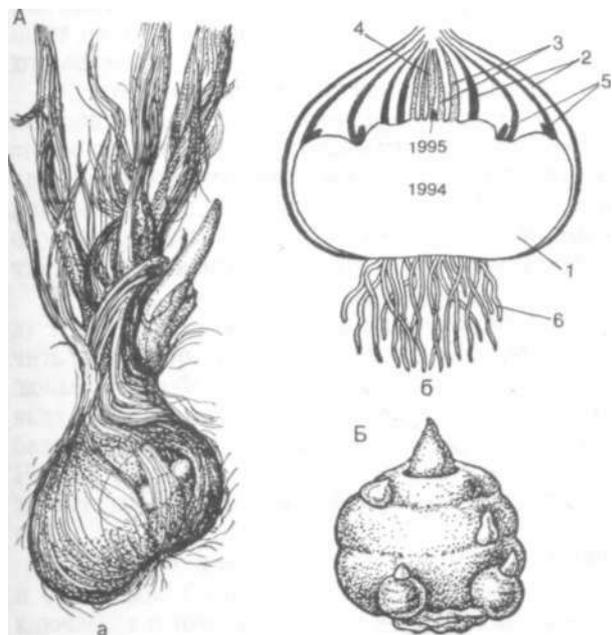


Рис. 232. Клубнелуковичы:

А — шафран посевной (*Crocus sativus*); а — общий вид, б — поперечный срез (схема); 1 — укороченный стебель; 2 — отмершие чешуи; 3 — листья будущего вегетационного периода; 4 — зачаток цветка; 5 — почки; 6 — придаточные корни; 1994—1995 — годовые циклы соответствующих лет, Б — гладиолус (*Cladiolus*)

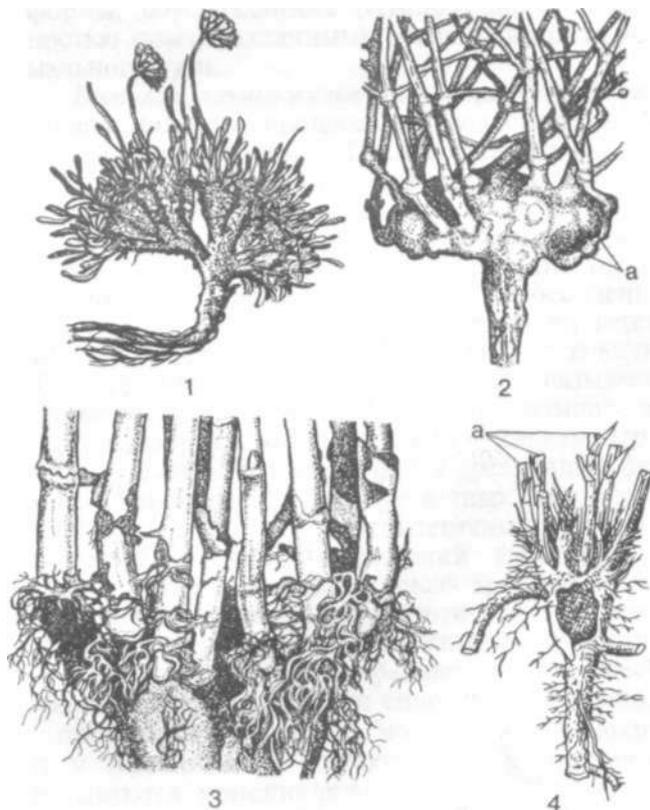


Рис. 233. Каудексы:

1 — ветвистый мелкопестника кабульского (*Erigon sabulicus*); 2 — ежовник щетинко-волосый (*Anabasis hispidula*); а — почки возобновления; 3 — погруженный горца дубильного (*Polygonum coriarium*); 4 — начало партикуляции каудекса у василька шероховатого (*Centaurea scabiosa*); а — основания цветущих побегов

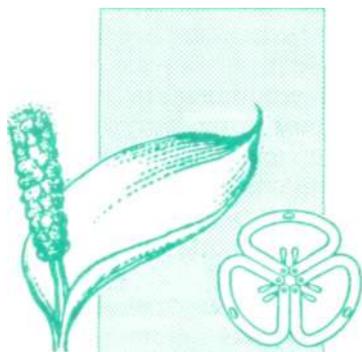
став каудекса могут входить основания отмерших цветоносных побегов, втягивающиеся в почву укороченные оси розеточных побегов, одревесневающий гипокотиль, разросшаяся корневая шейка. В стеблевой части каудекса вначале хорошо заметны листовые рубцы, определенная закономерность в расположении почек, которая позже может быть замаскирована, так что порой трудно отличить, где кончается побеговая часть каудекса и начинается стержневой корень. Стержневые корни, на которых формируется каудекс, обладают контрактильностью, способностью втягивать растение в почву.

Каудекс особенно характерен для полупустынных, пустынных и высокогорных полукустарничков, представителей сем. розоцветных, астровых, маревых, свинчатковых. В нашей зоне он наблюдается у василька шероховатого, свербиги, клевера горного, люпина многолистного, люцерны, полыни, одуванчика и др. Нередко каудекс достигает значительных массы и размеров; например, у некоторых видов рода прангос (*Prangos*) он весит до 15 кг.

Каудекс бывает простой и ветвистый, надземный и подземный, или погруженный (рис. 233). Напоминая внешне короткие толстые корневища, он отличается от них способом отмирания — от центра к периферии (как в стебле). В центральной части каудекса образуется полость, а затем каудекс вместе с корнем часто делится на отдельные участки — *партикулы* (лат. *partis* — часть).

Процесс деления каудексовых растений на части называется *партикуляцией*. Отделившиеся части растения представляют собой старческие особи, не способные цвести и плодоносить (сенильные растения; лат. *senilis* — старческий).

Метаморфоз органов растений давно привлекал пристальное внимание естествоиспытателей. Детальные исследования метаморфоза провел И. В. Гёте, известный натурфилософ и еще более известный немецкий поэт. Позднее метаморфоз у растений и животных изучал Ч. Дарвин (о теории метаморфоза см. заключительную главу).



Размножение растений

ОБЩЕЕ ПОНЯТИЕ О РАЗМНОЖЕНИИ И ЕГО ФОРМАХ

Размножение — это присущее всем живым организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Результатом размножения является длительное существование видов в пространстве и во времени. Потеря способности к воспроизведению ведет к вымиранию вида.

Иногда размножение трактуют как увеличение числа особей данного вида. Однако вид может существовать неопределенно долго, не увеличивая числа особей, а заменяя дочерними организмами родительские. Такое явление часто называют *воспроизведением*.

В узком смысле размножение можно понимать как появление новых особей со всеми особенностями родительского организма, что наблюдается при размножении частями тела. Результатом же полового процесса является появление новых особей, отличающихся от исходного организма, что дает основание говорить о воспроизведении.

Вряд ли есть смысл искать противоречия между этими понятиями. Цель размножения — получить новые организмы путем их воспроизводства любым способом для обеспечения существования вида. При этом число новых особей может быть больше, чем родительских, равно или меньше. Нельзя забывать, что численность потомства в значительной степени зависит от внешних условий.

Различают два пути размножения — половой и бесполой. Сущность *полового размножения* заключается в том, что дочерние особи развиваются из зиготы, образующейся в результате слияния женской и мужской половых клеток — *гамет*.

Гаметы генетически различны, что ведет к увеличению изменчивости потомства и создает благоприятные условия для естественного отбора. Этот путь размножения имеет многообразные формы, обусловленные размножением, подвижностью гамет, различными отклонениями от нормального пути.

Бесполое размножение характеризуется отсутствием полового процесса и осуществляется без участия половых гамет. Представлено двумя формами: а) размножение делением родительской особи на более или менее равные части (у одноклеточных водорослей), или делением вегетативного тела на участки разной величины (черенкование листа, стебля, корня), или обособлением его частей. Многие растения формируют вегетативные зачатки: почки, клубеньки, луковички. Такая форма бесполого размножения называется *вегетативным размножением*; б) размножение специализированными клетками — *спорами* (греч. spora — посев, сеяние) является древнейшей формой размножения у одноклеточных организмов, но имеет место и у многоклеточных — грибов, растений. У высших растений формирование спор связано с редукцией числа хромосом, следствием чего является морфологическое различие между дочерними и родительскими растениями.

Обе формы бесполого размножения осуществляются многочисленными способами. В процессе онтогенеза размножение может быть однократным (организмы с однократным размножением называются моноциклическими и приносят, как правило, многочисленное потомство) или многократным (такие организмы называются полициклическими и обычно менее плодовиты). У растений в жизненном цикле наблюдается смена полового (гаметофит) и бесполого (спорофит)

<3Г+ 2п МИТОЗ -* дочерний организм

поколений. Один и тот же организм может размножаться как половым, так и вегетативным путем, что и обеспечивает растениям способность к быстрому и широкому расселению.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Вегетативное размножение — образование новой особи из родительской. Жизнеспособная часть вегетативного тела растения, естественно или искусственно отделенная от родительской особи, образует недостающие органы и развивается как самостоятельный организм. Таким образом, в основе вегетативного размножения растений лежит широко распространенная у них способность к *регенерации* (лат. *regeneratio*. — возрождение, обновление), т. е. возобновление утраченных органов, частей или развитие из отдельных участков тела вновь всего растения. При этом все необходимые органы у будущей особи могут формироваться как после отделения от родительского растения, так и до обособления (например, выводковые побеги бриофиллюма, розеточные побеги с придаточными корнями на концах усов земляники).

Способность размножаться вегетативно характерна для растений разных уровней организации (водоросли, грибы, лишайники, высшие споровые и цветковые растения), при этом вегетативное размножение может сопутствовать семенному (половому) или, наоборот, может преобладать (у осины, ив, малины), а у некоторых оно может быть исключительным, как у элодеи канадской. В Европу элодея завезена только в форме женских экземпляров, и поэтому она размножается только вегетативно. У многих хвойных эта способность выражена слабее, а у некоторых в естественных условиях вообще не наблюдается (сосна обыкновенная).

Способность к вегетативному размножению не остается одинаковой в процессе онтогенеза. Известно, что с возрастом резко снижается способность к образованию пневои поросли у древесных растений, что учитывается работниками лесного хозяйства при определении возраста рубки насаждений. Это очень важно для ведения хозяйства в дубравах, грабовых, березовых и ольховых лесах.

Совокупность особей, возникающих из одной родительской особи в результате вегетативного размножения, образует *клон* (греч. *clon* — отпрыск, ветвь). Наглядно проследить формирование клонов можно у осины, земляники, терна, малины.

Вегетативное размножение имеет как положительные, так и отрицательные стороны. Оно позволяет в полной мере сохранить у потомков качества родителей, что очень важно для сохранения чистых линий. Эта особенность широко используется в практике садоводства, селекции. Кроме того, оно практически не зависит от климатических условий, которые в некоторые годы полностью исключают образование семян. Одна-

ко многократное воспроизведение особей вегетативным путем ведет к накоплению возрастных изменений, увеличению общего возраста организма. При этом происходит старение ферментативных систем, белков, снижаются продолжительность жизни, устойчивость к вредителям и болезням. Примером тому могут служить пирамидальные тополя, широко применяемые в озеленении на территории Беларуси. К 40—50 годам они начинают усыхать и отмирать, что является результатом многовекового вегетативного размножения мужских особей.

Принято различать естественное и искусственное вегетативное размножение, хотя провести четкое разграничение между ними очень трудно.

ЕСТЕСТВЕННОЕ ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Под естественным вегетативным размножением понимают размножение вегетативными органами или их частями, происходящее в природе без вмешательства человека. Оно осуществляется различными способами (рис. 234).

Размножение делением клетки у одноклеточных водорослей или случайным отделением от таллома отдельных участков у многоклеточных водорослей, грибов, лишайников. В результате чрезвычайной способности к регенерации эти участки развиваются в самостоятельные растения. Очень часто при разрушении старых частей таллома более молодые его ветви обособляются и становятся самостоятельными организмами. Так могут размножаться и цветковые растения. Ряска, например, из нескольких перезимовавших особей дает потомство, занимающее площади в сотни квадратных метров. Таким же образом размножаются и элодея канадская (канадская чума), многие ивы. Обычно после паводка по берегам рек можно увидеть много укоренившихся побегов ив.

Выводковые почки — это специализированные придаточные почки, которые дают начало новым особям. Формирование выводковых почек характерно как для слоевищных растений (водоросли, печеночники), так и для высших споровых и цветковых. Образуются они на жилках листьев (папоротник асплениум) или на хлыстовидно оттянутых верхушках листьев (так называемый странствующий папоротник из сем. Асплениевых — *Camptosorus rhizophyllus*); в пазухах листьев (чистяк, некоторые виды лилий); по краю листа (у бриофиллюма — *Bryophyllum*). По краю зубчатого листа бриофиллюма в каждой выемке формируется придаточная почка, здесь же прорастающая в побег (2—3 листочка и 1—2 придаточных корешка). Осыпаясь, они легко укореняются, давая массовый «самосев». У зубянки (*Dentaria*) выводковые почки видоизменены в луковички, а у горца живородящего — в стеблевые клубеньки.

Выводковыми почками часто называют небольшие вегетативные побеги, образующиеся в пазухах листьев, в соцветиях, укореняющиеся при опадении. Это явление свойственно для растений полярных районов, высокогорий и степей — мя-

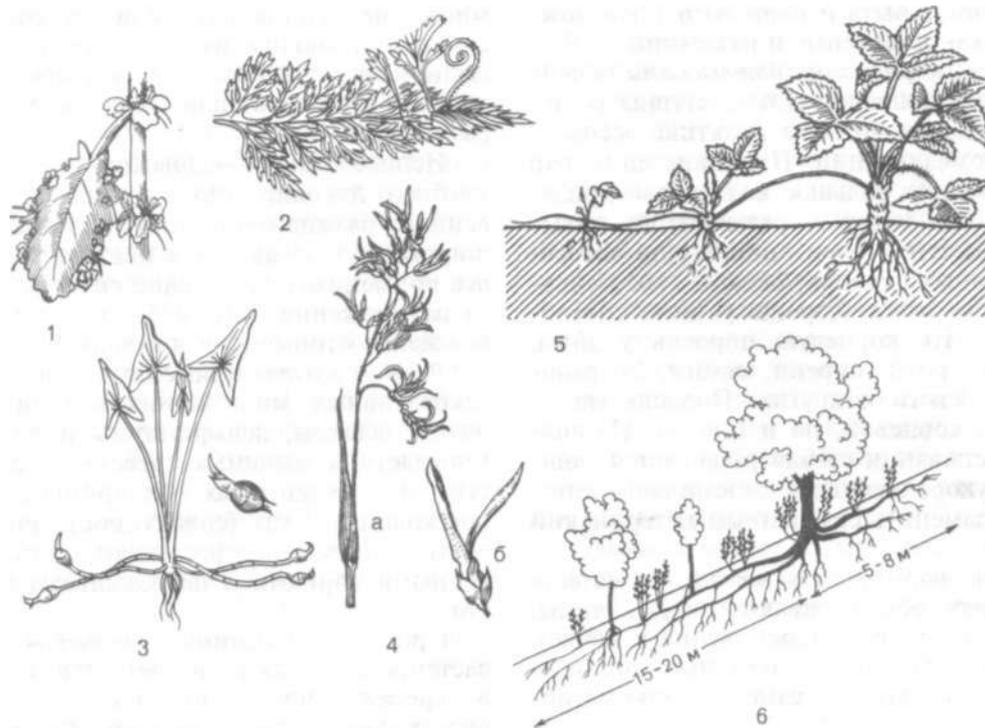


Рис. 234. Способы вегетативного размножения: 1 — выводковые почки на листе *Viorophyllum*; 2 — часть листа с выводковыми почками папоротника *Asplenium*; 3 — зимующие почки у стрелолиста; 4 — соцветие с выводковыми почками у мятлика луковичного (*Poa bulbosa*): а — общий вид соцветия, б — выводковая почка; 5 — ползучие побеги (усы) у земляники; 6 — корневые отпрыски горной яблони

лик степной (*Poa bulbosa*), некоторые камнеломки (*Saxifraga*), очитки (*Sedum*), арктические овсяницы (*Festuca*). Такие растения называют живородящими, хотя и не совсем точно. Истинное живорождение характерно для мангровых растений и выражается в прорастании семян на материнском растении. Молодое растение падает на грунт в момент отлива и ко времени следующего прилива достаточно прочно закрепляется в субстрате.

Зимующие почки образуются на вершинах стеблей или на особых боковых побегах у многих водных, главным образом плавающих, растений. Зимующие почки — *гибернакулы* (лат. *hiberna* — зима) формируются у пузырчатки, телореза, лягушатника, урути, некоторых рдестов. Осенью в них накапливается крахмал и они вместе с материнским растением или отделившись от него опускаются на дно. Весной, отделившись от перегнивших растений, зимующие почки всплывают (так как имеют воздухоносные полости) и развиваются в новые растения.

Размножение при помощи надземных ползучих побегов (плети, усы, столоны) происходит у земляники, костяники, некоторых лапчаток, живучки ползучей, будры и др. Годичный прирост каждой плети может достигать 1,5 м (у земляники), а число новых особей в течение двух лет увеличивается до 200 и более. Надземные ползучие побеги экологически представляют собой переход от вертикальных стеблей к корневищам. Стелясь по поверхности субстрата, они в узлах образуют придаточные корни и здесь же, в пазухах листьев — почки, из которых развиваются вертикальные облиственные побеги. После отмирания междоуз-

лий ползучих побегов новые растения теряют связь с материнским.

Размножение корневищами наблюдается у большинства многолетних трав. На коротких корневищах почки сближены, поэтому надземные побеги, развивающиеся из них, скучены. На удлиненных корневищах почки достаточно удалены друг от друга, поэтому надземные побеги рассредоточены. При отмирании корневища новые особи существуют самостоятельно. Ежегодный прирост корневищ составляет у ветрениц и душицы 5—10 см, у тысячелистника, полевого хвоща — 10—15, пырея ползучего — до 30, иван-чая — 85—100, а у сахалинской гречихи — 150—300 см. Размножение корневищами сохраняет почти неизменным видовой состав лугов, скашиваемых во время цветения злаков, которые из-за этого не могут размножаться семенами.

Размножение луковицами характерно для многих травянистых, большей частью однодольных растений (луки, чеснок, тюльпаны, гиацинт, нарцисс, лилии и др.).

Луковицы образуются под землей (тюльпан, луки), в пазухах надземных стеблей (зубянка) или в соцветиях (чеснок). Дикий чеснок способен образовывать до 600 кг луковичек (для сравнения — при посеве пшеницы на 1 га высевают до 100 кг зерновок).

Размножение клубнями происходит у небольшого числа растений (картофель, земляная груша, кувшинка и др.). Клубень — это однолетний подземный побег растения с утолщенным стеблем, часто сферической формы. О стеблевой природе клубней свидетельствуют пазушные почки, из которых на следующий год вырастают новые по-

беги. Клубни могут быть и корневого происхождения (георгин) — подземные и надземные.

Размножение корневыми отпрысками очень распространено в природе у дикорастущих растений и широко используется в практике лесоводства и агролесомелиорации. При нанесении ран на корнях образуется большое количество придаточных почек, из которых развиваются новые особи. Такие растения очень ценны для облесения эродированных склонов, оврагов, восстановления леса после рубки. Хорошо развита способность образовывать корневую поросль у айвы, терна, маслины, розы, сирени, осины, боярышника, осота полевого и других. Поросль может быть не только корневой, но и пневой. Из спящих почек в основании стебля развивается мощная поросль, укореняющиеся экземпляры которой способны заменить срубленный материнский ярус.

Способность формировать *отводки* в естественных условиях обнаруживают пихты, липы, крыжовник. В местах соприкосновения с почвой нижние ветви образуют придаточные корни и начинают существовать как самостоятельные организмы.

ИСКУССТВЕННОЕ ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

В узком смысле под искусственным вегетативным размножением понимают такое, которое в природе не происходит, так как связано с хирургическим отделением от растения частей для размножения. Искусственное вегетативное раз-

множение используют, если растение дает мало семян или вообще их не образует, если при семенном размножении не сохраняются свойства сорта (у гибридов) или если необходимо быстро размножить сорт.

Использование человеком для размножения клубней, луковиц-деток, других способов естественного размножения хотя и применяется очень широко, но не является искусственным. Наиболее применимы следующие способы вегетативного размножения (рис. 235): деление кустов, размножение отпрысками и отводками.

Деление кустов применяют при размножении декоративных многолетников (примула, маргаритки, флоксы, дельфиниумы и др.), реже — у многолетних овощных (ревень, щавель, лук-батун) и у некоторых кустарников (смородина, крыжовник). Куст (совокупность побегов) выкапывают из земли, расчленивают на особи с собственными корнями и пересаживают на новое место.

При использовании *отпрысков* материнское растение из земли не извлекается. Выкапыванием и пересаживанием отпрысков размножают малину, ежевику, сливу, вишню, облепиху и т. д. Стеблевыми отпрысками размножают землянику и клубнику, отделяя укоренившиеся растения.

Отводки получают, пригибая нижние ветви или стебли дугообразно к земле и засыпая их так, чтобы верхушка осталась на поверхности почвы. Для лучшего укоренения нижнюю часть ветви надрезают и при помощи приколов прижимают к субстрату. Надрез препятствует оттоку ассимилятов и способствует образованию каллюса и придаточных корней. Таким способом размножают

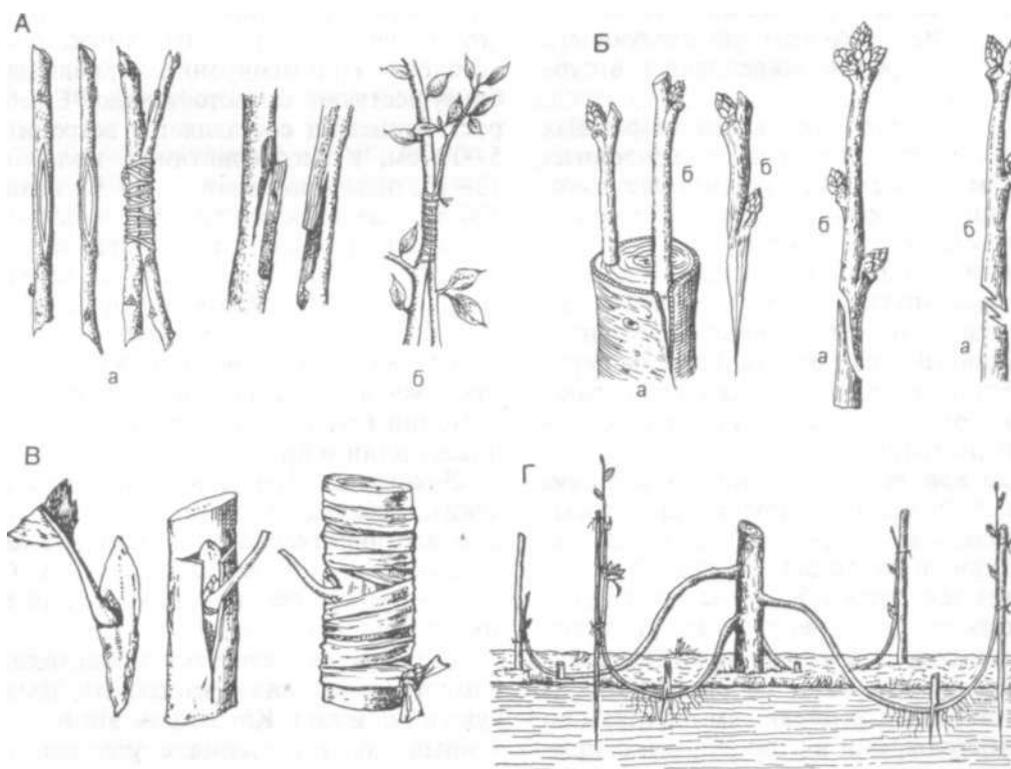


Рис. 235. Искусственное вегетативное размножение: А — прививка сближением вприклад (а) и язычком (б); В — прививка копулировкой (а — подвой; б — привой); В — прививка спящей почкой; Г — размножение отводками

крыжовник, шелковицу, лещину, виноград, азалии и другие растения.

Черенкование как способ размножения в практике имеет исключительно большое значение. Черенок — это искусственно отделенный небольшой побег или отрезок иного органа, взятый в целях его укоренения. Черенки бывают стеблевые, листовые, корневые. В зависимости от природы исходного материала стеблевые черенки делят на зимние (безлистные) и летние (с листьями, зелеными).

Зимние черенки готовят обычно из побегов данного года после их вступления в период зимнего покоя. Длина черенков 20—30 см, зимой их хранят или в песке, или под снегом, весной высаживают в субстрат. При размножении черенками необходимо учитывать явление *полярности*, т. е. специфическую ориентацию процессов и структур в пространстве, приводящую к формированию морфологических градиентов. Проявляется полярность в процессе регенерации: у стеблевых и корневых черенков независимо от их положения в пространстве побеги развиваются с морфологически апикального (по отношению к вершине растения), а корни — с базального концов. Объясняется это явление тем, что индолуксусная кислота (ИУК), перемещаясь полярно, скапливается в морфологически нижнем конце черенка и индуцирует включение генетической программы корнеобразования. Эту особенность растений необходимо учитывать при размещении черенков в грунте.

Летние черенки нарезают из облиственных стеблей текущего года длиной 3—4 см с условием, что каждый черенок содержит один-два междоузлия. За два-три дня до использования побега на черенки листья укорачивают наполовину, черенки помещают наклонно во влажный песок в парничок или теплицу, где создают высокую относительную влажность, чтобы свести до минимума транспирацию. В местах поранения срезов из живых клеток образуется каллюс, в котором закладываются придаточные корни.

Черенкованием широко размножаются тополя, ивы, смородина и многие другие цветковые растения.

Листовой черенок — это удаленный с растения лист. У него лучше происходит формирование корней, чем у стеблей. Этот способ широко применяют в цветоводстве при размножении бегоний, колеусов, гиацинтов, лилий, гloxиний и др. Предварительно надрезанный по крупным жилкам лист укладывают нижней стороной на влажный песок во влажной камере (под стеклянный колпак). На нижней стороне формируются придаточные корни, на верхней — почки.

Корневые черенки представляют собой отрезки корней, которые заготавливают осенью и хранят во влажном песке. Длина черенков 10—20 см, в почву их укладывают наклонно и неглубоко заделывают землей. Камбий и паренхима формируют каллюс, в котором образуются почки. Корневыми черенками размножают цикорий, вишню, сливу, иргу, орешник, малину, бересклет и многие другие растения.

Прививки (трансплантация) — это пересадка одного растения на другое с последующим их срастанием. Прививаемый компонент называют *привоем*, а растение с корневой системой — *подвоем*. Прививки применяют как с целью получить новые сорта или изменить существующие («метод ментора», предложенный И. В. Мичуриным), так и с целью размножить имеющийся сорт с максимальным сохранением его качеств. Существуют разные способы прививки.

Сближение, или *аблактировка*, применяется для рядом растущих растений. На обоих побегах срезают лентовидные участки коры (одинаковые по ширине и длине), затем побеги смыкают друг с другом и плотно обвязывают, оставляя на все лето и зиму. На второй год после срастания привой отделяют от материнского растения, а у подвоя удаляют верхушку.

Прививка черенком (копулировка) широко применяется как в садоводстве, так и в лесоводстве при создании семенных плантаций. Черенок готовят из однолетних побегов, причем срезают быстро, в один прием, косо. Срезанный черенок соединяется с подвоем вприклад (камбий на камбий, корой на камбий) или под кору. При этом важно совпадение диаметров привоя и подвоя.

Окулировка, наиболее распространенный способ прививки плодовых, заключается в приращивании к подвою не черенка, а почки с кусочком коры и древесины (прививка глазком). В коре подвоя делают Т-образный разрез, края коры отгибают от древесины и за кору вставляют глазок, прижимают отворотами и обвязывают. Производят прививку летом и весной. В месте прививки образуется каллюс и формируются общие проводящие элементы, однако строгого расположения их, как в нормальном стебле, не наблюдается. Результат прививки зависит как от техники производства прививки, так и от природы компонентов. Тканевая несовместимость, обусловленная специфичностью белков, слабо выражена между сортами, менее успешны прививки одного вида на другой, и еще труднее — растения одного рода на растение другого рода. Не удаются вообще прививки между одно- и двудольными растениями.

При прививках в качестве подвоя используют дички, выращенные из семян сортов или диких видов, имеющих большую устойчивость. Значительная работа проведена по выявлению взаимовлияния привоя и подвоя, так как в результате прививки не удается получить растение, полностью идентичное привою. Для ослабления влияния привоя рекомендуется черенки и глазки брать со зрелых растений и прививать на молодые сеянцы-дички.

Для решения многих практических задач в растениеводстве, генетике и селекции сельскохозяйственных и лесных растений в последнее время большое значение приобретает использование методов культуры тканей и клеток. Из одной клетки, суспензии клеток или группы клеток ткани в асептических условиях выращивают целые растения для *клонального размножения* ценных культур, получения безвирусных форм сель-

скохозяйственных растений (картофель, сахарная свекла, виноград, древесные породы и др.). Путем слияния протопластов создаются межвидовые гибриды. Таким образом в Японии получен гибрид между рисом и просом.

Клональное размножение подразумевает массовое бесполое размножение растений в культуре тканей и клеток, при котором все потомки генетически идентичны исходному экземпляру. Оно осуществляется: 1) путем активации развития апикальных меристем покоящихся почек растений и 2) путем получения целых структур (почек, эмбрионов) из отдельных клеток и тканей, выделенных из каких-либо органов растений и культивируемых на искусственных средах.

Метод, основанный на тотипотентности клеток, безусловно, труден, поскольку требует соблюдения строгой стерильности технологического процесса. Тем не менее он интенсивно внедряется в практику, очень экономичен. Важен с теоретической точки зрения, так как представляет удобную модель для исследования онтогенеза клеток и тканей, генетики, обмена веществ и т. д. В практическом плане он позволяет выращивать большое количество клеточной биомассы (например, биомассы женьшеня), используемой для получения из нее ценных продуктов. Метод позволяет за короткий срок получать большое количество однородного посадочного материала, значительно больше, чем при обычном вегетативном размножении. Например, из одного декоративного или плодового растения (земляника, роза, хризантема, карельская береза) в течение года можно получить более 1 млн растений. Этот метод сокращает в несколько раз сроки получения товарной продукции, позволяет размножить вегетативно растения, не размножающиеся обычными способами (многие хвойные). Развитие данного метода и его перспективность в области генетики, биотехнологии, селекции связаны с разработкой способов длительного хранения в условиях глубокого холода (криоконсервация) меристематических тканей, что позволяет создать их банки для сохранения генофонда растений. Особую актуальность эта проблема приобретает в настоящее время, когда происходит полное исчезновение многих видов растений.

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ СПОРАМИ. ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС. ЦИКЛ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

Размножение спорами присуще большинству низших растений (водоросли), грибам и высшим споровым (мхи, хвощи, плауны, папоротники) в отличие от голосеменных и цветковых, называемых семенными, так как они размножаются семенами. Формирование спор на растении называют *спороношением*. Споры — это специализированные клетки, служащие не только для размножения, но и для расселения. Они всегда гаплоидны и не дифференцированы в половом

отношении. Возникают споры или путем митоза (только у некоторых грибов и водорослей), тогда они называются *митоспорами*, или путем мейоза, что наиболее распространено в природе, и называются *мейоспорами* (наблюдается у высших растений).

У части растений все споры одинаковы как по размерам, так и по физиологическим особенностям. Такие растения называются *равноспоровыми*. Однако среди растений есть немало *разноспоровых* организмов, у которых или на одной особи, или на разных особях образуются споры, различные по размерам и по физиологическим особенностям. Маленькие споры — *микроспоры* — при прорастании дают мужские особи, крупные — *мегаспоры* — женские.

Формирование спор происходит внутри специального органа — спорангия. У водорослей он обычно одноклеточный: содержимое его делится митозом и образовавшиеся споры при вскрывании оболочки выходят наружу. У высших растений *спорангий* — многоклеточный орган, стенки его одно- или многослойные. Заполнен спорангий образовательной тканью — *археспорием* (греч. *arche* — начало, и *spora* — посев, семя), иногда это одна клетка. Митотическое деление клеток археспория обуславливает формирование спорогенной ткани или материнских клеток спор. В результате мейоза из клеток спорогенной ткани формируются споры.

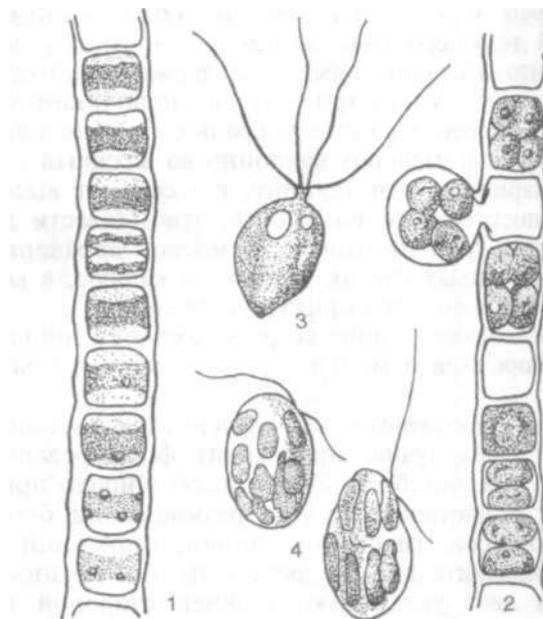


Рис. 236. Зооспоры: 1 — участок вегетативной нити улотрикса; 2 — образование спор; 3 — зооспора; 4 — две зооспоры водоросли трибонемы

У низших растений, обитающих в воде, споры снабжены жгутиками, с помощью которых передвигаются в воде. Это так называемые *зооспоры* (греч. *zoo* — животное), они не имеют полисахаридной оболочки (рис. 236).

Споры наземных растений неподвижны, не имеют жгутиков, разносятся ветром и имеют твердую клеточную оболочку.

ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС И ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Половым называют такое размножение растений, которому предшествует половой процесс, в результате чего появляются новые особи. Типичный половой процесс — это слияние женской и мужской половых клеток — *гамет* и образование *зиготы*. Гаметы всегда гаплоидны, хотя при этом сливаются цитоплазмы и ядра гамет, а их хромосомы сохраняют индивидуальность. Зигота в результате полового процесса будет содержать уже диплоидный набор хромосом. Слияние ядер — самый ответственный этап полового процесса, и его называют *оплодотворением*.

В результате полового процесса диплоидный набор хромосом ядра зиготы содержит наследственный материал родителей с нетождественной генетической природой. Именно в этом и состоит биологическая роль полового процесса: он обеспечивает появление более разнородного в генетическом отношении потомства вследствие перекombинации родительских хромосом, что создает благоприятные условия для естественного отбора.

В результате полового процесса две клетки (гаметы) дают начало одной (зиготе), т. е. происходит уменьшение числа клеток. В силу этого половой процесс (слияние клеток) и половое размножение (увеличение числа особей за счет образованных вновь в результате полового процесса) являются неравнозначными понятиями. Значительное количество полового потомства обеспечивается только за счет огромного количества гамет, образуемых родительскими организмами.

Половое размножение свойственно всем эукариотам, которые имеют особые органы для формирования гамет — *гаметангии*. В связи с формированием гамет разного типа выделяют различные типы полового процесса. Наиболее простой тип — *хологамия* (греч. holos — целый и gameo — вступать в брак), который наблюдается у некоторых одноклеточных водорослей, не имеющих твердой оболочки (например, *Dunaliella*). У них сливаются не специализированные гаметы, а целые одноклеточные организмы, выступающие одновременно и в роли гамет, и в роли гаметангиев. Сливающиеся клетки внешне не отличаются друг от друга.

Однако у большинства растений гаметы формируются в гаметангиях. У низших растений гаметангии, как и спорангии, одноклеточные. Содержимое клетки делится и дает гаметы. У высших растений и гаметангии, и спорангии многоклеточные. Независимо от структуры гаметангиев гаметы всегда голые, без твердой оболочки, часто снабжены жгутиками.

Если сливающиеся гаметы одинаковы морфологически (по форме и размерам), то попарное слияние основано на физиологических различиях. В этом случае их обозначают как «+» и «-» гаметы. Такой половой процесс называется *изогамным* (греч. isos — равный). Он встречается

у водорослей (рис. 237) и немногих грибов. «Плюс»- и «минус»-гаметы свободно перемещаются в воде с помощью жгутиков.

У некоторых растений и грибов гаметы подвижные, но отличаются размерами. В таком случае половой процесс называется *гетерогамным* (греч. heteros — различный, иной).

У многих низших и всех высших растений половой процесс *оогамный* (греч. oon — яйцо).

Женская гамета лишена жгутиков, неподвижна, имеет значительные размеры и большой запас питательных веществ. Ее называют *яйцеклеткой*. Мужская гамета маленькая, подвижная, имеет

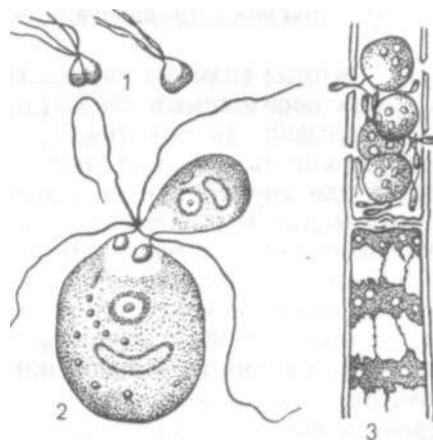


Рис. 237. Типы полового процесса у водорослей: 1 — изогамия; 2 — гетерогамия; 3 — оогамия

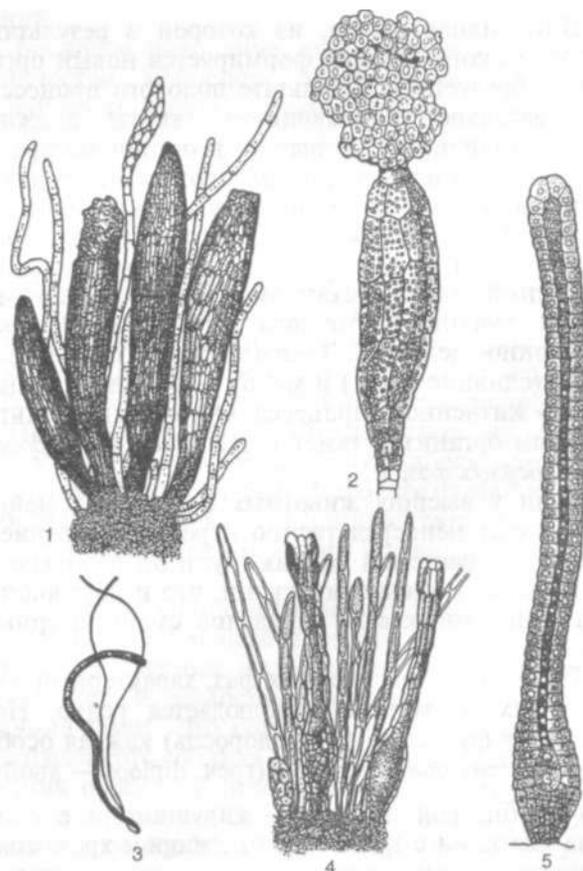


Рис. 238. Половые органы у мхов: 1 — антеридии; 2 — выход сперматозоидов из антеридии; 3 — сперматозоид; 4 — архегонии; 5 — архегоний в продольном разрезе

жгутики и состоит из крупного ядра и небольшого количества цитоплазмы и называется *сперматозоидом* (греч. spermata, род. п. spermatos — семя). Однако у большинства семенных растений в процессе эволюции мужские гаметы утратили жгутики и носят специальное название — *спермии*. Гаметангии, в которых образуются яйцеклетки, у низших растений называют *оогониями* (греч. oon — яйцо и genes — рожать, производить), а у высших — *архегониями*. Мужские гаметы у всех растений называют *антеридиями* (греч. antherids — цветущий) (рис. 238).

Являясь эволюционно более поздним приобретением, оогамия имеет большое биологическое значение. Это обусловлено следующими факторами:

1) более крупные размеры яйцеклетки позволяют ей иметь необходимый запас питательных веществ для дальнейшего развития;

2) неподвижность женской гаметы создала предпосылки для внутреннего оплодотворения и лучшей защиты зиготы в наземных условиях, что и определило наибольшее распространение оогамии у высших растений;

3) большое число мужских гамет значительно повышает гарантию полового процесса и возможность передвижения их в небольших количествах воды.

ЧЕРЕДОВАНИЕ ЯДЕРНЫХ ФАЗ И ПОКОЛЕНИЙ

Диплоидная зигота, из которой в результате митотического деления формируется новый организм, образуется в результате полового процесса. Следовательно, сливающиеся гаметы должны быть гаплоидными, а значит, в организме время от времени (перед половым процессом) должно уменьшаться число хромосом в формирующихся гаметах, что предотвращает прогрессирующее удвоение числа хромосом в ряду последовательных поколений. Таким механизмом является частный случай деления клеточного ядра — мейоз (редукционное деление). Таким образом, оплодотворение (слияние гамет) и мейоз — это две стороны одного жизненного процесса. Образование в диплоидном организме гамет и называется *чередованием ядерных фаз*.

Если у высших животных и человека мейоз происходит непосредственно перед образованием гамет, то у растений разных групп он наблюдается в разные моменты их жизни, что и обуславливает у них множество вариантов смены ядерных фаз.

Порядок смены ядерных фаз, характерный для животных, у растений наблюдается редко. Например, у фукуса (бурая водоросль) каждая особь представлена *диплобионтом* (греч. diploos — двойной и bion, род. п. biontos — живущий), т. е. сложена клетками с диплоидным набором хромосом. У половозрелых особей образуются оогонии и антеридии, в которых формированию гамет предшествует мейоз и возникают гаплоидные яйце-

клетки и сперматозоиды. После оплодотворения диплоидные зиготы образуют оболочку и дают начало новым диплобионтам фукуса. Следовательно, любая особь фукуса — диплофаза, а гаплофаза ограничена временем существования гамет. Границами ядерных фаз являются моменты образования гамет и оплодотворения.

У низших растений распространен иной вариант смены ядерных фаз. Например, улотрикс имеет гаплоидные взрослые особи — *гапобионт* (греч. haploos — одиночный, простой). У взрослых особей в каждой клетке тела могут возникать гаметы, но только в результате митоза (так как клетки уже гаплоидны). В воде гаметы сливаются попарно и образовавшаяся диплоидная зигота после некоторого периода покоя делится посредством мейоза. У улотрикса зигота дает начало новой диплоидной особи (одной), а четырем гаплоидным, развивающимся из мейоспор; при этом размножение происходит более эффективно. Помимо мейоспор, у улотрикса образуются и митоспоры в клетках тела, выполняющие роль спорангиев, т. е. смена ядерных фаз наблюдается и у улотрикса. Переход из гаплофазы в диплофазу совершается при оплодотворении, а из диплофазы в гаплофазу — при образовании мейоспор (у фукуса — при образовании гамет). У улотрикса все взрослые поколения — только гапобионты, диплобионты у него во взрослой фазе отсутствуют.

Многие низшие и все высшие растения характеризуются чередованием не только гапло- и диплофаз, но и более сложным процессом смены поколений гапло- и диплобионтов. В этом случае каждое последующее поколение отличается от предыдущего не только числом хромосом, но нередко и внешним видом, размерами и способом размножения. Эта закономерная смена в жизненном цикле организмов генераций и называется *чередованием поколений*. Классической иллюстрацией данного явления может служить пример чередования поколений у папоротниковидных, рассматриваемый обычно на примере щитовника мужского (*Dryopteris filix-mas*).

Типичное растение папоротника — диплобионт; на нижней стороне листьев, называемых *вайями*, образуются группы спорангиев — *сорусы*. Листья, несущие споры, называют *спорофиллами*. Спорангий начинает формироваться с меристематического бугорка, наружные клетки которого образуют стенку спорангия, а внутренние в результате деления — археспориальную ткань. Часть клеток этой ткани дает выстилающий слой — *тапетум* (новолат. tapetum, от греч. tapes — ковер, покрывало), другая часть в результате митотического деления — спорогенную ткань, клетки которой являются материнскими клетками спор. Из них в результате мейоза возникают тетрады гаплоидных спор (мейоспоры). Клетки тапетума расходуются на питание спор и формирование их оболочки. Споры имеют двойную оболочку: толстую наружную — *экзину*, состоящую из спорополленина, и тонкую внутреннюю — *интину*. При вскрывании спорангия споры высыпаются и разносятся током воздуха, т. е. споры являются ор-

ганами и размножения, и расселения. Растение, на котором формируются спорангии и мейоспоры, называют *спорофитом* (спороносным растением). Спорофит — бесполое поколение, половой процесс предшествует образованию спор на нем.

В благоприятных условиях споры прорастают, в результате деления клеток формируется *заросток*, являющийся гаплоглобионтом (все его клетки гаплоидны). Заросток резко отличается от спорофита, он представляет собой небольшую (до 1 см в диаметре) зеленую многоклеточную пластинку сердцевидной формы, не расчлененную на органы. На нижней стороне заростка образуются *ризоиды* — однорядные нити, при помощи которых он прикрепляется к субстрату. Заросток — автотроф, все его клетки хлорофиллоносные, эпидерма не выражена. С нижней стороны заростка образуются гаметангии (антеридии и архегонии), в которых в результате митотического деления клеток формируются соответственно гаметы — сперматозоиды и яйцеклетки. Заросток является половым поколением, или гаметофитом (растением, несущим гаметы). Антеридии вскрываются при наличии воды между заростком и субстратом, и многожгутиковые сперматозоиды подплывают к архегониям. Архегонии имеют колбообразную форму, расширенной частью (брюшком) они погружены в ткань заростка, а их узкая часть (шейка) выступает над поверхностью. В брюшке находятся яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка, а в шейке — шейковые канальцевые клетки. При созревании шейка разрушается, канальцевые клетки ослизняются, слизь выходит в воду и привлекает сперматозоиды, один из которых и оплодотворяет яйцеклетку. Сформировавшаяся диплоидная зигота в результате митотического деления образует зародыш нового спорофита, питающегося на первых этапах жизни за счет заростка. Вскоре вайи и придаточные корни позволяют ему перейти на самостоятельное питание, а заросток отмирает (рис. 239).

Таким образом, границами ядерных фаз служат образование мейоспор (переход из диплоидной в гаплоидную фазу) и половой процесс (переход из гаплоглобифазы в диплофазу). Однако за-

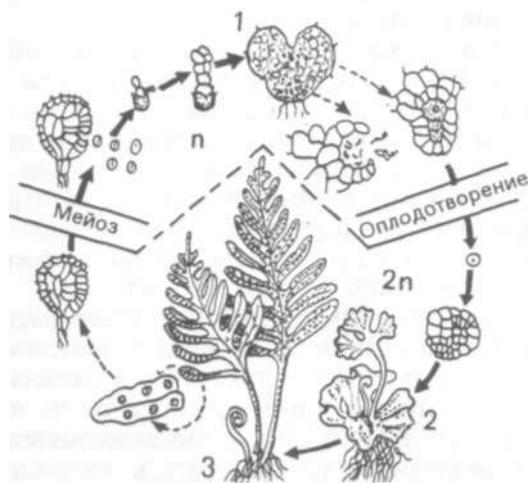


Рис. 239. Чередование поколений у папоротников: 1 — гаметофит, 2 — заросток с развивающимся зародышем; 3 — спорофит

кономерно сменяются и два различных внешне и функционально поколения: бесполое (диплоидный спорофит) и половое (гаплоидный гаметофит). Организмы, подобные себе, воспроизводятся лишь через одно поколение. Следовательно, спорофит папоротника — многолетнее растение с хорошо развитыми вегетативными органами, приспособленное к наземной жизни, а гаметофит — маленькое растение, живущее короткое время и приспособленное к осуществлению полового процесса в приземном слое воды. (Без воды оплодотворение не может произойти!) Гаметофит может быть обоеполым (сфагнум, равноспоровые папоротники, плауны) или раздельнополым (разноспоровые папоротники и плауны и все высшие цветковые растения).

Спорофит производит потомство посредством мейоспор, гаметофит — в результате образования гамет. Такая смена поколений называется *гетероморфной* (греч. heteros — иной, другой и morphe — форма, вид) и *антитетической* (греч. antitetos — противоположный). Если же гаметофит и спорофит одинаковы морфологически и по продолжительности жизни, то чередование поколений называют *изоморфным* (греч. isos — равный). При этом каждое поколение представлено самостоятельно живущими особями. При гетероморфном чередовании поколений их особи развиваются либо независимо друг от друга (равноспоровые растения), либо одно поколение существует за счет другого (мхи и все семенные растения), но преобладающим является одно из поколений.

Бесполое поколение, производящее огромное количество мейоспор, значительно повышает способность видов к размножению. В этом заключается биологическая роль спорофита.

ЦИКЛЫ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЯ

Способность живых организмов воспроизводить потомство обусловила непрерывную смену поколений особей, что в свою очередь обеспечивало существование каждого вида во времени неопределенно долго, по крайней мере до того момента, пока условия существования не станут экстремальными и не повлекут гибель всех особей. Появляющееся потомство чрезвычайно разнообразно не только у различных групп растений, но и у особей одного и того же вида на разных этапах его жизни.

В связи с закономерным чередованием полового процесса и мейоза происходит и закономерная смена ядерных фаз, процессов образования спорангиев и мейоспор, гаметангиев и гамет, слияния гамет. Это сопровождается сменой морфологического облика и физиологического состояния особей. У особей многих видов все эти этапы повторяются в каждом поколении, следовательно, особи всех поколений одинаковы (у фукуса — только диплоидонты, у улотрикса — гаплоглобионты), и воспроизведение себе подобных происходит без смены поколения. Однако у мно-

гих растений происходит чередование двух разных поколений, каждое из которых образует или мейоспоры, или гаметы. Вследствие этого особи последующего поколения не похожи на материнский организм, воспроизведение похожих особей происходит через одно поколение: спорофит из спор производит гаметофит, а последний посредством полового процесса — спорофит. Таким образом, в жизни вида четко выделяются отрезки — циклы воспроизведения (более распространенное понятие — циклы развития).

Цикл развития, или *цикл воспроизведения*, — это временной отрезок жизни вида, ограниченный двумя одноименными этапами: от споры до споры, от зиготы до зиготы, от гаметофита до гаметофита и т. д. Цикл воспроизведения обязательно сопровождается сменой ядерных фаз.

Как уже отмечалось, разнообразие циклов развития очень велико, особенно у низших растений. Это тем более удивительно, что условия обитания на протяжении миллионов лет изменялись очень мало. У семенных растений, на первый взгляд, цикл развития дает основание считать, что у них не происходит чередования поколений. Однако это далеко не так. Чтобы приобрести способность образовывать семена, из которых вырастают такие же растения, необходимо было пройти этапы *разноспоровости (гетероспория)*, *крайней редукции и разнополовости заростков*.

Цикл развития, или воспроизведения, рассмотренный выше на примере папоротника мужского, типичен для многих растений, имеющих споры и образующих из них заростки, одинаковые морфологически и физиологически. Заростки в этом случае обоеполые. Однако среди высших растений есть такие, у которых образуются два типа спор, а значит, и два типа заростков. В качестве примера такого явления обычно приводят цикл воспроизведения селлагинеллы (*Selaginella*), разноспорового представителя плауновых (рис. 240).

Взрослое растение селлагинеллы — спорофит, диплобионт, на концах побегов которого формируются спороносные колоски (стробилы), состоящие из оси и сидящих на ней чешуевидных спорофиллов. На верхней стороне спорофиллов располагаются спорангии. В одном и том же колоске есть и *микроспорангии* (греч. Mikros — мелкий, маленький), и *мегаспорангии* (греч. Megas, род. П. megalu — большой, крупный). Оба типа спорангиев имеют стенку и спорогенную ткань, но пути формирования спор различны. В микроспорангии спорогенные клетки делятся митотически и образуют много мелких микроспор. В мегаспорангии одна клетка спорогенной ткани разрастается, занимает всю полость (остальные используются для питания этой клетки) и становится материнской. Последняя делится мейотически и образует тетраду крупных мегаспор, одетых толстой бугорчатой оболочкой и различимых простым глазом.

Попадая на субстрат, в благоприятных условиях споры прорастают и дают начало раздельнополым заросткам: из микроспор формируются

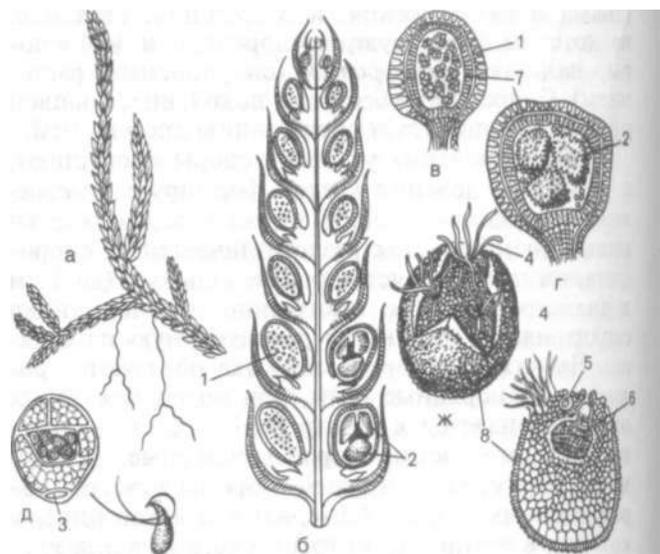


Рис. 240. Органы размножения у *Selaginella*: а — общий вид растения; б — спороносные колоски; * — микроспорангий; 2 — мегаспорангий; д — мужской заросток; е — сперматозоиды; ж — женский заросток; з — зародыш спорофита в заростке (1 — микроспоры; 2 — мегаспоры; 3 — проталиальная клетка; 4 — ризоиды; 5 — археспорий; 6 — зародыш; 7 — тетрад; 8 — оболочка мегаспоры)

мелкие мужские заростки, из мегаспор — более крупные женские, остающиеся внутри спор, под оболочкой (у некоторых видов селлагинелл споры прорастают уже внутри спорангиев).

Мужской заросток представлен единственной вегетативной клеткой (ризоидальной) и одним антеридием, в котором формируются двужгутиковые сперматозоиды. Вскрытие антеридия происходит при наличии воды, при этом сперматозоиды высвобождаются и подплывают к женским заросткам, а мужской заросток погибает.

На многоклеточном женском заростке под оболочкой мегаспоры формируется несколько архегониев, погруженных в его ткань. При раскрывании трехлучевой трещиной часть заростка высвобождается наружу и сразу же образуются пучки ризоидов. Проникшие в архегонии сперматозоиды оплодотворяют яйцеклетки, но только в брюшке одного из них яйцеклетка развивается в зародыш будущего спорофита. У него быстро образуется зеленый побег и придаточный корень, а заросток отмирает.

Биологическое значение разноспоровости заключается в обеспечении лучшей защиты мужского и женского гаметофитов и молодого зародыша спорофита оболочками спор, но это приводит к уменьшению заростков, их редукции (особенно мужского). Однако небольшие размеры их компенсируются огромным количеством. Раздельнополость заростков способствует обеспечению перекрестного оплодотворения.

В формировании разноспоровости растения сделали огромный шаг на пути к образованию семени, но чередование поколений у разноспоровых папоротников прослеживается очень четко. И спорофит, и гаметофит — это самостоятельные особи, обитающие на субстрате и способные к самостоятельному питанию. Для осуществления полового процесса обязательным условием остается наличие воды. Функцию расселения и раз-

множения выполняют споры, при этом мегаспоре принадлежит главенствующая роль, так как она обеспечивает защиту и питание заростка и зародыша и является прообразом семени.

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Семена как органы размножения и расселения присущи только семенным растениям, как голо-, так и покрытосеменным. У споровых растений эту функцию выполняют споры. Семена образуются на материнском растении в огромном количестве, опадают с него и дают начало новым особям, подобным материнским. Чередование поколений при этом существует, но настолько замаскировано, что внешне совершенно не проявляется.

Важным отличием семенных растений от высших споровых является то, что гаметофиты, особенно женский, утратили способность к самостоятельному существованию и живут только за счет спорофита.

Семенные растения сделали огромный шаг по пути эволюции, освободившись от необходимости осуществлять половой процесс при помощи воды и адаптировавшись к наземной жизни. Это дало преимущества семенным растениям перед споровыми. Им не нужна вода для передвижения гамет, у них возник процесс опыления — перенос мужских гаметофитов по воздуху. По своей сущности семенные растения являются разноспоровыми, у них на спорофите формируются микро-

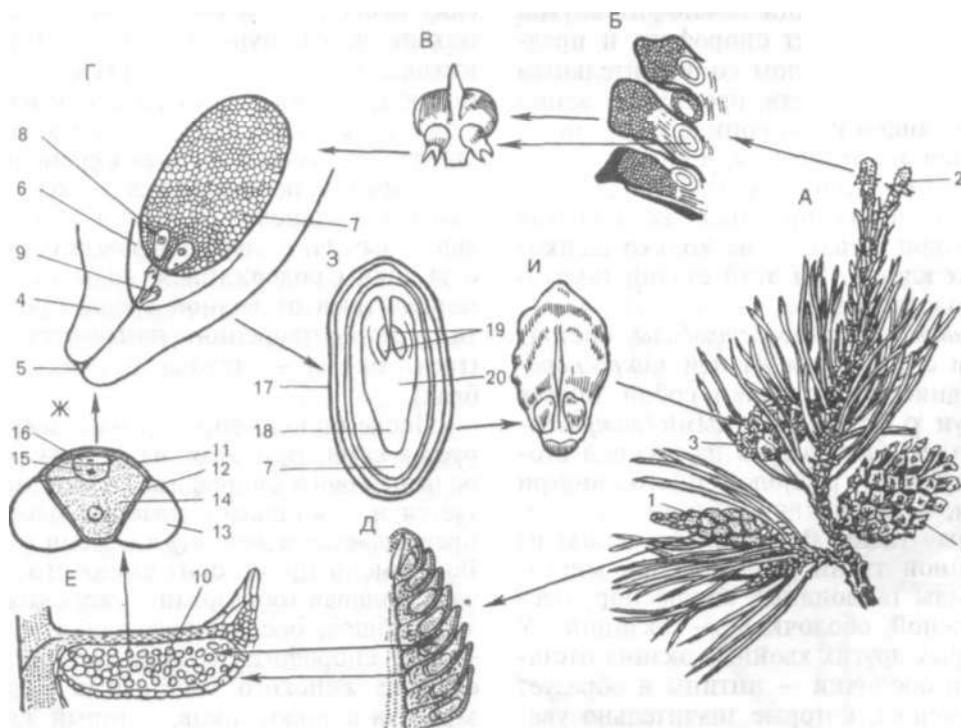
и мегаспорангии с мейоспорами, возникающими в результате мейоза.

В отличие от споровых микро- и мегаспоры из спорангиев у семенных растений наружу не высыплются, а прорастают внутри спорангиев под защитой их стенок и других защитных образований на материнском спорофите, т. е. развитие мужских и женских гаметофитов происходит внутри микро- и мегаспорангиев.

Семя формируется из семязачатка (семяпочки), представляющего собой видоизмененный мегаспорангий, внутри которого развивается женский гаметофит и происходит оплодотворение, после чего из зиготы появляется зародыш нового спорофита. Внешние покровы мегаспорангия превращаются в семенную кожуру, а семязачаток в целом превращается в семя. Формирование запасной ткани в семенах голо- и покрытосеменных происходит по-разному.

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ И СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ГОЛОСЕМЕННЫХ

Циклы развития голосеменных довольно сходны, но различаются временем протекания отдельных этапов. Классическим примером для анализа этого процесса давно стала сосна обыкновенная (рис. 241). Голосеменные, как правило, — крупные деревья, особенно виды класса хвойных, представляют собой спорофит. На спорофите раз-



Лис. 241. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.):

А — ветка с шишками; Б — часть продольного разреза молодой женской шишки; В — семечная чешуя с семязачатками; Г — семязачаток в продольном разрезе; Д — часть продольного разреза мужской шишки; Е — продольный разрез микроспорофилла; Ж — пыльцевое зерно; 1 — группа мужских шишек; 2 — молодая женская шишка; 3 — продольный разрез семени; 4 — интегумент; 5 — микропиле; 6 — нуцеллус; 7 — эндосперм (женский гаметофит); 8 — архегоний; 9 — пыльцевая трубка со спермиями; 10 — микроспорангий; 11 — экзина; 12 — интина; 13 — воздушный мешок; 14 — вегетативная клетка; 15 — антеридиальная клетка; 16 — проталиальные клетки; 17 — кожура семени; 18 — зародышевый корешок; 19 — семядоли; 20 — гипокотиль

виваются мужские и женские шишки. Мужские шишки после выхода пыльцы в окружающую среду засыхают и опадают. В женских шишках происходит формирование семян. *Шишки* — органы спороношения (совокупность мега- и микроспорофиллов, т. е. по своей природе являются органами бесполого размножения).

Женская шишка состоит из укороченной оси, с расположенными на ней кроющими пленчатыми чешуями. В пазухах последних развиваются утолщенные, впоследствии одревесневающие семенные чешуи, на верхней стороне которых расположены два семязачатка.

Семязчаток возникает в виде меристематического бугорка на молодой семенной чешуе. Из основания семязчатка — *халазы* (греч. *chalaza* — бугорок) формируется круговой валик, образующий бугорок. Бугорок является *нуцеллусом* (лат. *micella* — орешек), а валик развивается в *интегумент* (лат. *integumentum* — покров), или покров семязчатка. На вершине семязчатка интегумент не замкнут, поэтому образуется *микропиле* (греч. *mikros* — маленький и *pyle* — вход, отверстие), или пыльцевход. Внутри нуцеллуса выделяется одна клетка и разрастается, становясь клеткой археспория, которая и является материнской клеткой мегаспор. В результате мейоза из нее образуются четыре гаплоидные мегаспоры, расположенные одна над другой. Следовательно, нуцеллус — это мегаспорангий, а семязчаток — видоизмененный спорангий. Мегаспоры из спорангия не высыплются, одна из четырех прорастает внутри нуцеллуса и формирует женский заросток, остальные отмирают и используются на питание оставшейся. Женский гаметофит внутри семязчатка питается за счет спорофита и представлен многоклеточным телом со значительным количеством запасных веществ, преимущественно масел. На прилегающем к микропиле конце гаметофита образуются два архегония, в брюшке каждого располагается по одной крупной яйцеклетке. Над яйцеклеткой лежит брюшная канальцевая клетка, а в короткой шейке — несколько шейковых канальцевых клеток. На этой стадии гаметофит готов к оплодотворению.

Мужские шишки, или *микростробилы*, состоят из короткой оси с сидячими на ней *микроспорофиллами*. Последние представляют собой тонкие пленчатые чешуи с двумя крупными *микроспорангиями* — *пыльцевыми мешками* на нижней стороне. Из археспория, расположенного внутри микроспорангия, в дальнейшем образуется тапетум и спорогенная ткань. В результате мейоза из клеток спорогенной ткани формируются многочисленные тетрады гаплоидных микроспор, одевающих наружной оболочкой — *экзиной*. У сосны и некоторых других хвойных экзина отстает от внутренней оболочки — *интины* и образует два воздушных мешка, которые значительно увеличивают парусность микроспоры.

Микроспоры прорастают уже в микроспорангии, формируя мужские заростки, сильно редуцированные и остающиеся в пределах оболочки микроспоры. В результате деления ядра микроспоры вначале отчлениваются две маленькие вегета-

тивные *проталлиальные клетки* (лат. *protalium* — заросток), которые быстро разрушаются. Крупная клетка дает начало двум клеткам: *антеридиальной* (функционально являющейся антеридием) и *сидноногенной*, или клетке пыльцевой трубки, часто называемой вегетативной.

Таким образом, мужской заросток первоначально состоит из четырех клеток, но в конце развития включает всего две. На этой стадии микроспорангий вскрывается и микроспоры (пылинки) попадают в воздух. Количество микроспор столь велико, что во время «пыления» сосны они серно-желтой пленкой покрывают листья растений и поверхность водоемов. Переносимые ветром мужские гаметофиты (пылинки) попадают к семязчаткам; так как семенные чешуи женских шишек в это время раздвинуты, происходит опыление. В результате подсыхания микроспора оказывается на поверхности нуцеллуса, сифоногенная клетка формирует *пыльцевую трубку*. Но в июне в семязчатках еще не сформировался женский заросток с архегониями, а в мужском заростке не образовались мужские гаметы, т. е. сразу после опыления у сосны оплодотворение невозможно. Поэтому заростки продолжают развиваться внутри шишки, чешуи которой сомкнулись. Только после перезимовки произойдет оплодотворение. Но у елей, лиственниц, пихт оплодотворение происходит после опыления. Ему предшествует деление антеридиальной клетки с образованием стерильной клетки (она быстро разрушается) и собственно спермагенной клетки, которая перемещается по пыльцевой трубке, делится кариокинетически и дает безжгутиковые мужские гаметы — спермин. Пыльцевая трубка проникает через нуцеллус в архегоний, спермин выходит из нее и происходит оплодотворение одной яйцеклетки одним из спермиев. Вторая пара гамет не сливается. Оплодотворение происходит внутри семязчатка, и хотя перемещение мужских гаметофитов не нуждается в воде, гаметы находятся в пыльцевой трубке и переносятся ее содержимым (т. е. необходимость сохранения среды с высоким содержанием воды осталась), тем не менее отрыв от водной среды произошел. Такой тип оплодотворения называется *сифоногамией* (греч. *siphon* — трубка и *gameo* — вступаю в брак).

После оплодотворения из семязчатка формируется семя, при этом из зиготы развивается зародыш нового спорофита, ткань заростка разрастается и, обогащаясь питательными веществами, превращается в *эндосперм* семени (он гаплоиден!). Во времени происходит смена его функций: вначале половая (образование женских гамет), затем запасная, обеспечивающая питание зародыша за счет спорофита. В этом состоит существенное отличие женского гаметофита голосеменных от заростка папоротников, который живет самостоятельно, автотрофен по типу питания и на первом этапе обеспечивает питание зиготы и зародыша спорофита.

Развитие зародыша и эндосперма ведет к разрушению нуцеллуса, покровы семяпочки превращаются в семенную кожуру; поверхностные

нижней или абаксиальной; противоположная сторона (обращенная к оси побега) — задней, верхней или адаксиальной. Вертикальная плоскость, проходящая через ось побега, несущего цветок, середину цветка и среднюю жилку кроющего листа, называется срединной или медианной. Плоскость, перпендикулярная срединной и проходящая через ось побега, называется поперечной или трансверсальной.

В состав типичного полного цветка входят: 1) зеленая небольшая чашечка, сложенная свободными или сросшимися в той или иной степени чашелистиками; 2) венчик, обычно более крупный, окрашенный иначе, чем чашечка, состоящий из свободных или сросшихся лепестков; 3) совокупность тычинок, или андроцей; 4) один или несколько пестиков, или гинецей, образуемых одним или несколькими плодolistиками или мегаспорофиллами.

Чашечка и венчик в совокупности называются околоцветником или покровами цветка. Они выполняют функцию защиты андроеца и гинецея, а поэтому развиваются в цветке первыми. Большое значение имеют и в переносе пыльцы. Если в околоцветнике четко различаются чашечка и венчик, то он называется двойным (яблоня, вишня, роза). Если же все элементы окрашены одинаково и однородны, то его называют простым (тюльпан, лилия). Яркоокрашенный простой околоцветник — венчиковидный (ландыш, пролеска, тюльпан), а простой, невзрачный — чашечковидный (свекла, лебеда, крапива) (рис. 243).

В зависимости от наличия или отсутствия околоцветника, его строения различают следующие типы цветка:

гомохламидный — цветок с простым околоцветником, имеющим одинаковые, часто спирально расположенные элементы чашечко- или венчиковидного околоцветника (магнолия, купальница);

гетерохламидный — с двойным околоцветником, дифференцированным на чашечку и венчик (колокольчик, гвоздика, розоцветные);

гаплохламидный, или *монохламидный*, — с око-

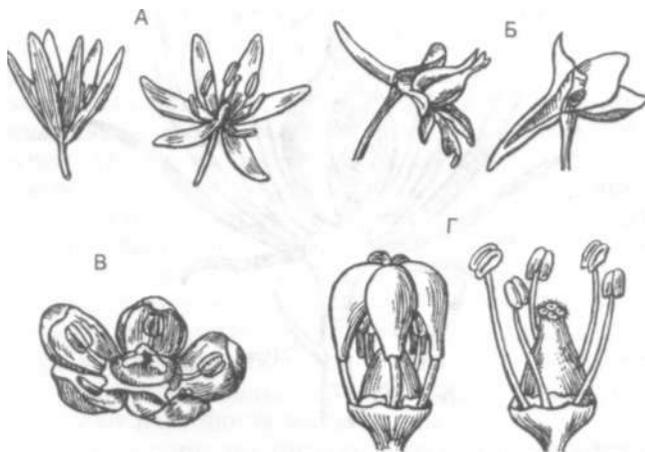


Рис. 243. Цветки с простым околоцветником:

A — простой венчиковидный околоцветник цветка гусиного лука (*Gagea lutea*); B — простой венчиковидный околоцветник сокирки (*ConsoUda regalis*); C — простой чашечковидный зеленый околоцветник цветка свеклы (*Beta vulgaris*); D — двойной, но с редуцированной чашечкой околоцветник цветка винограда (*Vitis vinifera*)

лоцветником из одного круга листочков, чаще чашечковидных (вяз, лебеда);

ахламидный — околоцветника нет и цветки называют голыми или беспокровными (осоки, белокрыльник).

Цветки имеют наследственно закрепленные постоянные признаки: форму, окраску, размеры, взаимное расположение элементов и их число. На строении цветков почти не отражается влияние абиотических факторов среды, так как цветки живут непродолжительное время. В силу этого они имеют огромное значение для выявления филогенетических связей растений, их эволюции, таксономии.

Эволюционную продвинутость цветка достаточно точно отражает его строение. В цветках растений более примитивных семейств (магнолиевые, лютиковые) все части цветка располагаются по спирали с очень тесно сдвинутыми оборотами. Такие цветки называются *ациклическими* или *спиральными*. У большинства покрытосеменных цветки являются *циклическими*, или *круговыми*, поскольку все части цветка расположены кольцами — мутовками. Наиболее распространены пяти- или четырехкруговые (пентациклические и тетрациклические) цветки. Пентциклинб---ские цветки имеют два круга околоцветника, два круга андроеца и один круг гинецея (лилейные, гвоздичные, вересковые и др.). В тетрациклическом обычно не развивается второй круг андроеца (касатиковые, бурачниковые, пасленовые). Число кругов может уменьшаться до одного (в голых однополых цветках) или увеличиваться (до 15).

У некоторых растений: лютик, калужница, мышехвостник, купальница, магнолия и других — части околоцветника расположены циклами (мутовками), а тычинки и пестики — по спирали. Такие цветки называют *гемициклическими* (*полуциклическими*).

Число членов цветка в каждом круге может быть одинаковым, тогда цветок называют *изомерным*. Так, в цветке тюльпана два круга листочков околоцветника по три члена в каждом круге, два круга с тремя тычинками в каждом и один круг из сросшихся между собой трех плодolistиков, образующих один пестик. У некоторых растений число членов в кругах неодинаково, и такие цветки называют *гетеромерными* (у манжетки три круга четырехчленные, а последний круг с одним пестиком).

Число членов цветка, как правило, постоянно для каждого вида и колеблется от 1 до 30. У однодольных — чаще всего три в каждом круге, у двудольных — четыре и пять.

У некоторых растений мутовки цветка бывают раздвинуты вследствие удлинения между ними цветоложа. У каперсов цветоложе увеличивается между андроецем и гинецеєм, образуя длинную ножку (гинофор), на которой сидит пестик. Если удлиняется цветоложе между околоцветником и андроецем, то тычинки и пестик сидят на ножке, называемой *андрогинофором* (характерен для сем. кипарисовых, гвоздичных, некоторых пасленовых и др.).

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА

Все части цветка — чашелистики, лепестки, тычинки, пестики — считаются метаморфозированными листьями. Листовое происхождение чашелистиков прослеживается по окраске, форме, их анатомическому строению. У некоторых растений (пионы, зимовник) можно видеть постепенный переход от верхушечных листьев к чашелистикам. Листовая природа лепестков прослеживается тоже достаточно четко. Кроме того, у некоторых растений (многие магнолиевые) хорошо заметны переходы между чашелистиками и лепестками. Довольно часто вместо нормального цветка развиваются маленькие уродливые зеленые листья, в которые превращаются все или часть элементов цветка, что также говорит о листовой природе элементов цветка.

Происхождение околоцветника у разных растений неодинаковое. У растений из примитивных семейств (магнолиевые, пионы из сем. лютиковых) элементы двойного околоцветника развились из верхушечных листьев и дифференцировались на чашечку и венчик. У большинства покрытосеменных чашелистики развились в процессе эволюции из упрощенных верхушечных вегетативных листьев, а лепестки — из тычинок, принявших лепестковидную форму. Очень наглядно это видно у кувшинок, у которых чашелистики образуют наружный круг из четырех листочков, а затем следует спираль из многочисленных лепестков и тычинок. Тычинки постепенно утрачивают пыльники, а расширенная тычиночная нить принимает форму лепестков (рис. 244). Доказательством тому является факт, что в стебель от лепестков и тычинок идет один листовой след, а от чашелистиков, как и от вегетативных листьев, — несколько. Из тычинок произошли и листочки венчикообразного околоцветника лилейных, амариллисовых, касатиковых и др. В разных филогенетических рядах покрытосеменных растений, даже в разных родах одного семейства, происхождение околоцветника может быть различным.

Однако происхождение частей цветка из листьев нельзя понимать буквально; они развивались не из обыкновенных вегетативных листьев, а из тех, которые выполняли одновременно функции фотосинтеза, транспирации и спороношения.

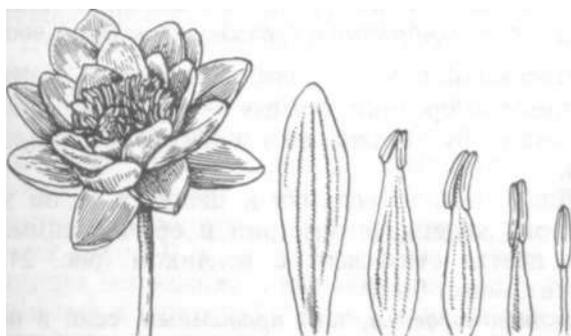


Рис. 244. Превращение тычинок (микроспорофиллов) в покровные части цветка (по W. Troll, 1957)

В природе часто встречаются цветки с ненормально увеличенным числом лепестков. Такие цветки называют *махровыми*. Формирование большого числа лепестков происходит в результате превращения тычинок, а иногда и плодолистиков в лепестки (розы, пионы, маки, гвоздики). У некоторых растений махровость цветков появляется в результате расщепления лепестков (фуксия), расщепления тычинок и превращения их в лепестки (гвоздика), увеличения числа кругов в простом околоцветнике (тюльпаны, лилии). Махровость соцветий в сем. сложноцветных образуется вследствие превращения срединных трубчатых цветков в язычковые (астры, георгины). Растения с махровыми цветками разводят как декоративные. По своей природе они являются уродливыми, тератологическими отклонениями от нормы. Подтверждение происхождения цветка в результате метаморфоза побега находят и в таком явлении, как *пролиферация* (лат. proles — отпрыск, потомство и греч. φερον — несу), когда ось цветка сильно удлиняется и образует над цветком облиственный побег или иногда новый цветок. Это явление часто наблюдается у роз, гравилата.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛОВ

У покрытосеменных растений цветки в зависимости от наличия в них тычинок и пестиков могут быть разнотипными. У большинства растений цветки имеют тычинки и пестик (один или несколько). Такие цветки называют *обоеполыми*. Если же в цветке, кроме околоцветника, есть только тычинки или только пестик, то цветок является *однополым (раздельнополым)*. Тычиночный цветок по своей природе — мужской (в тычинках формируются мужские заростки) и обо-

значается условным значком ♂ (знак планеты Марс — изображение щита и копья). Пестичные цветки — женские (в завязи пестика формируется женский заросток) и обозначаются значком ♀ (знак планеты Венера — изображение зеркала с ручкой). Обоеполые цветки обозначаются знаком

Во многих раздельнополых цветках находятся редуцированные органы другого пола, что указывает на происхождение таких цветков из обоеполых. Поскольку в цветке происходит развитие гаметофитов (заростков) и осуществляется половой процесс, цветок обычно называют органом полового размножения, тычинки — мужскими, а пестики — женскими половыми органами. Однако морфологически это неверно: тычинки и пестики — это микро- и мегаспорофиллы, т. е. органы спорофита — бесполого поколения. Такое несоответствие оправдывается исторически: функции тычинок и пестиков в половом процессе выявлены раньше, чем установлены понятие о чередовании поколений и наличие у покрытосеменных растений мужских и женских гаметофитов.

Понятие обоеполости и раздельнополости цветков связано с понятием однодомности и двудомности растений. Растения с однополыми

цветками, располагающимися на одной особи, называют *однодомными* (кукуруза, лещина, береза, тыква), а на разных особях — *двудомными* (тополя, ивы, конопля). У многих растений цветки только обоеполые, но значительная часть растений наряду с обоеполыми имеет и однополые. Сочетания цветков на растениях могут быть самыми различными, такие растения называют *многодомными* (клены, ясени, гречиха) или *многобрачными* (*полигамными*). На одном и том же растении могут быть обоеполые и мужские цветки (андромонэзия — у чемерицы), обоеполые и женские (ганомонэзия — у многих сложноцветных), обоеполые, женские и мужские (тримонэзия — у конского каштана).

У многодомных растений сочетание цветков может быть и таким: а) на одних особях обоеполые цветки, на других — мужские (андродиэзия, или мужская двудомность, как у куропаточьей травы); б) на одних особях обоеполые цветки, на других — женские (гинодиэзия, или женская двудомность, — у незабудок и многих губоцветных); в) на разных растениях находятся обоеполые, мужские и женские цветки (триэзия — у ясени, винограда).

И наконец, хотя и редко, наблюдается полная редукция половых функций цветка, вследствие чего возникают *стерильные цветки*, назначение которых — привлечение насекомых-опылителей. Обычно стерильные цветки располагаются по периферии специализированных соцветий, в центре которых помещаются обоеполые цветки (подсолнечник, калина). Около 78% всех покрытосеменных растений имеют обоеполые цветки; около 5—8% покрытосеменных — однодомные; около 3—4% — двудомные; остальные многодомные.

ОКОЛОЦВЕТНИК

Как уже отмечалось, околоцветник может быть простым, не дифференцированным на чашечку и венчик, и двойным, состоящим из чашечки и венчика.

Чашечка. Это наружный круг околоцветника, листочки которого (чашелистики) имеют небольшие размеры и обычно зеленой окраски. Она называется *раздельнолистной*, если чашелистики не срастаются друг с другом совершенно, или *сростнолистной*, если чашелистики в той или иной степени срастаются. Несросшимися остаются верхние части чашелистиков, и по их числу можно определить, сколько листочков пошло на образование чашечки. Нижняя сросшаяся часть чашечки называется *трубочкой*. По форме трубочки чашечки могут быть трубчатые и колокольчатые, шлемовидные и крыловидные и т. д. Поверхность чашечки может быть гладкой, с различными выростами и опушением. Чашечка выполняет функцию защиты внутренних частей цветка до раскрытия бутона, сохраняется она и во время цветения. У некоторых опадает во время цветения (маковые); у губоцветных после цветения служит вместилищем для плодов-орешков; у яблони, груши, айвы остается при плодах. У фи-

залиса (*Physalis*) трубочка разрастается, достигая длины 5—6 см и ширины до 5 см, становится пузыревидной и интенсивно-оранжевой по окраске. Иногда чашечка подобна венчику: крупная, ярко окрашенная. Отличаясь от венчика по форме и расположению (водосбор, фуксия и др.), функционально она может защищать венчик, на месте которого развиваются маленькие нектарники (купальница, морозник). У многих зонтичных, сложноцветных, валериановых чашечка или слабо развита (редуцирована), или совершенно абортирована.

Хохолок, способствующий разнесению плодов сложноцветных ветром, своим происхождением обязан чашечке.

Венчик. Образует внутренний круг двойного околоцветника, отличаясь от чашечки более яркой окраской и более крупными размерами. Это самая заметная часть цветка, поэтому, говоря о размерах, окраске, имеют в виду обычно венчик. Лепестки, из которых слагается венчик, могут быть свободные, и тогда говорят о *свободнолепестных* венчиках, или могут срастаться на некотором протяжении, и тогда образуются *спайнолепестные*, или *сростнолепестные*, венчики. Лепестки раздельнолепестных венчиков некоторых растений (гвоздичные, крестоцветные) дифференцированы на две части. Узкая нижняя часть называется *ноготком*, а расширенная верхняя — *пластинкой*. В спайнолепестных венчиках нижняя сросшаяся часть образует *трубочку*, несросшаяся — *отгиб*, а место перехода трубочки в отгиб — *зев*. По количеству долек, лопастей (или зубчиков) сростнолепестного венчика можно определить число лепестков, его образовавших. В эволюционном отношении сростнолепестные венчики — более позднее приобретение по сравнению с раздельнолепестными.

Часто в зеве формируются различные чешуйки, зубчики и другие образования, что особенно характерно для видов сем. бурачниковых. У раздельнолепестных венчиков в тех же местах возникают *привенчики*, или *коронка*, что, видимо, привлекает насекомых. Вероятно, ту же функцию выполняют различные пятна, штрихи, точки на лепестках. Привенчики имеются у многих гвоздичных, а коронки прекрасно выражены у нарциссов. Лепестки могут быть цельные, зубчатые, рассеченные, причем рассечение может быть столь глубоким, что создается впечатление о многолепестности венчика.

Длина трубки варьирует в значительных пределах, в связи с чем различают венчики, *долихоморфные*, *мезоморфные* и *брахиморфные* (греч. соответственно *dolichos* — длинный и *morphe* — форма; *mesos* — средний; *brachys* — короткий). Длина трубочки обусловлена видом насекомого-опылителя.

Для чашечки, венчика и цветка в целом характерно явление симметрии и обычно симметрию цветка связывают с венчиком (рис. 245). Венчик может быть:

актиноморфным, или *правильным*, если в нем можно провести несколько плоскостей симметрии (крестоцветные, гвоздичные, лилейные и

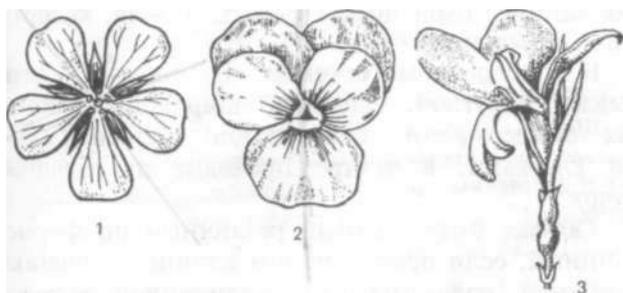


Рис. 245. Симметрия цветка:
1 — актиноморфный; 2 — зигоморфный; 3 — асимметричный

др.). Все лепестки в таком венчике одинаковы, а если различны, то правильно чередуются;

зигоморфным, или *неправильным*, если в нем можно провести лишь одну ось симметрии (мотыльковые, губоцветные). Обычно плоскость симметрии делит такой венчик на правую и левую половины и лишь у немногих (дымянка, хохлатки) — на нижнюю и верхнюю;

асимметричным, если через венчик невозможно провести ни одной плоскости симметрии. Такие венчики характерны для очень немногих растений (канновые).

Зигоморфность и асимметрия развились в процессе эволюции цветка в целях лучшего приспособления к опылителям-насекомым. Актиноморфные цветки более примитивны и встречаются у более древних семейств — лютиковых, розовых, лилейных.

Иногда симметрия венчика не совпадает с симметрией цветка (у пасленовых венчик актиноморфный, а весь цветок — зигоморфный). Переход от актиноморфности к зигоморфности проявляется уже в сем. лютиковых (аконит, живокость). Специфические названия носят элементы венчика в зигоморфном цветке мотыльковых: верхний лепесток — флаг (парус); два боковых — весла, или крылья, и два нижних, срастающихся между собой, — лодочка.

Окраска лепестков венчика чаще всего определяется антоцианами, растворенными в клеточном соке. Желтая окраска обусловлена наличием антохлоров (георгины, мак) или хромопластов; белая — объясняется отражением всех световых лучей межклетниками, заполненными воздухом. Бархатистость лепестков зависит от мелких сопочков, имеющих на эпидермальных клетках.

Функциональное назначение венчика заключается в защите андроеца и гинецея, но главным образом — в привлечении насекомых, способствующих перекрестному опылению.

Шпорцы. Адаптация в процессе эволюции к строго определенным видам или группам насекомых-опылителей обусловила образование шпорцев у цветков видов сем. лютиковых, маковых, фиалковых, бальзаминовых, орхидных и др. Шпорец возникает из лепестка или листочка простого околоцветника и представляет собой полый орган. В процессе развития сначала формируется мешковидное выпячивание, затем удлиняющееся в шпорец. Стенками шпорца или нектарничками выделяется нектар, который скапливается в шпорце.

Нектарники. Это экскреторные железки растений, выделяющие сахаристую жидкость — нектар, содержащую 25—75 % сахара. Возникли в связи с энтомофилией, хотя имеются не только в цветке. Форма нектарников весьма разнообразна — от едва выпуклых железок или ямок с железистыми клетками до отчетливо заметных структур в виде дисков, выступов, лепестковидных выростов. Существует несколько точек зрения на происхождение нектарников. Одни исследователи считают дисковидные нектарники выростами цветоложа, формирующимися после заложения всех частей цветка; другие считают, что они имеют листовую природу. Нектарники встречаются на чашелистиках (липовые, мальвовые), лепестках, между тычинками и пестиками, в тычиночной нити, на связнике, на перегородках завязи и различных частях цветоложа, в особом углублении, в шпорцах. Чаще всего они образуются на лепестках в виде выпуклых железок (барбарис, магония, лютики) или приурочены к андроцею. Например, у гречишных нектарники расположены попарно с двух сторон тычиночной нити.

Разнообразие нектарников у цветковых велико. Безусловно, их образование имело огромное значение в эволюции, главным образом в адаптации к насекомому опылению (см. рис. 121). Образование нектара растениями имеет огромное значение для человека. На этой особенности растений основана целая отрасль хозяйственной деятельности — пчеловодство.

АНДРОЦЕЙ

Совокупность тычинок в одном цветке называют *андроцеом* (греч. андр — мужчина и оikia — жилище). Разнообразие андроеца чрезвычайно велико и его различают по многим признакам.

По числу тычинок он может быть *многомерный* (имеет одну тычинку — ятрышник); *димерный* (две тычинки — вероника); *тримерный* (три тычинки — касатик); *тетрамерный* (четыре тычинки — губоцветные); *пентамерный* (пять тычинок — сложноцветные); *гексамерный* (шесть тычинок — лилейные); *декамерный* (десять тычинок — мотыльковые) и *полимерный* (много тычинок — лютиковые).

В зависимости от срастания тычинок между собой андроец бывает *свободный*, если все тычинки свободные (лютики); *сросшийся* (синстемонный), если тычинки сросшились (камелия).

По количеству сросшихся в цветке тычинки называют *однобратственными* — все тычинки в цветке срастаются (камелия, люпин многолистный); *двубратственными* — одна тычинка свободна, а остальные срастаются (некоторые мотыльковые); *многобратственными* — многочисленные тычинки цветка срастаются в несколько пучков (зверобой) (рис. 246).

Свободные тычинки могут располагаться спирально (лютиковые) или кругами. По числу кругов тычинок андроец может быть *гаплостемон-*

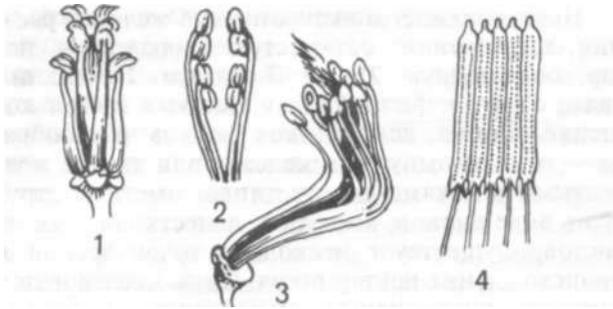


Рис. 246. Типы андроцея:
1 — четырехсильный (крестоцветные); 2 — двусильный (многие губоцветные); 3 — двубратственный (бобовые); 4 — со сросшимися в трубку пыльниками (сложноцветные)

ный — тычинки расположены в один круг (подмаренник мягкий); *диплостемонный* — тычинки расположены в двух кругах, а тычинки наружного круга супротивны покровам наружного круга (*Carica papaya* — дынное дерево); *обдиплостемонный* — тычинки расположены в двух кругах, а тычинки наружного круга супротивны покровам внутреннего круга (грушанка округлолистная).

В цветке тычинки могут прикрепляться нижним концом тычиночной нити к цветоложу, медоносному диску, околоцветнику, трубке или зеву венчика, пестику или завязи и т. д. Разнообразие андроцея послужило основанием К. Линнею для построения системы растений.

Тычинка состоит из *тычиночной нити*, нижним концом которой она прикреплена к цветоложу, а на верхнем несет пыльник, содержащий пыльцу (рис. 247).

Пыльник разделен на две половинки (теки), соединенные между собой связником, который является продолжением тычиночной нити. В каждой половинке пыльника расположены по два пыльцевых гнезда, в которых образуются микроспоры.

Тычиночная нить — это стерильная часть цветка. Она может быть прямой, изогнутой, извилистой, скрученной, а ее поверхность голой, опушенной, волосистой.

Длина колеблется в значительных пределах. Длинной тычиночной нитью считается та, кото-

рая длиннее пыльника, а короткой — та, которая короче пыльника.

В поперечном сечении тычиночная нить бывает округлой, плоской, широкой. Покрытая эпидермисом, она сложена паренхимными клетками, в центре проходит проводящий пучок.

Связник бывает самый различный по форме: длинный, если основание его длиннее пыльника (чистотел, рододендрон); с удлинённой верхушкой, если она выпянута над пыльником (форзиция); с различными придатками.

Связник хорошо заметен, если пыльник рассматривать со стороны, противоположной центру цветка.

Если пыльник обращен связником кнаружи цветка, говорят о его *интрозной* ориентации; если же к центру цветка — об *экстрозной* ориентации.

Многие ученые считают, что тычинки развились в результате редукции микроспорофиллов каких-то голосеменных предков. Следовательно, тычинки, обнаруживающие листовый характер, наиболее примитивны (у многоплодниковых). Примером могут служить тычинки дегенерии (*Degeneria*) из порядка магнолиецветных. Андроцей цветка этого растения состоит из 30—40 широких плоских тычинок, на нижней стороне которых попарно сближены микроспорангии. Дифференцировка на нить, пыльник и связник отсутствует. В процессе эволюции лентовидные тычинки переходят в более специализированные, дифференцированные на нить, связник и пыльник.

У барбарисовых до сих пор сохраняется часть связника над пыльником (надсвязник). Половинки пыльника слились в один четырехгнездный пыльник, оказавшийся в результате редукции надпыльника на верхушке тычинки. Таким образом, верхушечное расположение надпыльника вторично.

Однако не все исследователи принимают такую трактовку происхождения тычинок, полагая, что тычинки типа дегенерии вторичны, а первичными являются ветвистые тычинки (как у мальвовых, молочайных).

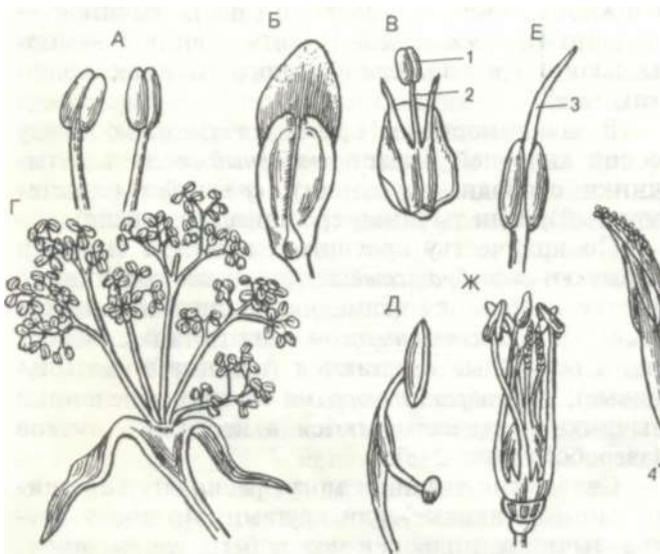


Рис. 247. Форма тычинок:

А — розы морщинистой; Б — фиалки; В — лун круглоголового; Т — клеверины; Д — шафран; Е — вороньего глаза; Ж — льна; 3 — репы (1 — пыльник; 2 — тычиночная нить; 3 — связник; 4 — нектарники)

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И МУЖСКОЙ ГАМЕТОФИТ

Наиболее существенной частью тычинок является пыльник, представляющий собой несколько сросшихся микроспорангиев, расположенных на редуцированной до тычиночной нити листовой части микроспорофилла. Следовательно, тычинки — это микроспорофиллы. Пыльник состоит из двух половинок — *тек* (греч. *theke* — хранилище, вместилище), соединенных связником. В каждой теке есть две полости (пыльцевые гнезда, мешки, камеры), в которых развивается пыльца. Обычно пыльник четырехгнездный, но иногда перегородка между гнездами разрушается и он становится двугнездным (орхидные, некоторые ластовневые и лавровые). Двугнездность может развиваться вследствие недоразвития второго гнезда в каждой половине. У некоторых растений пыльник может быть одногнездным (аризарум и некоторые эпакрисовые) в результате исчезновения и перегородок, и ткани связника. Иногда в каждой половинке может быть более двух гнезд, формирующихся в результате появления добавочных перегородок. Например, у бобовых в каждой половинке по четыре гнезда, а у омелы их насчитывается около 50.

По морфологическому строению пыльники могут быть разнообразными. По типу прикрепления к тычиночной нити различают пыльники *сидячие* (связником пыльник прикреплен к цветоложу); *неподвижные* (пыльник с тычиночной нитью соединен по всей длине пыльника); *подвижные* (если отклоняются от вертикальной оси); *качающиеся* (соединяются с тычиночной нитью посередине подвижным сочленением) и т. д. Форма пыльников может быть линейной, ланцетовидной, эллиптической, яйцевидной; поверхность — гладкой (паслен), морщинистой, пузырчатой (цикламен), опушенной (шлемник, барвинок, ломонос). Пыльники могут быть свободные, если не соприкасаются с соседними (лилия, тюльпан); сросшиеся боковыми сторонами (недотрога) или приросшие к рыльцу (орхидные, некоторые колокольчиковые).

У некоторых растений не все тычинки способны развивать пыльцу в пыльниках, их называют *бесплодными* или *стаминодиями*. Они имеют форму нитей (аистник), бугорков и становятся лепестковидными (канны). У зимовника, купальницы они превратились в нектарники.

Развитие тычинок и пыльцы (микроспорогенез) происходит следующим образом (рис. 248).

Тычинки появляются на цветоложе в виде округлых бугорков. Их дальнейший рост начинается с формирования пыльников, и позже путем интеркалярного роста вытягивается тычиночная нить, внутри которой к связнику проходит один проводящий пучок. Пучок окружен паренхимой, которая снаружи покрыта типичной эпидермой с устьицами. На самых ранних этапах формирования пыльника в его будущих четырех гнездах паренхимные клетки субэпидермального слоя в результате периклиналиного деления формируют два слоя клеток археспория. Клетки внутреннего слоя в результате деления в радиальном и тангенциальном направлениях формируют спорогенную ткань, из которой в дальнейшем образуются микроспоры. Клетки наружного, *париетального*, слоя в результате пери- и антиклиналиных делений образуют в свою очередь три слоя клеток, окружающих клетки спорогенной ткани. Из них наружный слой (субэпидермальный) в дальнейшем превратится в фиброзный слой, или *эндотеций*. Клетки его крупные, теряют содержимое, их оболочки имеют сетчатое или спиральное утолщение. Такая структура оболочки вызывает при подсыхании более сильное сокращение, чем у клеток эпидермы, что и обеспечивает вскрытие пыльника.

Клетки второго слоя, расположенные под эндотецием (их может быть несколько), обычно мелкие, разрушаются, и их содержимое используется на питание формирующейся пыльцы. Клетки же самого внутреннего из трех слоев делятся, разрастаются, имеют густое содержимое. Они образуют так называемый выстилающий слой, или тапетум. В процессе формирования пыльцы оболочки клеток тапетума разрушаются, а их содержимое вместе с содержимым граничащего с ним слоя клеток образует массу цитоплазмы с ядра-

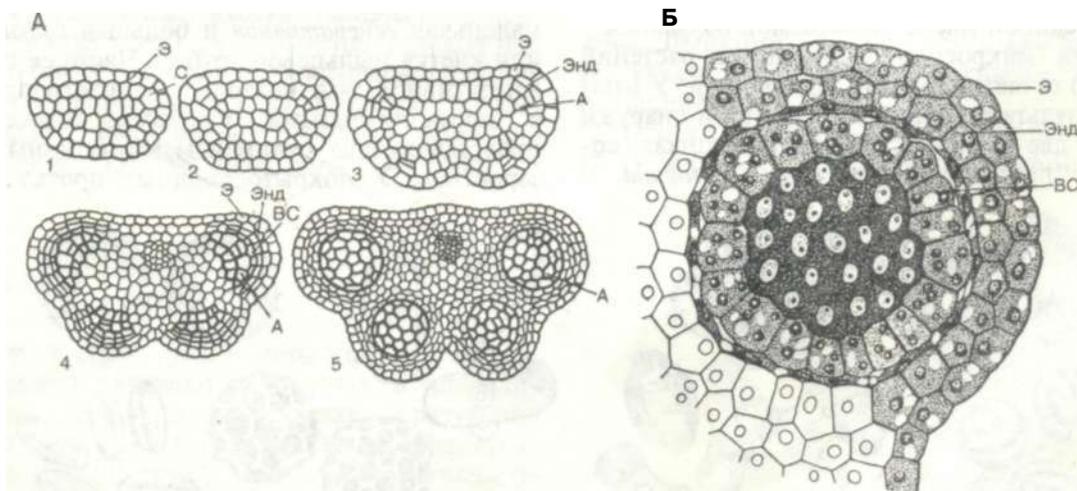


Рис. 248. Развитие пыльцевых гнезд (1—5):

А — формирование; Б — однопыльцевое гнездо; Э — эпидермис; С — субэпидермальный слой; Энд — эндотеций; ВС — выстилающий слой; А — археспорий

ми — периплазмодий, расходуемый на питание пыльца (рис. 249).

Клетки спорогенной ткани в результате деления образуют материнские клетки микроспор. Формирование микроспор из материнских клеток называют *микроспорогенезом*. При этом диплоидная материнская клетка делится мейозом. В результате первого деления мейоза (редукционного) образуются две клетки уже с гаплоидным набором хромосом. Сразу же эти клетки делятся обычным митозом, из каждой образуются две клетки с гаплоидным набором хромосом. В итоге из диплоидной материнской клетки формируется

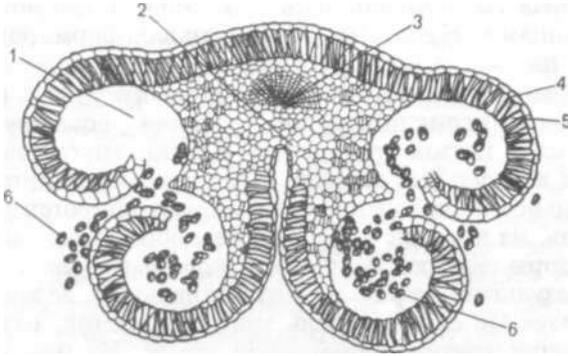


Рис. 249. Строение вскрывшегося пыльника:
1 — пылевое гнездо; 2 — связник; 3 — проводящий пучок; 4 — эпидермис;
5 — эндотеций; 6 — пылевые зерна — микроспоры

тетрада гаплоидных клеток. При этом деление может осуществляться по *сукцессивному* (клеточная оболочка возникает сразу же после первого деления, а затем после каждого второго деления в дочерних клетках) или по *симультианному* (перегородка после первого деления не образуется и материнская клетка расщепляется сразу же на четыре части после обоих ядерных делений) типу. Стадия тетрады обычно кратковременна, и микроспоры быстро обособляются друг от друга, а их цитоплазма формирует собственные оболочки. У вересковых, рогоза, росянки, элодеи микроспоры остаются в тетрадах, образуя сборные пылевые зерна; у мимозных пылевые зерна формируют более крупные скопления — до 64 клеток, а у некоторых ластовневых, орхидных все микроспоры остаются в единой массе, называемой *поллинием*.

Оболочка микроспор у немногих растений (ятрышник) остается тонкой, однородной. У многих же в результате утолщения изнутри и снаружи образуются две оболочки: внутренняя тонкая, состоящая из пектиновых веществ, — *интина*, и

наружная толстая, частично кутинизированная, обычно слабо опушенная — *экзина*, которая содержит нерастворимые в кислотах и щелочах углеводы спорополленина. В свою очередь экзина имеет два слоя: наружный — *сэкзину* (скульптурированная часть) и внешний — *нэкзину* (нескульптурированная часть). Строение внешнего слоя очень разнообразно и постоянно в пределах систематических групп, что широко используется в таксономии.

В экзине есть неутолщенные места или сквозные отверстия, через которые проникает при прорастании пыльцевая трубка. Эти места называют *апертурой*. Расположение и форма апертур также разнообразны. Различают апертуры полярные, зональные (на экваторе), глобальные (равномерно рассеянные по всей поверхности). По форме апертуры делятся на борозды и поры. Наиболее примитивными являются однобороздные пылевые зерна (голосеменные, магнолиевые). У большинства двудольных пыльца трехбороздная.

Размеры микроспор (пылинок) варьируют в зависимости от видовой принадлежности от 0,008 мм у фикуса (*Ficus*) до крупных, видимых простым глазом (до 0,2 мм) у тыквы. Форма пылинок шаровидная, эллипсоидная, палочковидная, кубическая, тетраэдрическая, нитевидная (рис. 250).

Морфологические признаки пылевых зерен широко используются в научных и практических целях (анализ меда, растительных остатков, в систематике) и послужили основанием для особого направления ботаники — палинологии. Прекрасная сохранность пыльцы в ископаемых остатках позволяет в результате анализа торфа установить систематический состав флоры предыдущих периодов. Такой метод исследования получил название спорово-пыльцевого анализа.

Содержимое микроспоры представляет собой густую протоплазматическую массу с большим запасом веществ — масел, Сахаров, крахмала и т. д. В микроспоре происходит развитие мужского гаметофита, которое сводится всего к одному делению. Внутри микроспоры развивается система вакуолей и в пристенном слое происходит деление, в результате которого возникают две клетки: маленькая *генеративная* и большая *сифоногенная*, или клетка пыльцевой трубки. Часто ее называют вегетативной, что позволяет гомологизировать ее с проталлиальными клетками голосеменных, представляющих рудименты вегетативных клеток заростков. У покрытосеменных проталлиальные

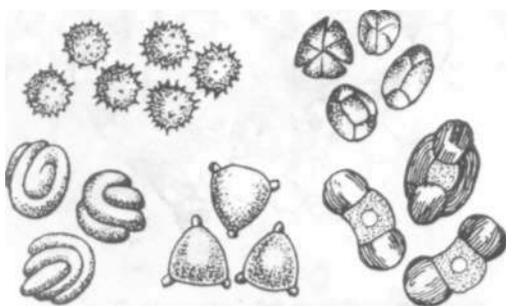
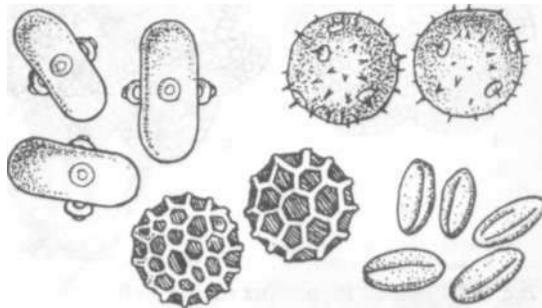


Рис. 250.

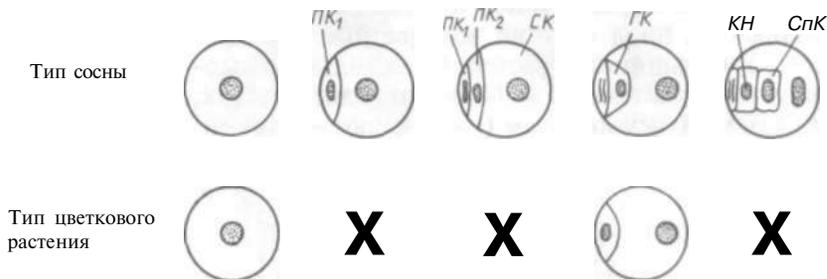


формы пылинок

Рис. 251. Схема возникновения мужского гаметофита у сосны (верхний ряд) и у цветкового растения (нижний ряд): *ПК₁*, *ПК₂* — проталлиальные клетки; *СпК* — спермагенная клетка; *КН* — клетка-ножка; *СК* — сифонная клетка; *ГК* — генеративные клетки

Типы развития мужского гаметофита

Развитие мужского гаметофита



клетки утрачены и, следовательно, гаметофит достиг крайней редукции и состоит всего из двух клеток. Ядро генеративной клетки делится митозом и из него образуются две мужские половые гаметы — *спермии*. Процесс формирования гамет (гаметогенез) происходит у многих растений еще в пыльнике, а у некоторых — после попадания пыльцы на рыльце пестика.

Сравнивая формирование гаметофита голо- и покрытосеменных, приходим к следующему выводу: если у голосеменных он образуется в результате четырех делений, то у покрытосеменных — в результате одного; у покрытосеменных отсутствуют проталлиальные и антеридиальные клетки. Функцию спермагенной клетки выполняет генеративная (рис. 251).

После созревания пыльцы в результате подсыхания фиброзного слоя происходит растрескивание стенок пыльника и его вскрытие продольной трещиной, которая проходит вдоль перегородки между гнездами и вскрывает сразу оба гнезда. У манжетки, селезеночника вскрывание пыльников происходит поперечной трещиной; дырочками на верхушке — у паслена, картофеля, грушанки; клапанами — у барбариса, лавровых.

При попадании в воду (за исключением растений, опыляемых водой) пыльца растений набухает и лопаются. Для предотвращения этого растения выработали многочисленные адаптации: поникшее положение цветка (ландыш, наперстянка, черника и др.); расположение цветков под листьями (липа, недотрога); закрывание цветков или соцветий (корзинок) во влажную погоду; расположение тычинок под защитой лепестков (мотыльковые, губоцветные, норичниковые) и т.д.

ГИНЕЦЕЙ

Гинецеем (греч. *гупе* — женщина и *oikion* — дом, жилище) называют совокупность плодolistиков (мегаспорофиллов) в цветке, образующих одни или несколько пестиков. Это репродуктивная часть цветка. Плодolistик, или мегаспорофилл, представляет собой листовую структуру, несущую семязачатки, и является составной частью пестика. На листовую природу плодolistи-

ка обратил внимание еще И. Гёте, и в качестве доказательства этого обстоятельства обычно указывают на сходство плодolistика со свернувшимся листом (бобовые, некоторые лютиковые), наличие мезофилла, устьиц в эпидерме, сходство способа роста, отсутствие срастания краев плодolistика на самых начальных этапах развития у некоторых многоплодниковых и бобовых. Кроме того, при многочисленных тератологических случаях (уродствах) плодolistики превращаются в листовые структуры. В то же время ботаники не признают гипотезы возникновения плодolistика в результате метаморфоза вегетативных листьев цветковых растений. Наиболее признанным является предположение, что плодolistики произошли из мегаспорофиллов древних голосеменных. Начало вегетативным листьям и мегаспорофиллам, вероятно, дали недифференцированные листовые органы папоротниковидных. Вероятнее всего, плодolistики возникли из открытых мегаспорофиллов на той стадии развития, когда они были сложенными вдоль. Среди ныне живущих покрытосеменных есть виды с незамкнутыми плодolistиками (некоторые магнолиевые). Например, у *Degeneria* плодolistик имеет ножку и сложенную вдоль пластинку, сросшуюся только в базальной части, а на большей части даже не соприкасающуюся краями. Семязачатки расположены далеко от краев, а участки плодolistика между ними и краями сближаются, но не срастаются. Функции рыльца выполняют поверхности по краям плодolistика, покрытые железистым опушением (рис. 252).

Пестик, возникающий из одного плодolistика (у бобовых), срастается по одному *брюшному*

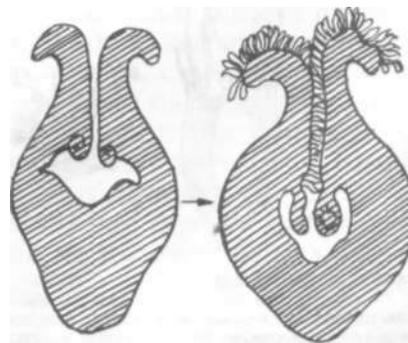


Рис. 252. Плодolistик *Degeneria* на двух стадиях развития

шву, расположенному напротив средней жилки плодолистика. Если в цветке один или несколько отдельных пестиков, то гинецей называют *апокарпным* (греч. арб — приставка, обозначающая отделение, и сагрос — плод) и из каждого, пестика развивается плод (многие розоцветные, лютиковые). У большинства растений несколько плодолистиков срастаются и образуют один пестик, называемый *ценокарпным* (греч. kainos — новый) (рис. 253).

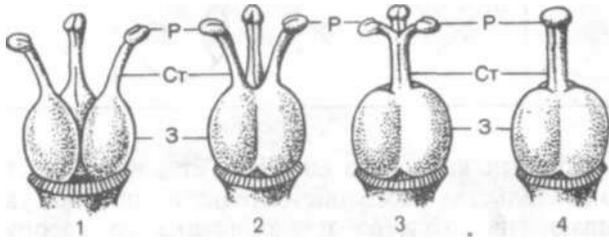


Рис. 253. Гинецей, образованный тремя плодолистиками: 1 — апокарпный; 2—4 — ценокарпный в разных степенях срастания плодолистиков (3 — завязь; Ст — столбик; P — рыльце)

Пестик расчленен на *завязь* (нижняя разросшаяся часть пестика, содержащая *семязачатки*, или мегаспорангии), *стилодий* (в апокарпном пестике) или *столбик* (в ценокарпном, образующемся при срастании стилодиев) и *рыльце*.

Завязь от положения по отношению к другим частям цветка может быть верхней, нижней или полунижней (рис. 254). Верхняя завязь располагается свободно на цветоножке, а все части цветка находятся под ней. Цветок в таком случае называется *подпестичным*. Нижняя завязь формируется в том случае, если все части цветка располагаются над завязью вследствие срастания их нижних частей со стенками завязи (цветок называют *надпестичным*). При полунижней завязи части цветка срастаются со стенками завязи до половины последней, а завязь наполовину свободна.

Морфологическое разнообразие завязи велико. По форме завязь может быть шаровидной, яйцевидной, эллиптической, конусовидной, цилиндрической и т. д.; по внешнему виду — угловатой или гранистой (от трех- до многогранной),

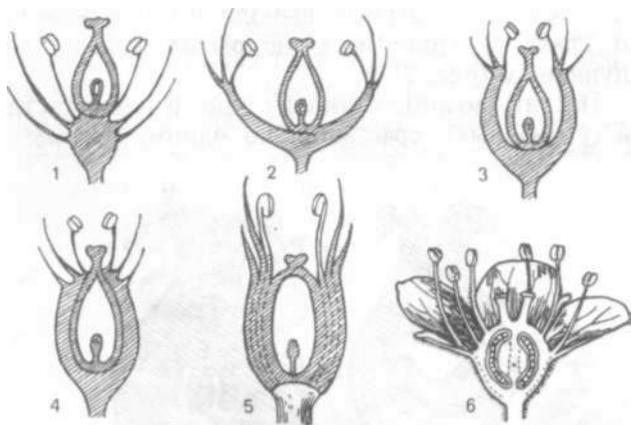


Рис. 254. Положение завязи в цветке: 1 — верхняя; 2, 3 — верхняя (или средняя); 4 — нижняя, образованная цветоножкой и плодолистиками; 5 — нижняя, образованная плодолистиками, сросшимися с нижними частями чашелистиков, лепестков и тычинок; 6 — полунижняя

крылатой, скрученной, с различными выростами. Кроме того, она может быть гладкой и морщинистой, голой и с различного рода опушением.

Внутри завязи в полости (камера, гнездо) заключены семяпочки, следовательно, в отличие от голосеменных к ним непосредственно не могут попадать пыльцевые зерна. По числу гнезд завязь может быть одно-, двух-, трех-, четырех-, пяти- и многогнездной. По числу семязачатков завязь различают с одним, двумя, тремя и многими семязачатками.

Место прикрепления семязачатка к завязи называют *плацентой* (лат. placenta — лепешка), а расположение плацент в завязи — *плацентацией*. В завязи различают два основных типа плацентации: *ламинальную* — семязачатки расположены на свободной внутренней поверхности (сусак, магнолия), и *сутуральную* — семязачатки расположены вдоль швов. Каждый из названных типов в свою очередь делится на отдельные формы.

Рыльце служит для улавливания пыльцы, и его морфологическое разнообразие связано с приспособлением к определенным типам опыления и конкретным опылителям. Оно может быть расположено на столбике и сидячее (если столбика нет — у мака); по расположению на столбике — верхушечное, боковое и поперечное; по размерам — большое (если его диаметр больше диаметра завязи — кувшинка белая, аспидистра), маленькое (кипрей), незаметное (лещина). Различают рыльце, в разной степени расчлененное на несколько равных или неравных частей, или лопастей. Поверхность его может быть голой, с сопочками, с железками, опушенная, складчатая, бугорчатая, сухая и липкая.

Столбик, соединяющий завязь и рыльце, не является обязательной частью пестика, но у большинства растений присутствует. Верхняя его часть, располагающаяся под рыльцем, называется *эпистиль*, а нижняя, соединяющая его с завязью, — *гипостиль*. В зависимости от расположения на завязи различают столбик *терминальный*, или *верхушечный* (если он расположен на апикальной части завязи); *латеральный*, или *боковой* (когда выходит сбоку завязи — земляника лесная), и *центральный* (если расположен в центре завязи). По положению в пространстве столбик может быть прямостоячий, отклоненный, отогнутый, изогнутый, извилистый и т. д. Его толщина колеблется в широких пределах. Часто в цветках растений одного вида встречается столбик разной длины, это явление называют *разностолбчатостью* или *гетеростилией* (у первоцвета есть длинно- и короткостолбчатые цветки). В ценокарпном гинецее стилодий могут срастаться на разную длину, образуя часто один столбик. В таком случае по числу рылец можно определить число плодолистиков, из которых состоит гинецей (рис. 255).

Обсуждая происхождение плодолистика, мы отмечаем как наиболее примитивный апокарпный гинецей у *Degeneria*. Но неполное срастание плодолистиков встречается и среди представителей других таксонов. Отчетливо выражены эпидермальные слои на поперечном срезе плодолистика в месте соприкосновения краев у пионов,

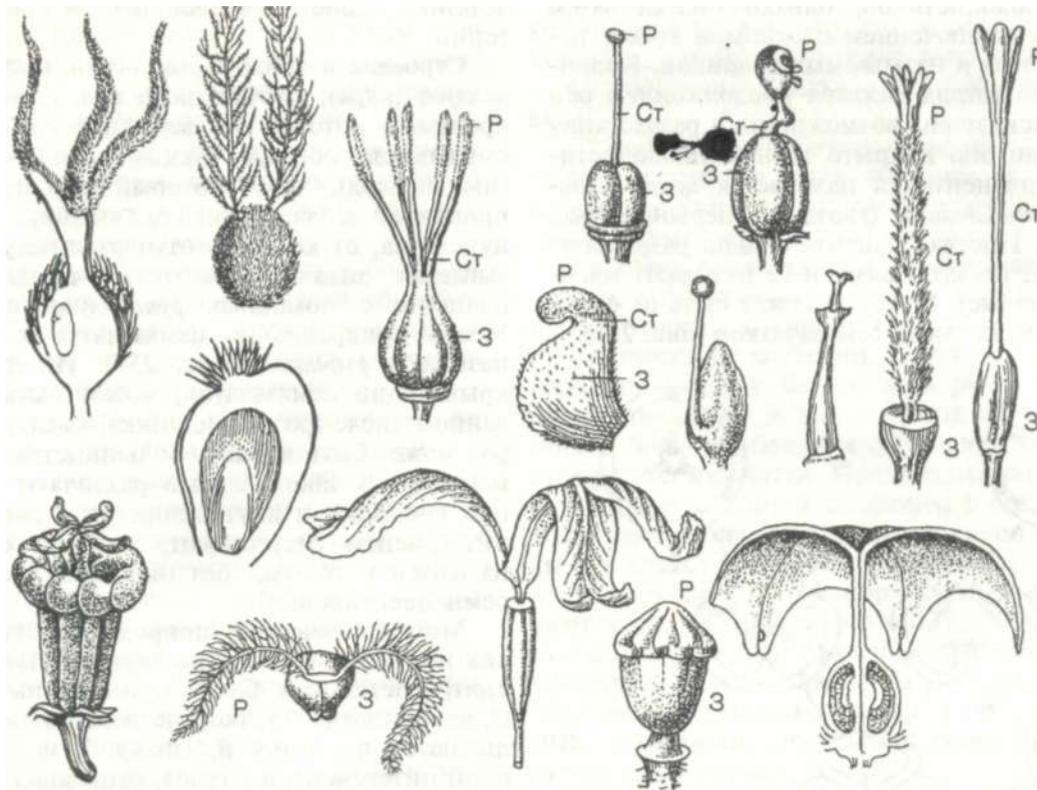


Рис. 255. Различные формы пестиков:
З — завязь; Ст — столбик; Р — рыльце

некоторых розоцветных, толстянковых. С утратой эпидермальных структур в процессе эволюции брюшной шов в месте срастания остается скорее воображаемой, чем реальной структурой. Наряду с редукцией брюшного шва наблюдается слияние брюшных пучков в общий пучок.

Рыльце в процессе эволюции постепенно локализуется в верхней части плодолистика, которая сама вытягивается и превращается в стилодий. Исходным, более примитивным считается плодолистик с нисходящим рыльцем и неоформленным стилодием. Развитие плодолистика с хорошо развитым стилодием и локализованным в верхней его части рыльцем считается более прогрессивным. Примитивные плодолистики характерны для многих лютиковых. Основным преобразованием внутренней части стилодия является специализация ткани в целях проведения пыльцевой трубки. Наиболее существенным преобразованием гинецея в процессе эволюции стало возникновение ценокарпии и нижней завязи. Ценокарпный гинецей, как указывалось выше, возник в результате срастания плодолистиков. Срастание часто распространено только на завязь, при этом стилодии и рыльца остаются свободными (сложноцветные, гвоздичные). Количество рылец и стилодиев свидетельствует о количестве плодолистиков. Во многих случаях срастание захватывает все части плодолистиков и образуется столбик (норичниковые, бурачниковые, многие крестоцветные).

Прогрессивная роль ценокарпии доказывает прежде всего тем, что она имеет место в подавляющем большинстве сем. покрытосеменных. Даже в наиболее примитивном сем. магно-

лиевых есть виды со сросшимися плодолистиками.

У нынеживущих растений различают три типа ценокарпного гинецея: синкарпный, паракарпный и лизикарпный.

Синкарпный гинецей сформировался в результате бокового срастания апокарпных плодолистиков (тюльпан, рябчик) и обычно имеет два гнезда и более. Семязачатки располагаются во внутренних углах гнезд завязи, по краям завернувшихся внутрь плодолистиков, т. е. здесь типичная *центрально-угловая плацентация* сутурального типа (яблоня, груша, лилейные).

Паракарпный гинецей образуется в результате срастания краями нескольких плодолистиков. В этом случае формируется одногнездная завязь. Образование ее могло произойти непосредственно из еще не замкнутых плодолистиков или же в результате разъединения и выпрямления оставшихся сросшимися плодолистиков (мак, фиалка и др.). В паракарпном гинецее *плацентация постенная* (париетальная — тыквенные). У многих растений в паракарпном гинецее плаценты сильно выпячиваются в полость завязи, формируя ложные перегородки, смыкающиеся или не смыкающиеся в центре (завязь мака состоит из 4—20 плодолистиков). Ложные перегородки могут возникать и из выростов внутренней стенки завязи (у крестоцветных двугнездная завязь). Обычно в завязи паракарпного гинецея расположено много семязачатков, но у сложноцветных и злаков в результате редукции их число уменьшается до одной.

Лизикарпный гинецей формируется в результате срастания пестиков между собой боковыми

стенками плодолистиков, однако стенки затем исчезают, за исключением сросшихся краев, несущих плаценты и называемых колонкой. Колонка на первый взгляд кажется продолжением оси цветка. Не исключена возможность и разрастания цветоноса, но оно покрыто тканью*плодолистиков. Такая плацентация называется *центрально-осевой* или *колончатой* (гвоздика, первоцветные, гречишные). Иногда плацента сильно разрастается, заполняет гнезда завязи, и ее называют мясистой (пасленовые). В завязи может быть от одного до нескольких тысяч семязачатков (рис. 256).

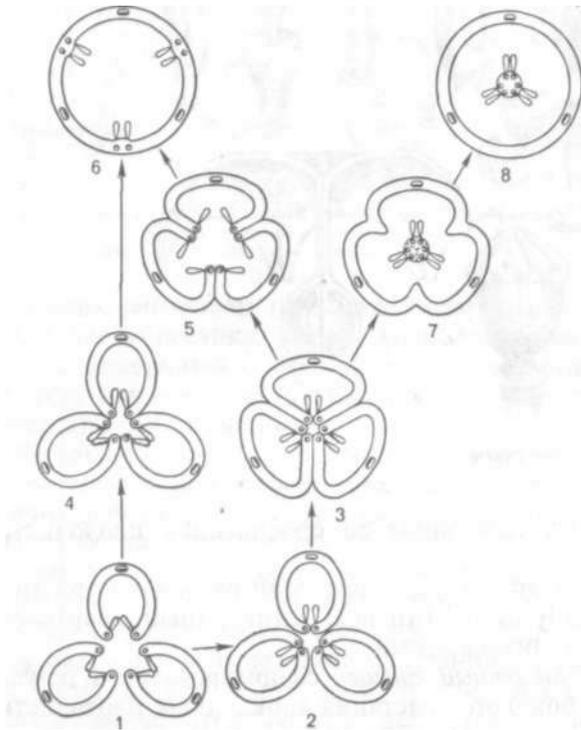


Рис. 256. Схемы эволюции основных типов гинецея: 1 — плодолистики еще не замкнуты; 2 — апокарпный гинецей; 3 — синкарпный; 4–6 — паракарпный; 7, 8 — лизикарпный

Таким образом, исходным типом гинецея был апокарпный с большим количеством семязачатков в каждой одногнездной завязи, образованной одним плодолистиком.

Одно из первых направлений эволюции — уменьшение числа плодолистиков до двух-трех и наконец до одного (бобовые, живокость, слива, вишня и др.) и числа семязачатков также до одного (лютики, ветреницы). Второе направление эволюции — развитие ценокарпности, т. е. развитие из апокарпного гинецея синкарпного, а из него — паракарпного и лизикарпного. В ценокарпном гинецее эволюционные преобразования шли по пути постепенной редукции числа плодолистиков (до двух) и числа семязачатков (до одного).

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ И ЖЕНСКИЙ ГАМЕТОФИТ

Семязачаток (семяпочка) — многоклеточное образование семенных растений, из которого развивается семя. Многие эмбриологи считают семя-

зачаток гомологом мегаспорангия споровых растений.

Строение и типы. Семязачаток состоит из *нуцеллуса* (ядра), окруженного *интегументами* (покровами), которые на верхушке семязачатка не смыкаются, образуя узкий канал — *микропиле* (пыльцевход), через который пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку. Основание нуцеллуса, от которого отходят интегументы, называется *халазой*. Семязачаток прикрепляется к плаценте с помощью *фуникулуса* (семяножки). Место прикрепления семязачатка к семяножке называют *рубчиком* (рис. 257). Интегумент, покрывающий семязачаток, может быть в единственном числе (роза, земляника, хмель), но покровов может быть и два (у большинства покрытосеменных). В таком случае различают наружный, или внешний, и внутренний интегумент. Иногда интегументы отсутствуют, и тогда семязачаток называется голым, без покровов (санталовые, ремнецветниковые).

Морфологическая природа интегументов до сих пор неясна. Наличие двух интегументов рассматривается как более примитивный признак. Однако иногда близкородственные таксоны различаются по этому признаку. Так, у березовых один интегумент, а у граба, относящегося к этому семейству, — два; у осины один интегумент, а у многих видов этого рода — два.

Нуцеллус занимает центральную часть семязачатка

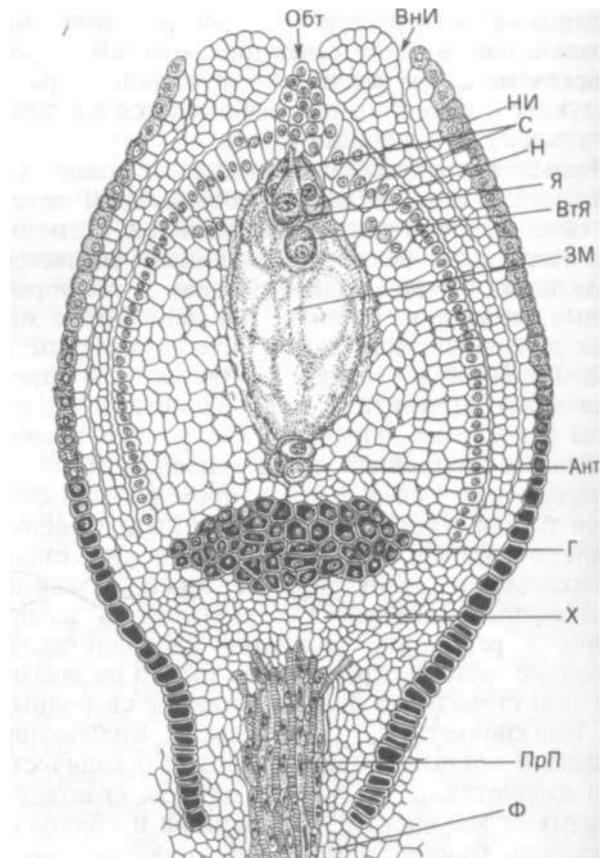


Рис. 257. Ортотропный семязачаток у горца (*Polygonum cogiarium*):

НИ — наружный интегумент, ВНИ — внутренний интегумент, Я — нуцеллус; ЗМ — зародышевый мешок; Г — гипостаза; Х — халаза; Ф — фуникулус; Я — яйцеклетка; С — синергиды; Ант — антиподы; ВтЯ — вторичное ядро; Обт — обтуратор

чатка, и в нем развивается зародышевый мешок. В онтогенезе нуцеллус развивается первым и по морфологической природе является мегаспорангием, так как в нем расположен зародышевый мешок (мегаспора). Различают два типа нуцеллуса: тонкий, если он слабо развит, и тогда семязачаток называют *тенуинуцеллюлятным*, и толстый, если он хорошо развит, а семязачаток в этом случае называют *крассинуцеллюлятным*.

В процессе развития семязачатка у большинства растений в его халазальной части обособляются клетки, стенки которых сильно преломляют свет. Эту группу клеток называют *гипостазой*, роль которой окончательно не выяснена.

У многих покрытосеменных плацента образует вздутия в виде капюшона над нуцеллусом или сосочки из участков тканей семяножки, внутреннего интегумента или внутренней стенки завязи. Это так называемые *обтураторы*, которые растут по направлению к микропиле и обеспечивают проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок, ее рост и питание. У многих растений на семяпочке, а затем на семени развиваются мясисые образования — *ариллусы* (присемянник, кровелька), частично или полностью прикрывающие семя и иногда ярко окрашенные (тисе, бересклет). В ткани ариллуса много Сахаров, масла, что способствует распространению семян животными (копытень, чистотел и др.).

У покрытосеменных растений различают несколько типов семязачатков. Еще К. Гебель (1932) в зависимости от положения нуцеллуса и микропиле по отношению к оси фуникулуса, от положения микропиле по отношению к базальной и апикальной частям завязи и степени изогнутости нуцеллуса, а Боке (1959) в зависимости от положения проводящей системы и нуцеллуса по отношению к вертикальной оси семязачатка описали основные типы семязачатков (рис. 258).

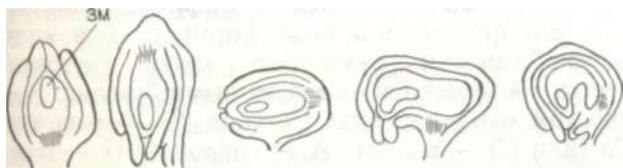


Рис 258. Основные типы семязачатков:
1 - ортотропный; 2 - анатропный; 3 - гемитропный; 4 - кампилотропный;
5 - амфитропный; 3М - зародышевый мешок

1. *Ортотропный (атропный, прямой)* — микропиле и фуникулус расположены на противоположных концах оси семязачатка (крапивные, ореховые, гречишные, ароидные).

2. *Анатропный (обратный)* — нуцеллус повернут по отношению к прямой оси семязачатка на 180°, вследствие чего микропиле и фуникулус расположены рядом (у большинства покрытосеменных).

3. *Гемитропный (полуповернутый)* — семязачаток повернут на 90°, вследствие чего микропиле и нуцеллус расположены по отношению к фуникулусу под углом 90° (некоторые норичниковые, первоцветные).

4. *Кампилотропный* — нуцеллус изогнут только микрополярным концом к основанию семязачатка, поэтому микропиле расположено рядом с фуникулусом (мальвовые, бобовые, резедовые).

5. *Амфитропный (двусторонне изогнутый)* — нуцеллус изогнут в виде подковы и микропиле вследствие этого расположено рядом с фуникулусом (тутовые, ладанниковые и др.).

Развитие семязачатка и мегаспорогенез. Семязачаток возникает на плаценте в форме небольшого бугорка, сложенного однородными меристематическими клетками. В результате антиклинального деления клеток эпидермы нуцеллуса и периклинального деления клеток субэпидермального и более глуболежащих слоев осуществляется рост семязачатка. После достижения семязачатком определенной величины в его основании возникают в виде кольцевых валиков интегументы, а в апексе семязачатка вычлняются одна или несколько клеток археспория (эти клетки развиваются из субэпидермальной клетки нуцеллуса под пыльцевходом). Археспорий может быть многоклеточным, что является примитивным признаком, но более распространен одно-, двухклеточный археспорий. Эти клетки более крупные и с густой цитоплазмой.

В крассинуцеллятных семязачатках археспориальная клетка (или одна из них) делится на первичную *париетальную* (кроющую) клетку и *спорогенную*, которая и является материнской клеткой мегаспоры. В тенуинуцеллятных семязачатках археспориальная клетка становится предшественницей мегаспоры.

Формирование мегаспоры из архегониальной или спорогенной клетки в результате мейоза называют *мегаспорогенезом*.

Археспориальная, или спорогенная, клетка делится путем мейоза. Последовательно происходят два деления: первое редукционное, а затем два гаплоидных ядра делятся типичным митозом. В итоге формируются четыре гаплоидные клетки, расположенные, как правило, по оси семязачатка. Обычно нижняя (реже верхняя или промежуточная) клетка разрастается, а три остальные дегенерируют. Эта разросшаяся клетка и является мегаспорой, которая дает начало *зародышевому мешку*, называемому *моноспорическим*. Такой путь характерен для большинства покрытосеменных (рис. 259).

Однако у растений наблюдаются многочисленные отклонения от типичного пути формирования зародышевого мешка.

1. У лилейных, рясок, кермеков археспориальная клетка становится зародышевым мешком без предварительного мейоза, т. е. он изначально диплоидный. Редукция числа хромосом происходит уже при делении в прорастающем зародышевом мешке.

2. При делении археспориальной клетки формирование клеточных перегородок может быть подавлено и образуется клетка с четырьмя свободными ядрами. В этом случае формируется четырехспоровый зародышевый мешок (тюльпан, лилия, майник).

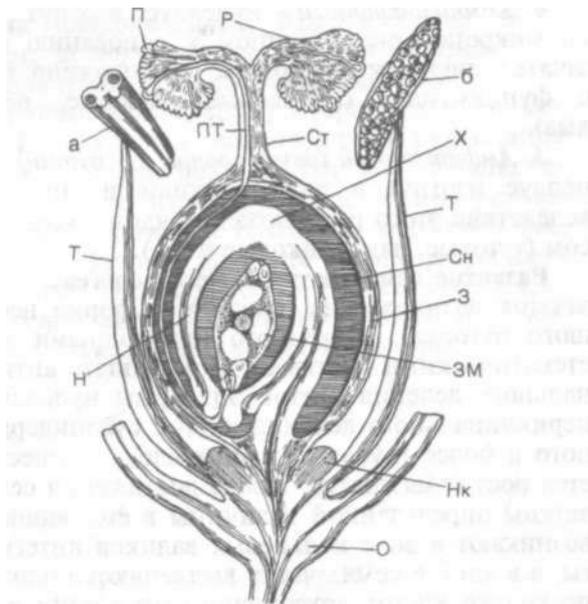


Рис. 259. Схематическое изображение пестика, тычинок и роста пыльцевой трубки:

О — основание околоцветника; Нк — нектарники; Т — две тычинки (пыльник одной (а) разрезан поперек, другой (б) — вдоль); Ст — столбик; Р — рыльце. В связи одна анатропная семяночка с двумя покровами; См — семяножка; Х — халаза; Н — нукеллус; ЗМ — зародышевый мешок; // — пылинки, прорастающие на рыльце в пыльцевые трубки (ПТ), одна из которых подходит к пыльцеводу

3. Клеточная перегородка закладывается только после первого деления, а. после второго не образуется, т. е. образуется диада, каждая из клеток которой имеет по два мегаспориальных ядра и развивается биспорический зародышевый мешок (лук, ландыш).

Развитие зародышевого мешка из гаплоидной мегаспоры называется *мегагамешогенезом*. При этом в мегаспоре трижды происходит митоз. В результате первого деления из ядра мегаспоры образуются два ядра, расходящиеся к полюсам сильно удлинившейся клетки, центральную часть которой занимает крупная вакуоль. В результате двух последующих делений этих ядер у каждого конца образуются по четыре гаплоидных ядра, а всего в мешке оказывается уже восемь ядер. После этого от каждого полюса отходит по одному ядру (полярные ядра), которые иногда до оплодотворения, иногда после сливаются, и образуется диплоидное центральное или вторичное ядро зародышевого мешка (первичное ядро эндосперма). Оставшиеся у полюсов ядра вместе с окружающей их цитоплазмой превращаются в клетки:

а) у микрополярного конца три клетки дифференцируются в яйцевой аппарат с одной крупной *яйцеклеткой* и двумя менее развитыми вспомогательными клетками — *синергидами* (греч. synergos — действующий вместе);

б) у халазального полюса формируются три одинаковые *антиподы* (греч. anti — против и pus, род. п. podos — нога).

Таково строение типичного зародышевого мешка (Polygonum — тип), который готов к оплодотворению. У растений существует до 16 типов зародышевого мешка. Иногда образуется до 15 антипод, или наоборот — 2—1, или ни одной. Могут отсутствовать и синергиды. Вторичное яд-

ро может преобразовываться из одного ядра или в результате слияния 14 ядер.

Таким образом, по происхождению и функции зародышевый мешок является женским гаметофитом, однако гомологизировать его с женским гаметофитом голосеменных трудно.

Еще в середине 19 в. немецкий ученый В. Гофмейстер, впервые детально описавший строение зародышевого мешка, рассматривал яйцеклетку с синергидами гомологами архегония, антиподы — гомологами вегетативных тканей женского заростка, а вторичное ядро — как новообразование. В свое время ученых привлекла «архегониальная гипотеза Порша», согласно которой яйцевой аппарат и одно полярное ядро рассматривались в качестве одного архегония, а антиподы и второе полярное ядро — в качестве второго. В настоящее время эта гипотеза не пользуется признанием.

По сравнению с голосеменными, женский гаметофит покрытосеменных состоит из небольшого количества клеток и характеризуется ускоренными темпами развития (всего 3—5 дней), а потому время его развития очень сильно сокращено. Вероятно, время развития мужских и женских гаметофитов является одним из преимуществ, которые обеспечили покрытосеменным господство в современной биосфере. В отличие от голосеменных зародышевый мешок покрытосеменных не имеет архегония, что обусловлено ускоренным развитием, и поэтому он не успевает достичь стадии, на которой происходит формирование архегониев у голосеменных.

ФОРМУЛА И ДИАГРАММА ЦВЕТКОВ

Условное обозначение строения цветка латинскими буквами, символами и цифрами позволяет дать его описание в виде формулы. Для этого морфологически различные круги (мутовки) цветка обозначаются определенными буквами: Р — простой околоцветник; Са (или К) — чашечка; Со (или С) — венчик; А — андроцей; G — гинецей.

Тип цветка обозначают условными значками: О — обоеполый; О — пестичный (женский) цветок; С? — тычиночный (мужской) цветок; * или © — актиноморфный; 7i — зигоморфный; /V-асимметричный. Число членов отдельных частей цветка обозначают цифрами справа внизу около соответствующей части (пятилепестный венчик — С5, шестичленный андроцей — А6). Если число членов более 12, то значком ∞ (бесконечность). В случае срастания членов цветка между собой цифру, указывающую на их число, заключают в скобки (сросшийся венчик картофеля — С6). Отсутствие членов в данном круге — 0. Следует иметь в виду, что при гинеее число обозначает не количество пестиков, а число плодолистиков (у лилии G(3) — пестик один, но сросшийся из трех плодолистиков).

Если элементы чашечки, венчика, простого

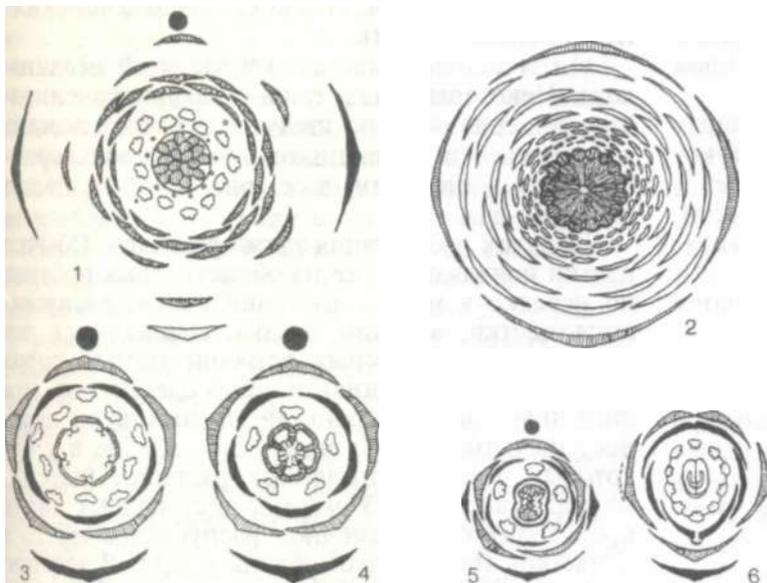


Рис. 260. Диаграммы цветков:
1 — ациклического; 2 — гемциклического; 3–6 — циклических (3 — актин ом орфный голикруговой шпичленный; 4 — аиноморфный четырехкратовой пягичленный; 5 — венчик актиноморфный, но весь цветок имеет только одну плоскость симметрии; 6 — зигоморфный)

околоцветника, тычинки расположены несколькими кругами, то цифры, указывающие число элементов в каждом круге, соединяют знаком

Положение завязи обозначают черточкой: если верхняя, то черточкой под числом плодолистиков гинецея, если нижняя, то сверху.

Примеры формул цветка. Тюльпан $*P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$ — актиноморфный цветок тюльпана обоеполюй, простой околоцветник состоит из двух кругов листочков, по 3 в круге, андроцей из двух кругов по 3 и пестик из 3 сросшихся плодолистиков, образующих верхнюю завязь; яблоня — $*K_{(5)}C(5)A_{oo}G_{,}^{\wedge}$; лютик — $*K5C5A00 \infty G^{\wedge}$; одуванчик $*K_{o}C_{(5)}A(5)G_{,}T$; горех $TK(5)C_{,}3-^{\wedge}Ai+(9)^{\wedge}a>$

Однако более наглядное представление о строении цветка дает *диаграмма*, т. е. условное схематическое изображение строения, в котором отражаются число, относительные размеры и взаимное расположение частей цветка на плоскости, перпендикулярной его оси. Члены цветка обозначают строго определенными значками: ось соцветия маленьким кружком вверху; кроющий лист, прицветники, чашелистики — серповидными дугами с килем; лепестки — серповидными дугами без киля; тычинки — почковидными фигурами (поперечный срез пыльника); гинецей — кругами или овалами, похожими на поперечный срез завязи; внутри завязи показывают семязачатки маленькими кружками на соответствующих частях плодолистиков. При срастании членов цветка значки, обозначающие их на диаграмме, соединяются линиями (рис. 260).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В СТРОЕНИИ ЦВЕТКА. ОНТОГЕНЕЗ

Изучение цветков разных растений позволило выявить некоторые закономерности их строения, которые можно сформулировать в виде правил.

Правило кратных отношений утверждает, что в различных кругах цветка имеется одинаковое или кратное число членов. У однодольных — пяти- и четырехчленные. Этому правилу не всегда подчиняется число плодолистиков в гинеце: их обычно меньше, чем членов в других кругах.

Правило чередования кругов состоит в том, что члены каждого круга расположены обычно в промежутках между членами соседних кругов. Часто нарушения этого правила являются кажущимися, так как наблюдается выпадение какого-либо круга (тычинки, лепестки). У первоцветных тычинки противолепестковые, у них не развивается наружный противочашечный круг. Цветки с двумя кругами тычинок называются *диплостемонными*, если тычинки наружного круга чередуются с лепестками, или *обдиплостемонными*, если тычинки противостоят лепесткам (гвоздичные, вересковые, грушанковые).

Элементы цветка закладываются экзогенно в виде выростов на апексе в акропетальной последовательности. В ациклических цветках примитивных групп растений все части цветка развиваются последовательно (большинство многоплодниковых); в циклических элементы каждого круга закладываются одновременно. Позднее может наблюдаться отставание в развитии наружных кругов от внутренних (например, лепестков от тычинок). Общепринято, что чашечка закладывается раньше венчика.

Заложение сростнолистных чашечки и венчика происходит у разных растений по-разному: у одних первоначально формируются отдельные бугорки, а под ними образуется сплошное кольцо, из которого дифференцируется трубка; у других элементы того или иного круга уже при появлении имеют довольно широкое основание и срастаются в виде валика, а дольки или зубчики обособляются позже.

У тычинок дифференциация на нить и пыльник происходит сравнительно поздно, причем формирование нити начинается позже пыльника и ее дальнейшее удлинение осуществляется за

счет интеркалярного роста. Число формирующихся бугорков обычно меньше числа тычинок, в дальнейшем бугорки расщепляются и тычинок оказывается довольно много (у розоцветных).

Свободные плодолистики на ранних этапах онтогенеза похожи на щитовидные листья на коротких черешках. Их более интенсивный рост с нижней стороны ведет к образованию полости, вначале незаметной, поскольку края еще не сростаются. Позднее они начнут срастаться, и в верхней стерильной части завязи обособляются рыльце и столбик.

Размеры сформировавшихся и раскрывшихся цветков варьируют в широких пределах: от 1 мм до 1 м в диаметре. Крупные цветки, в диаметре более 10 см, имеет не более 0,001 % всех растений. Цветки диаметром 1 м и массой 6 кг имеет тропическое растение-паразит раффлезия (*Rafflesia*).

ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Цветение некоторые исследователи определяют как период жизнедеятельности покрытосеменных растений от заложения в почке зачатков цветков до засыхания околоцветника и тычинок (отцветание). Вряд ли это можно считать правильным, так как после заложения цветочных почек многие растения переходят, хотя и не сразу, в состояние покоя, когда прекращаются рост и развитие. Получается парадоксальное явление — растения не вегетируют, но цветут. В практике под «цветением» понимают период от распускания бугорков до засыхания околоцветника и тычинок. Основное назначение цветения — обеспечение опыления и оплодотворения.

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЦВЕТЕНИИ

Период цветения различен: от 20—25 мин (некоторые кувшинковые) до 70—80 суток (некоторые орхидные). Необходимо различать цветение всего растения и цветение цветка: у хлопчатника отдельный цветок цветет не более 1 дня, а само растение в результате появления новых цветков — в течение нескольких месяцев. У какао цветение происходит непрерывно, в благоприятных условиях постоянно цветет и лимон.

Наступление первого цветения у многолетних растений, особенно у деревьев, зависит от вида и условий внешней среды. Береза зацветает на 10—12-й год жизни, а в условиях Волгоградской области — уже на 2—3-й год; персик — на 3—5-й, липа — на 20—25-й, бук — на 60—70-й год. Дуб в лесу цветет на 80—100-м году жизни, а у одиночно стоящих деревьев цветки появляются на 20-м. В течение жизни многие растения цветут многократно и называются *поликарпическими* (греч. *polys* — многий и *karpos* — плод); некоторые многолетники цветут один раз в жизни (зонтичные,

агавы, бамбук), они являются *монокарпическими* (греч. *monos* — один).

Интенсивность цветения у растений неодинакова. Некоторые виды (вишня, абрикос, шиповник, таволга) обильно цветут ежегодно, у многих же деревьев и кустарников наблюдается периодичность в цветении, т. е. они обильно цветут через год-два.

Порядок расцветания также различен. Обычно цветки появляются уже на облиственных побегах, но нередко у многих растений сперва распускаются цветки, а потом листья. Наблюдается *т* прежде всего у лесных ветроопыляемых *т* (осина, ольха, лещина) и объясняется тем, что лишённые листьев кроны не препятствуют переносу пыльцы. Можно видеть это явление и у некоторых насекомоопыляемых растений (персик, миндаль, абрикос). У многих листопадных *т* происходит одновременное распускание *т* и цветков (береза, дуб, яблоня и др.). В *т* суток у одних растений цветки распускаются утром, а после полудня и на ночь закрывают (ленок, шафран), у других они закрыты днем, а раскрываются вечером на всю ночь (душистый табак).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОПЫЛЕНИЯ

Опыление — это процесс переноса пыльцы с пыльников тычинок на рыльце пестика. У растений различают два типа опыления, в зависимости от того, пыльца какого цветка попадает на рыльце пестика:

Самоопыление, или *автогамия* (греч. *autos* — сам и *gamos* — брак), — пыльца с тычинок попадает на рыльце пестика того же цветка.

Перекрестное, или *аллогамия* (греч. *alios* — другой), — пыльца с тычинок одного цветка попадает на пестик другого цветка. Первыми перекрестное опыление открыли Доббе (1750) и Мюллер (1751), однако они не продолжили своих исследований. Наибольший вклад в его изучение внесли Й. Г. Кельрейтер и К. К. Шпренгель. При перекрестном опылении выделяются следующие его виды:

а) *гейтоногамия* (греч. *geiton* — соседний), или соседнее опыление, — пыльца с тычинок одного цветка попадает на рыльце пестика другого цветка в пределах одного соцветия или растения;

б) *ксеногамия* (греч. *xenos* — чужой) — пыльца с тычинок цветка, расположенного на одном растении, попадает на пестик цветка другого растения, но того же вида;

в) *гибридизация* (лат. *hibrida* — помесь) — на рыльце пестика цветка попадает пыльца с цветков другого сорта или вида.

В зависимости от того, какие агенты участвуют в переносе пыльцы при перекрестном опылении (абиотические — ветер, вода и биотические — насекомые и другие животные), различаются следующие способы опыления: анемофилия, или ветроопыление; гидрофилия — опыление водой; энтомофилия — насекомоопыление; орнитофилия — опыление птицами; мирмекофилия — опыление муравьями.

В процессе сопряженной эволюции (коэволюции) растения и агенты-опылители (биотические) приспособились к наилучшему исполнению этого процесса, а растения, опыляемые абиотическими факторами, — к этим факторам.

Самоопыление. Положительно для растений в том плане, что оно в любых условиях обеспечивает образование семян и плодов независимо от наличия опылителей. Самоопыление способствует стабилизации вида, а в селекции очень важно для выведения чистых линий. Часто совершается до распускания цветков: у злаков в то время, когда соцветие находится во влагалище листа; у гороха, фасоли — в бутоне. В это время пыльца других растений в цветок попасть не может (но это не значит, что не произойдет оплодотворение, если другая пыльца попадет на рыльце). Однако есть растения, у которых перекрестное опыление исключено. Многие растения образуют *клеистогамные* (греч. *kleistos* — закрытый) цветки, мелкие, невзрачные, вовсе не раскрывающиеся, в которых возможно только самоопыление (арахис, летние цветки лесных фиалок, кислица, сердечник).

Самоопыление в растительном мире — явление малораспространенное, но среди культурных растений самоопылителей достаточно много: ячмень, пшеница, фасоль, овес, томат, хлопчатник, лен. Отрицательным качеством самоопыления является сужение приспособительных возможностей у потомков к условиям внешней среды, так как мужские и женские гаметы имеют не только одинаковую генетическую программу, но и развиваются в одном цветке в одних условиях. В силу этого культурные самоопыляющиеся растения постепенно вырождаются, а потому в природных условиях некоторый процент самоопыляющихся растений подвергается перекрестному опылению. Новое поколение с более широкими приспособительными возможностями выживает.

Однако самоопыление нельзя считать признаком примитивности. Его распространение среди высокоразвитых семейств (сложноцветные, а кроме того, представители 62 семейств имеют клеистогамные цветки) говорит о жизненности этого явления. И тем не менее в процессе эволюции у растений сформировались приспособления, исключющие самоопыление.

1. *Самостерильность (автостерильность)* — неспособность пыльцы прорасти на рыльце пестика собственного цветка (рожь, рис, кукуруза, капуста и др.), а у плодовых — даже пыльцы того же сорта. Поэтому в садах должны быть представлены различные сорта-опылители, иначе сорт будет самобесплоден.

2. *Дихогамия* (греч. *dicha* — отдельно, врозь) — одновременное созревание в цветке пыльников и рылец. Более раннее вскрывание пыльников, когда рыльце еще не созрело, называется *протерандрией* (греч. *pro tews* — более ранний, первый и *andros* — мужской), а более раннее созревание рылец — *протерогинией* (греч. *prteros* и *gune* — женщина). Протерандрия распространена значительно шире и имеет место у гвоздичных, гераниевых, мальвовых, сложноцветных, многих лилейных; протерогиния — у многих крестоцветных, розовых, осоковых.

3. *Гетеростилия (разностолбчатость)* — наличие у растений одного и того же вида двух или трех форм цветков, различающихся по длине столбиков и размещению тычинок (известна у представителей 24 семейств), исключающих попадание своей пыльцы на рыльце пестика (у примулы, дербенника).

4. *Раздельнополость цветков*. Хотя некоторые авторы рассматривают опыление в пределах одного растения с раздельнополыми цветками частным случаем самоопыления, однако оно таковым в полном смысле слова не является хотя бы потому, что цветки могут оказаться в разных условиях освещения, водоснабжения и т. д.

5. *Двудомность* растений, при котором самоопыление исключено.

Перекрестное опыление. В биологическом отношении более предпочтительно, так как приводит к новым комбинациям признаков у дочернего организма, вследствие чего он имеет более широкий диапазон приспособительных признаков. Однако оно в значительной степени зависит от наличия агентов (при опылении животными) или от благоприятных условий среды. Всем известно, что обильно цветущие сады не плодоносят, если во время цветения идут продолжительные дожди. В силу большей ценности перекрестное опыление получило и более широкое распространение. Все особенности растений, препятствующие самоопылению, способствуют перекрестному: самостерильность, гетеростилия, дихогамия, раздельнополость и раздельнодомность.

Как уже отмечалось, в процессе эволюции произошла довольно узкая специализация отдельных агентов, участвующих в опылении, что и учтено при названии способов опыления.

Энтомофилия (греч. *entomon* — насекомое и *φιλῶ* — люблю). Широко распространена в природе: около 80% растений опыляются насекомыми. У этих растений сформировались приспособления для привлечения насекомых. Наиболее существенные из них следующие.

1. Большое количество пыльцы, которая служит пищей для насекомых. Ради пыльцы насекомые посещают около 10% растений (ветреницы, шиповники, маки). Пыльца содержит до 30% белка, поэтому насекомые питаются сами и делают запас для питания личинок (пчелы, шмели). Пыльцевые зерна снабжены различными шипами, выростами, бугорками, иногда их поверхность клейкая, зерна крупные (магнолия, пион, кувшинки, калужница).

2. Нектар, синтезируемый нектарниками (см. выше). Если учесть, что в нектаре от 3 до 70% глюкозы и тростникового сахара, то понятно его значение в качестве пищи. Расположение нектарников в глубине цветка таково, что возникает необходимость проникновения насекомого во внутрь цветка. «Вымазанное» пыльцой насекомое, перелетая с растения на растение, опыляет их. Выделение нектара в небольшом количестве — явление приспособительное, заставляющее насе-

комых посещать большое число цветков. Нектар и пыльцу, используемые насекомыми в пищу, называют первичными аттрактантами. Но для их «добычи» насекомые пользуются и вторичными аттрактантами: цветом, запахом.

3. Энтомофильные растения имеют у цветков яркоокрашенный венчик или венчикообразный околоцветник. Если цветки мелкие, они собраны в соцветие (сложноцветные, зонтичные, маревые и др.). Цветки, находящиеся на периферии соцветия у сложноцветных (маргаритки, ромашки, васильки), у калины бывают крупнее центральных, обычно пестики и тычинки у них редуцированы или отсутствуют (цветки бесплодны). Такие цветки служат только для привлечения насекомых, опыляющих невзрачные срединные цветки. Часто краевые цветки корзинки сложноцветных окрашены иначе и ярче центральных, и такая контрастность становится еще заметнее. Иногда в иной цвет окрашены не только цветки, но и верхушечные листья в соцветиях (иван-да-марья) и даже оси соцветий (бегонии). Яркую окраску соцветий бессмертников, кошачьей лапки придают листочки обертки. У анютиных глазок, орхидей лепестки одного цветка окрашены в несколько цветов, часто они содержат крупные пятна.

4. Запах насекомые различают лучше, чем цвет, причем на значительных расстояниях, и он служит им ориентиром. Запахи обусловлены наличием различных эфирных масел, количество которых иногда столь велико, что представляет практический интерес для человека. Таксономическим группам или даже отдельным видам свойствен специфический состав эфирных масел, в связи с чем существует тесная связь определенных видов растений и насекомых. Многие растения имеют неприятные запахи, напоминающие запахи тухлой рыбы, разлагающегося мяса, навоза и другие, что присуще тропическим растениям. Такие растения посещают обычно жуки, мухи,

питающиеся падалью. Источником неприятного запаха является индол. Некоторые растения (бузина) издают неприятные запахи, связанные с амиачными соединениями. Пчелы неохотно посещают такие растения. Ароматные запахи фиалок, ландыша, резеды, белой акации обусловлены наличием бензола, а у липы, роз, винограда — соединений парафинового ряда. Терпеновые соединения имеют цитрусовые, Melissa. Эти последние группы растений наиболее охотно посещают насекомые.

Опыление насекомыми нередко выражается сложнейшей зависимостью между ними и растениями, и эта связь становится столь тесной, что растение оказывается в полной зависимости от своего опылителя. Они не в состоянии расширять ареал за счет территорий, где отсутствует опылитель. Примером такой зависимости являются шалфей и шмели, которые, проникая в цветок, толкают тычиночный рычаг, и тогда пыльник, как на колодезном журавле, опускается на стинку шмеля и вымазывает его пыльцой. Перелетая с цветка на цветок, шмели переносят пыльцу. У инжира (рис. 261) соцветие имеет вид грушевидного тела, на расширенной части которого в центре есть узкий канал, стенки его выстланы мужскими цветками, а полость тела — женскими. Женские цветки у одних растений имеют короткие столбики (галловые цветки), у других — длинные столбики. Опыление производит осорохотворка. Попадая в соцветие с короткостолбиковыми цветками, она откладывает в полость завязи яйца. Перелетая на соцветие с длинностолбиковыми цветками, оса, ползая по ним, не может отложить яйца, так как из-за большой длины столбика ее яйцеклад не достигает завязи, но успевает опылить их. В галловых цветках выводятся личинки и поедают семяпочки. Все самки окрыляются, здесь же происходит спаривание с самцами, появившимися несколько ранее. Сам-

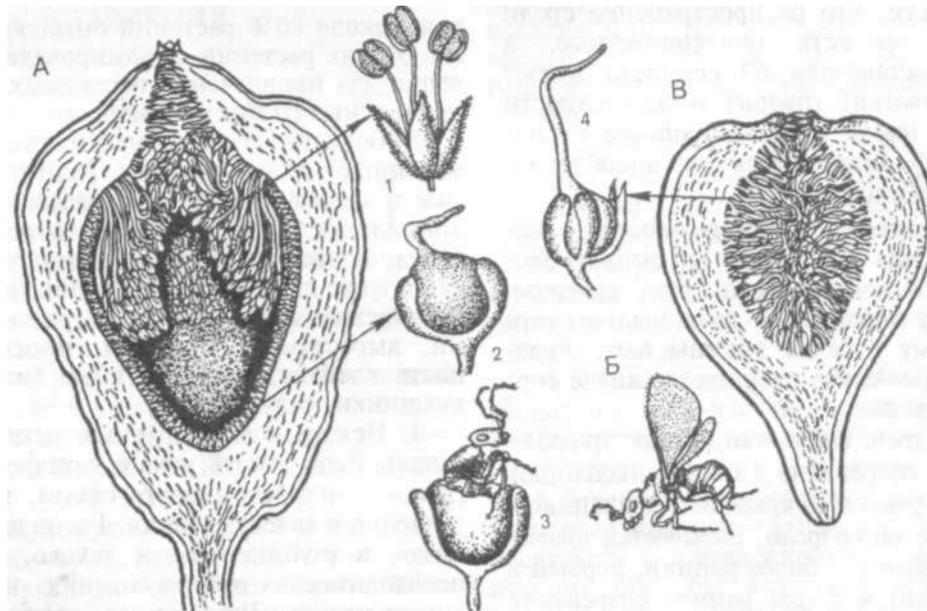


Рис. 261. Опыление у инжира (*Reus carica*):
 А — соцветие каприфига с раздельнополюми цветками: пестичные — короткостолбиковые; Б — оса благафага;
 В — соцветие фиго с длинностолбиковыми цветками: 1 — тычиночный цветок; 2 — пестичный короткостолбиковый цветок; 3 — он же с выходящей из него осой; 4 — пестичный длинностолбиковый цветок

ки выходят из соцветий и разлетаются в поисках галловых цветков, а бескрылые самцы после выхода из соцветия погибают.

Менее распространены другие способы зоофилии:

а) *мирмекофилия* (греч. *myrmex* — муравей и *филия*) — опыление муравьями, которые используют растительные выделения в качестве пищи или устраивают гнезда в органах растения. В тропиках, например, муравьи поселяются в полых стволах *Sesquioria adenopus*, в полых междоузлиях *Clerodendrum myrmecophilum*, полых колючках акаций, в полостях клубневидных стеблей некоторых эпифитов (*Mutecodia echinata*). Часто муравьи не только опыляют растения (переползая с цветка на цветок в поисках пищи), но и защищают его от насекомых (обычно листогрызущих);

б) *кантарофилия* (греч. *kantharos* — жук) — опыление жуками, впервые отмеченное Дилсом в 1916 г. Это явление широко распространено в тропической зоне. У жуков, как правило, грызущий ротовой аппарат и некоторые его части хорошо адаптировались к пережевыванию пыльцы. Узкой специализации, за исключением навозников, нет. Жуками опыляются некоторые зонтичные, калина, виктория (*Victoria amazonica*);

в) *миофилия* — опыление двукрылыми (жужжали, слепни и др.). Только мухи опыляют плоск. Цветки таких растений неглубокие, обычно светлые, но не яркие. Растения часто имеют ловушки (кирказон);

г) *хироптерофилия* — опыление растений летучими мышами. Эти растения распускают цветки обычно ночью, выделяют нектар, неприятный запах; цветки крупные, имеют большое количество пыльцы. Соцветия хорошо выделяются из кроны;

д) *орнитофилия* (от греч. *ornis*, род. п. *ornithos* — птица) — опыление птицами, характерно для тропиков. Орнитофильные растения цветут днем. Цветки яркие, контрастные, зигоморфные, запаха не имеют, выделяют много нектара, тычиночные нити твердые. Опыление производят колибри, нектарницы, гавайские цветочницы, медоеды, мелкие попугаи.

Анемофилия (греч. *anemos* — ветер) — ветроопыление, которое присуще 10 % покрытосеменных и всем голосеменным. К этим растениям относятся злаки, осоковые, большинство пальм, древесных растений (березовые, ивовые, ильмовые, буковые, шелковица, платан и т. д.). Морфологические особенности анемофильных растений: мелкие невзрачные цветки с простым чашечковидным венчиком; сухая пыльца, легкая и мелкая, иногда с воздушными мешками и образующаяся в огромных количествах (в одной сережке лещины 4 млн пылинки, в мужской метелке кукурузы — около 50 млн). У рогоза пыльцы так много, что в Индии ее используют для приготовления хлеба и печенья, а из пыльцы кукурузы индейцы Мексики готовят суп. Во время цветения растений в воздухе так много пыльцы, что это вызывает заболевание носоглотки, тяжелые воспалительные процессы (сенная лихорадка),

аллергию. Для обеспечения лучшего опыления у крапивы тычиночные нити закручены в бутоны и при раскрытии с силой раскручиваются и разбрасывают пыльцу. У злаков, подорожника, конопли пыльники сидят на длинных нитях и раскачиваются ветром. У березы, орехов, лещины, дуба мужские сережки повислые и также легко раскачиваются ветром. Цветение у них происходит ранней весной до распускания листьев или одновременно с листораспусканием. Рыльца пестиков или клейкие, или волосистые. Анемофильные растения обычно имеют раздельнополые соцветия, пыльца переносится на расстояние до 60–70 км.

Распространение анемофильных растений по земному шару неравномерно: число их возрастает в полярных районах и в регионах, где в сообществах господствуют злаки (степи, саванны), до 20 % и уменьшается в тропиках.

Гидрофилия (греч. *hydro* — вода) — приспособленность цветков некоторых водных растений к опылению с помощью воды. Этот способ — наиболее древний по происхождению. Нельзя считать, что все растущие в воде растения гидрофильны. Прежде всего много мелких самоопыляющихся растений могут цвести будучи погруженными в воду. В клейстогамных цветках, как известно, опыление происходит внутри цветка. В то же время все рдесты, колосовидные соцветия которых приподнимаются над водой, ветроопыляемы, а водяная лобелия энтомофильна. Опыление водой осуществляется у растений, цветки которых целиком погружены в воду (роголистники, наяда и др.). У них в пыльниках отсутствует эндотей, пыльца лишена экины, предохраняющей содержимое от высыхания. Пыльники часто нитевидной формы, червеобразные, что повышает возможность парения в воде и облегчает опыление. Если женские цветки располагаются ниже мужских, то пыльца тяжелее воды и при медленном опускании попадает на рыльце пестика.

Гидрофилия наблюдается и у растений, цветки которых расположены выше поверхности воды (водяная чума — элодея, водяная звездочка и т. д.).

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ

Оплодотворение осуществляется в результате слияния женской и мужской половых гамет. Однако после опыления, когда пыльцевое зерно находится на рыльце пестика, гаметы разобщены пространственно и иногда довольно значительно (у кукурузы столбик пестика может достигать в длину 20 см и более). Поэтому в процессе оплодотворения у покрытосеменных можно выделить два этапа: а) прорастание пыльцевого зерна и развитие пыльцевой трубки и б) собственно оплодотворение.

Прорастание пыльцевого зерна и развитие пыльцевой трубки. Прорастание пыльцевого зерна заключается в том, что его содержимое, окруженное интиной, разрывает одну из пор экины и

интина выходит наружу в виде узкой пыльцевой трубки, в которую переходит содержимое обеих клеток зерна. Пыльцевая трубка внедряется в эпидерму рыльца и, проникая между клетками, слагающими столбик, растет по направлению к семязпочке. При этом в столбике обычно перемещается несколько трубок, совершенно необязательно равное числу семязпочек. От индивидуальной скорости роста зависит, гаметы какого пыльцевого зерна будут участвовать в половом процессе.

В процессе роста в самом начале пыльцевой трубки находятся два ядра: генеративное и вегетативное, или ядро и два спермия, которые образовались из генеративного ядра еще в пыльцевом зерне. Их взаимное расположение может быть различным. У хлопчатника ядро вегетативной клетки вообще не попадает в пыльцевую трубку. Все ядра окружены цитоплазмой. Достигнув завязи, пыльцевая трубка проникает в семязчаток чаще всего через микропиле (*порогамия*). Однако возможны и другие варианты: проникновение через халазу (*халазогамия*), при этом пыльцевая трубка от семязножки по тканям завязи проникает к вершине нуцеллуса и направляется в полость между покровами. У некоторых растений имеет место *мезогамия* — проникновение пыльцевой трубки в зародышевый мешок через фуникулус или интегументы. Ученые пытались установить корреляцию между типом прорастания пыльцевой трубки в зародышевый мешок и эволюционным положением таксонов. Однако одни и те же типы проникновения свойственны растениям разных таксонов, поэтому это явление представляет большой интерес не столько в филогенетическом аспекте, сколько в физиологическом.

Независимо от способа проникновения пыльцевой трубки к зародышевому мешку в месте контакта последний растворяется и пыльцевая трубка растет по направлению к яйцеклетке. Оболочка трубки на конце разрывается и два спермия выходят в зародышевый мешок. После этого начинается второй этап — собственно оплодотворение.

Собственно оплодотворение. Вегетативное ядро разрушается еще до проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Из двух спермиев один сливается с яйцеклеткой и две гаплоидные гаметы образуют диплоидную зиготу. Второй спермий сливается с диплоидным вторичным ядром зародышевого мешка и образуется триплоидное ядро (рис. 262).

Описанный процесс универсален для покрытосеменных растений. Его открыл в 1898 г. профессор Московского университета С. Г. Навашин и назвал *двойным оплодотворением*, так как в оплодотворении участвуют два спермия (у голосеменных — один!).

Время между опылением и оплодотворением у разных растений различно: у некоторых видов дуба — 12—14 месяцев; у ольхи и лещины — 3—4 месяца; у орхидей — несколько недель; у большинства растений — не более 1—2 суток. Скорость роста пыльцевой трубки составляет 35—40 мм/ч и увеличивается с повышением температуры.

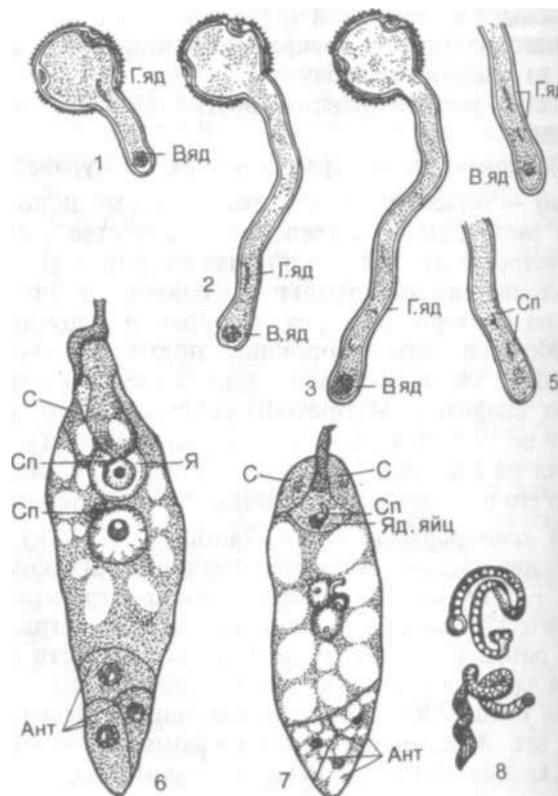


Рис. 262. Оплодотворение у покрытосеменных; 1—5 — рост пыльцевой трубки и формирование спермиев, 6 — двойное оплодотворение у лилии, 7 — двойное оплодотворение у подсолнечника; 8 — спермин у него же; Г.яд — генеративное ядро; В.яд — вегетативное ядро; Сп — спермин; С — синергиды; Я — яйцеклетка; Яд. яйц — ядро яйцеклетки; Ант — антиподы

Для оплодотворения одной семязпочки (семязчатка) нужно одно пыльцевое зерно. Следовательно, для оплодотворения всех семязчатков должно быть пыльцевых зерен как минимум столько, сколько семязчатков. Если на рыльце прорастает большее количество зерен, рост пыльцевых трубок прекращается после того, как произойдет оплодотворение последнего семязчатка. «Лишние» пыльцевые трубочки стимулируют рост остальных, поэтому цветок увядает не после опыления (так как число пыльцевых зерен может быть недостаточным), а только после оплодотворения.

РАЗВИТИЕ ЧАСТЕЙ ЦВЕТКА ПОСЛЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

После оплодотворения в зародышевом мешке начинается деление оплодотворенных ядер и оба процесса происходят фактически одновременно. Деление триплоидного вторичного ядра обеспечивает формирование эндосперма — питательной ткани для зародыша. Эндосперм может формироваться тремя путями.

1. *Нуклеарный (ядерный) путь* наблюдается у однодольных и многих двудольных. Вторичное ядро многократно делится митозом и образуется много ядер, располагающихся вначале в стенном слое зародышевого мешка. Разрастается и сам мешок, заполняется общей цитоплазмой, имеющей вид молочной жидкости (у хлебных

злаков эту стадию и называют молочной спелостью). Ядра продолжают делиться, заполняют центральную полость и после этого начинается формирование клеточных стенок и эндосперма как ткани.

2. *Целлюлярный (клеточный) путь* более совершенный, свойствен спайнолепестным растениям, характеризуется формированием клеточных стенок после каждого деления ядра.

3. *Гелоблиальный (промежуточный) характерен* для многих однодольных и примитивных двудольных: сем. лютиковых, розоцветных и др. Сущность его в том, что после первого деления вторичного ядра зародышевый мешок делится на две неравные части: микропиллярную (большую) и халазальную (меньшую). В этих частях мешка происходит свободное деление ядер, а позднее возникают клеточные стенки. Развивающийся эндосперм может полностью вытеснить нуцеллус, но из нуцеллуса может образоваться еще одна питательная ткань — перисперм, занимающая постенное положение.

Одновременно с формированием эндосперма, как уже отмечалось, происходит и деление яйцеклетки, в результате которого формируется зародыш будущего организма. Однако перед делением зигота проходит период покоя, который различен у разных растений. Затем диплоидная зигота поперечной перегородкой делится на две клетки: *базальную*, обращенную к пыльцевходу, и *терминальную* (нижнюю). Базальная клетка, делясь поперечными, а иногда и продольными перегородками, формирует подвесок, выдвигающий терминальную клетку в полость зародышевого мешка в глубь эндосперма. Терминальная клетка делится на восемь клеток, формируя производное тело, клетки которого интенсивно делятся. Вершина тела становится плоской. У двудольных на двух противоположных сторонах появляются два бугорка, дающих два первых листа — две семядоли. Между ними и подвеском образуется подсемядольное колено и ближе к подвеску — первичный корень. Между семядолями формируется зачаточный стебелек в виде выступа, иногда он разрастается и образует несколько скрученных зачаточных листьев, которые закрывают его и образуют почечку. Варианты формирования зародыша могут быть самыми различными (рис. 263).

У однодольных образуется лишь одна семядоля, а точка роста стебля занимает боковое положение, но на разных этапах точка роста может быть и терминальной.

У многих орхидных, паразитических растений зародыш очень мал и не дифференцирован на зачаточные органы.

Эндосперм служит источником питательных веществ для развивающегося зародыша, а значит, биологическая роль его у голо- и покрытосеменных растений аналогична, но гомологами они не являются. Эндосперм голосеменных — гаметофит, заросток с гаплоидным набором хромосом в клетках, он формируется до оплодотворения. Эндосперм покрытосеменных имеет триплоидный набор хромосом, формируется после оплодотворения.

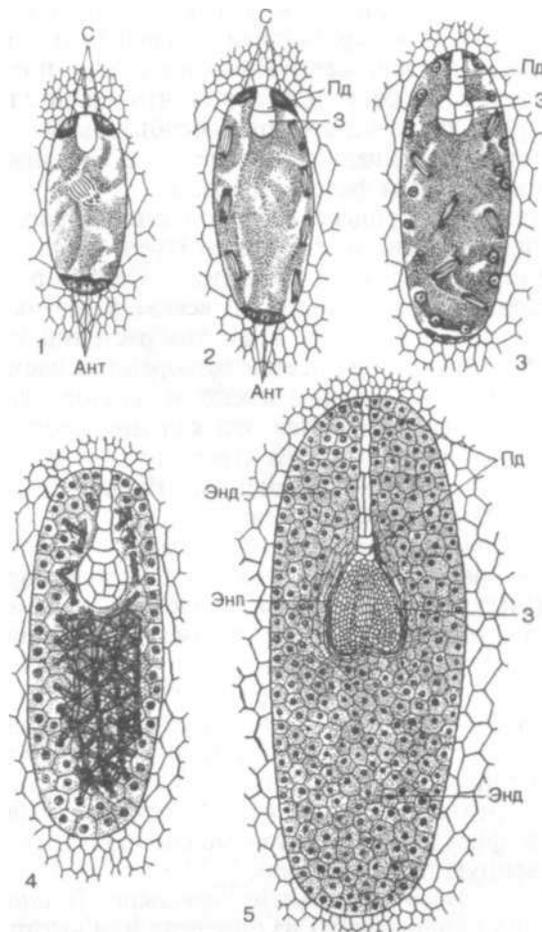


Рис. 263. Развитие зародыша и эндосперма у двудольных (1—5): С — синергиды; IB — подвесок; З — зародыш; Ант — антиподы; Энд — эндосперм; Энп — эндосперм, которым питается зародыш

В процессе формирования из эндосперма возникают особые, часто многочисленные, выросты — *гаустории*, выходящие за пределы зародышевого мешка и врастающие в ткань нуцеллуса, интегументов. Их назначение — способствовать питанию зародыша. В то время, когда происходит бурное развитие одних элементов, другие погибают: разрушаются антиподы и синергиды.

Интегументы грубеют и превращаются в кожуру, а весь семязачаток в целом превращается в семя. Стенки завязи разрастаются и образуют околоплодник, а вся завязь формирует плод. В его образовании могут принимать участие и другие части цветка: чашелистики, тычинки, столбик. Если они не принимают участия в образовании плода, то вместе с лепестками усыхают и отмирают.

ОТКЛОНЕНИЯ ОТ НОРМАЛЬНОГО ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Биологическое значение двойного оплодотворения заключается в том, что развитие эндосперма у покрытосеменных, называемого вторичным, происходит лишь в том случае, если произойдет оплодотворение. Эндосперм как продукт питания для развивающегося зародыша содержит наследственные признаки материнского и отцовского организмов (в отличие от голосеменных, у кото-

рых эндосперм является женским заростком и обладает лишь материнскими признаками). Зародыш, имея наследственную основу матери и отца, укрепляет ее за счет эндосперма, что значительно расширяет диапазон его приспособительных особенностей, повышает устойчивость к болезням и неблагоприятным факторам среды.

Типичный процесс двойного оплодотворения получил название *амфимиксиса* (греч. amphí — с обеих сторон и míxis — смешение). Однако развитие зародыша происходит не всегда в результате слияния половых гамет. У многих растений зародыш формируется из неоплодотворенных элементов зародышевого мешка и даже из клеток нуцеллуса и интегументов. Все эти явления носят общее название *апомиксиса* (греч. арб — частица отрицания, míxis — смешение). Различают следующие формы апомиксиса:

а) *партеногению* (греч. parthenos — девственный) — развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки. При этом яйцеклетка предварительно может претерпеть редукционное деление и быть гаплоидной, но редукционного деления может и не быть и она остается диплоидной. У двудомных растений партеногения связана обычно с отсутствием особей мужского пола, у однодомных — с дегенерацией мужских цветков, отсутствием или абортивностью пыльцы. Действием химических и физических агентов можно получить искусственную партеногению;

б) *апогамия* — развитие зародыша (гаплоидного или диплоидного) из синергид или антипод;

в) *апоспорию* — утеря мегаспорогенеза и развитие зародышевого мешка из вегетативных клеток нуцеллуса или интегумента без редукции и развитие зародыша из диплоидной яйцеклетки без оплодотворения.

Апомиксис широко распространен в растительном мире, особенно у видов молодых в эволюционном отношении семейств.

В тесной связи с апомиксисом находится и *полиэмбриония* (многозародышевость). Впервые ее описал А. Левенгук в 1719 г., когда обнаружил два зародыша в одном семени апельсина. Различают:

1) *истинную полиэмбрионию*, при которой несколько зародышей развиваются в одном зародышевом мешке из одной зиготы в результате неправильного ее деления (у некоторых тюльпанов) или в результате расщепления предзародыша либо его верхушечной клетки;

2) *ложную полиэмбрионию*, при которой зародыш образуется либо в результате развития в семязачатке всех зародышевых мешков (земляника, пиретрум), либо благодаря развитию не одной из 4 мегаспор, как обычно, а нескольких (лилия, манжетка), либо благодаря развитию дополнительных апоспорических зародышевых мешков наряду с нормальными (ястребинки, полынь). Добавочные зародыши могут возникать без оплодотворения из клеток нуцеллуса или интегумента.

Выше отмечалось, что после оплодотворения завязь превращается в плод. Однако у некоторых растений плоды развиваются без оплодотворения. Такое явление называется *партенокарпией*. Разли-

чают партенокарпию *вегетативную*, когда плоды завязываются и развиваются без опыления, и *стимулятивную*, когда для образования плода требуется раздражение рыльца цветка чужеродной пыльцой (пыльца яблони вызывает партенокарпию у груши). Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей. Растения с бессемянными плодами размножаются лишь вегетативно. Партенокарпия характерна для многих культурных растений (виноград, яблоня, груша, томат, мандарин и др.). Такие плоды имеют большое хозяйственное значение. Они сочные, мясистые, с хорошими вкусовыми качествами, большим выходом продукции, что очень важно при переработке.

Покрытосеменные, являясь самой прогрессивной в эволюционном отношении группой растительных организмов, приобрели ряд особенностей, отличающих их от других групп и давших им значительные преимущества. Главные особенности покрытосеменных: 1) образование в результате срастания мегаспорофиллов пестика, из которого после оплодотворения образуется плод; 2) дальнейшая редукция гаметофитов, особенно женского, и отсутствие архегониев; 3) двойное оплодотворение; 4) образование вторичного триплоидного эндосперма, развивающегося после оплодотворения; 5) наличие околоплодника.

Подводя итоги анализа циклов развития и размножения растений, следует отметить, что в процессе развития растений происходит чередование поколений, гаметофит закономерно сменяется спорофитом, который затем вновь сменяется гаметофитом. Чередование может быть изоморфным или гетероморфным. Для наземных растений характерна гетероморфная смена поколений. Оба поколения развиваются либо независимо, как самостоятельные особи, либо одно поколение поселяется на другом. В процессе эволюции изменилось соотношение гаметофита и спорофита в жизненном цикле. У высших растений, за исключением мхов, преобладает спорофит и наблюдается постепенная редукция гаметофита (рис. 264).

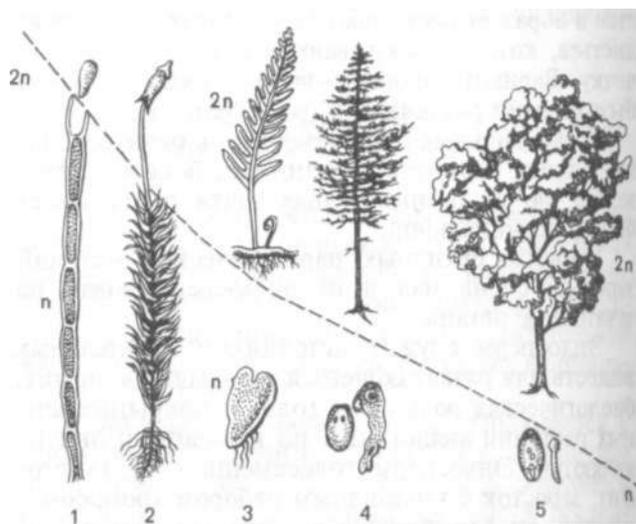


Рис. 264. Направление эволюционных изменений спорофита и гаметофита: 1 — водоросль; 2 — мхи; 3 — папоротники; 4 — голосеменные; 5 — покрытосеменные

Чередование поколений связано со сменой ядерных фаз — гаплоидной и диплоидной. Смена происходит в результате мейоза, осуществляющегося в процессе спорогенеза.

СОЦВЕТИЯ

Немногие растения имеют одиночно расположенные цветки, которые могут размещаться или на концах побегов (маки, тюльпаны, магнолия, пион, вороний глаз), или на стволах и ветвях (церцис европейский — *Cercis europaea*, гледичия каспийская — *Gleditsia caspia*, волчегородник обыкновенный). У большинства же растений цветки собраны по нескольку или помногу вблизи друг от друга.

Система видоизмененных побегов, несущих цветки, называется *соцветием*.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Как правило, соцветие отграничено от вегетативной части растения. Образование соцветий имеет огромный биологический смысл. Во-первых, в соцветиях повышается гарантия опыления, так как маленькие цветки, образуя группы, становятся более заметными для насекомых, сокращается время перемещения насекомого от цветка к цветку, увеличивается период цветения, а значит, и опыления. Во-вторых, повышается гарантия сохранения завязи от повреждения насекомыми и гибели цветков от неблагоприятных факторов (при одновременном распускании не все цветки гибнут от пониженных температур при возврате холодов).

При формировании соцветий происходит расчленение апикальной меристемы и образуются зачатки цветков. У многих растений (бузина, сирень, гиацинт и др.) соцветия возникают уже внутри почки, у других это происходит в процессе роста (колокольчики, крестоцветные).

Соцветие имеет главную ось (ось соцветия) и боковые оси, которые в свою очередь могут быть разветвлены по-разному. Конечные их ответвления несут цветки (рис. 265). Оси соцветия, как и стебли вегетативного побега, состоят из узлов и междоузлий. В узлах располагаются листья и *прицветники (брактеи)* — чешуевидные листья верхней формации (ландыш, сирень, вишня).

Раскрывание цветков в различных соцветиях происходит по-разному: сверху вниз (у мордовника); от периферии к центру (у подсолнечника); снизу вверх (у иван-чая узколистного, лабазника обыкновенного); с перерывами (с «перескакиванием», как у коровяка медвежье ухо).

Соцветие может состоять из цветков одного или разного типов: а) тычиночных или пестичных (ивы, березы, лещина, ольха и т. д.); б) обоеполюх (пижма, яблоня, груша, вишня); в) цветков разного типа (василек, подсолнечник, калина).

Цветки в соцветиях могут располагаться по-разному. У рогоза широколистного тычиночные цветки занимают верхнюю часть соцветия, а пес-



Лис. 265. Строение соцветия:
1 — главная ось; 2 — боковая ось; 3 — узлы; 4 — междоузлия; 5 — прицветники; 6 — цветоножки; 7 — цветки

тичные — у основания, или наоборот, как у молочая красивейшего. У двудомных растений соцветия из мужских и женских цветков располагаются на разных особях.

Количество цветков в соцветиях варьирует в широких пределах. В сравнительно небольшом соцветии рогоза (около 20 см длиной) насчитывается до 3000 цветков, а у некоторых пальм — до 600 000, у полыни — от 5 до 20. Широко варьируют соцветия и по размеру: от нескольких миллиметров (клубочки свеклы) до нескольких метров у агав.

Велико практическое значение соцветий в жизни человека. Соцветия многих растений имеют высокую декоративную ценность (кисти робинии ложноакациевой — белой акации, зонтики альбиции ленкоранской (*Albizia julibrissin*), метелки сирени, соцветия яблони, груши, черемухи и многих других растений). Соцветия многих растений входят в состав кормов для скота. Как в свежем, так и в переработанном виде используют в пищу соцветия и человек (соцветия некоторых пальм, цветной капусты). Соцветия многих растений применяют в ликеро-водочном производстве (липа, зверобой), в парфюмерной, фармацевтической промышленности, народной медицине, для получения эфирных масел, красящих средств.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ СОЦВЕТИЙ

Морфологический анализ соцветий проводят по ряду признаков. Важнейшими из них являются четыре, которые сочетаются друг с другом в самых различных вариантах (рис. 266).

1. Наличие и характер листьев, в зависимости от которых различают соцветия:

а) *фрондозные* — на осях соцветия есть обычные ассимилирующие листья (вербейник монетчатый, купена гладкая);

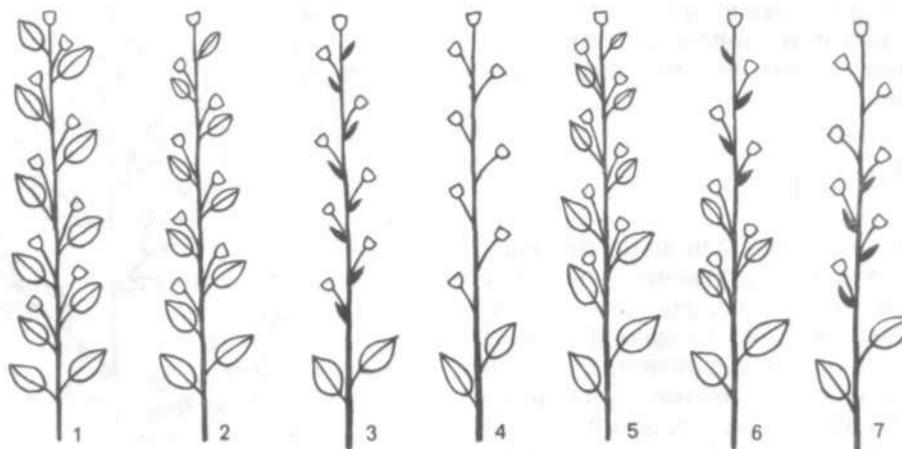


Рис. 266. Типы соцветий в зависимости от облиственности: 1 — фрондозное; 2 — фрондулезное; 3 — брактеозное; 4 — эбрактеозное; 5 — фрондо-фрондулезное; 6 — фрондулезно-брактеозное; 7 — брактеозно-эбрактеозное

б) *фрондулезные*, если соцветия несут зеленые верхушечные листья меньших размеров, чем листья вегетативных побегов (сирень обыкновенная, колокольчики);

в) *брактеозные*, если верхушечные листья в области соцветия сильно видоизменены, их называют брактями или прицветниками (вербейник густоцветковый, бегония борщевиколистная, ландыш);

г) *эбрактеозные (голые)*, если соцветия лишены брактей вследствие их редукции (пролеска сибирская, манго индийское).

Между этими типами соцветия отмечается целый ряд переходных.

2. Деятельность апикальной меристемы, которая определяет соцветия:

а) *открытые бокобочные* (неограниченные, неопределенные) — апикальная меристема не формирует цветки, главная ось обладает неограниченным ростом. Цветки возникают на боковых осях (ландыш майский, рябчик майский, крестовые). Цветки обычно распускаются снизу вверх;

б) *закрытые верхушечные* (ограниченные, определенные) — апикальная меристема расходится на формирование верхушечного цветка (чистотел большой, смородина альпийская, барбарис обыкновенный).

3. Разветвленность главной оси (степень ветвления). По этому признаку выделяют соцветия:

а) *простые*, если пазушные меристемы полностью расходуются на формирование боковых цветков с цветоножками (робиния, черемуха);

б) *сложные*, когда в результате деятельности пазушных меристем образуется сложная система разветвления (злаки, зонтичные).

4. Способ нарастания осей, или формирование системы побегов, определяет следующие типы соцветий:

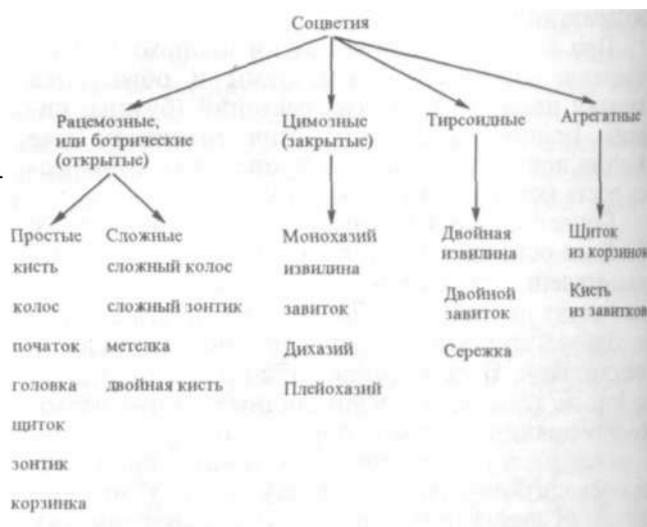
а) *моноподиальные, рацемозные, или ботрические*, — ось формируется за счет деятельности одной апикальной меристемы (иван-чай). Они могут быть открытыми и закрытыми;

б) *симподиальные, или цимозные*, — они нарастают симподиально, как результат последовательно сменяющихся апикальных меристем (незабудка, картофель). Эти соцветия закрытые.

Отмеченные признаки соцветий в большинстве случаев не зависят друг от друга и могут встречаться в разных сочетаниях, но могут быть и взаимосвязаны. Например, цимозные соцветия обычно сложные, моноподиальные — простые, но есть и сложные.

КЛАССИФИКАЦИЯ СОЦВЕТИЙ

Многообразие признаков, положенных в основу морфологического описания соцветий, и отсутствие единого взгляда на происхождение соцветий определили и отсутствие единой классификации. Поэтому рассмотрим один из вариантов морфологической описательной классификации.



Простые рацемозные (ботрические) соцветия. Обычно моноподиальные, все цветки расположены на моноподиальной оси (рис. 267).

Кисть: на удлиненной главной оси (ось первого порядка) на цветоножках расположены отдельные цветки. Цветоножки постепенно удлиняются книзу (черемуха, робиния, ландыш, льнянка).

Колос: на удлиненной главной оси располагаются сидячие цветки, лишенные цветоножек (подорожники, многие орхидеи, мужские соцветия осок).

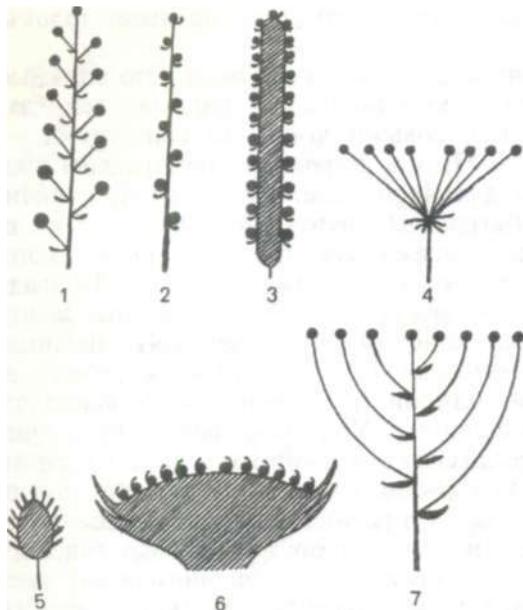


Рис. 267. Простые ботрические соцветия:
1 — кисть; 2 — колос; 3 — початок; 4 — зонтик; 5 — головка; 6 — корзинка; 7 — щиток

Початок: разновидность колоса с толстой мясистой осью (аронник, белокрыльник, кукуруза). Початок обычно снабжен оберточными листьями или крылом (чехлом).

Головка: главная ось укорочена и на ее вершине скучены цветки на укороченных цветоножках или без них (клевера, Черноголовка обыкновенная, люцерна).

Щиток: разновидность кисти, у которой нижние цветоножки длиннее верхних и цветки благодаря этому располагаются почти на одной высоте (груша, боярышник, рябина).

Зонтик: главная ось укорочена, цветоножки всех цветков кажутся выходящими из ее вершины и имеют почти одинаковую длину (луки, вишня, сусак зонтичный, первоцвет весенний).

Корзинка: характеризуется расширенной блюдцевидной осью, на которой сидят цветки, часто дифференцированные на краевые и срединные (отдельные соцветия у сложноцветных — одуванчик, цикорий, василек). Снизу и с боков корзинка окружена оберткой, составленной прицветными листьями верховой формации. Строение обертки разнообразно и ее признаки являются диагностическими. Кроме защитных, обертка выполняет и рекламную функцию. У цмина пес-

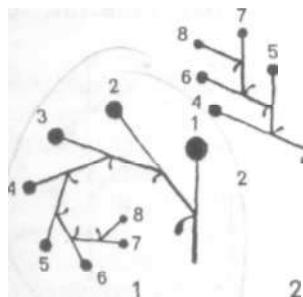
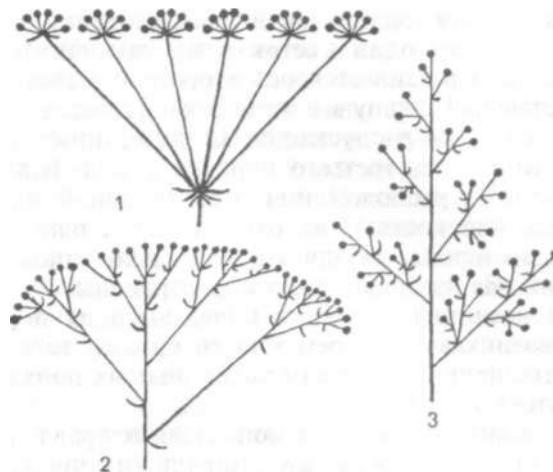


Рис. 269. Схемы некоторых цимозных соцветий:
1, 2 — монохазии (2a — проекция); 3 — дихазий; 4, 4a — плейохазий



Ас. 268. Схемы некоторых сложных соцветий:
1 — сложный зонтик; 2 — щитковидная метелка; 3 — метелка

чаного, лопуха крючковидные выросты листьев обертки цепляются за животных, которые их и распространяют. Часто корзинки имитируют строение отдельных цветков. Многие ботаники называют такие соцветия головкой.

Сложные соцветия. Состоят из главной оси и боковых ответвлений или боковых осей (паракладий), заканчивающихся боковыми соцветиями, которые называют парциальными (рис. 268).

Сложный колос: на главной оси располагаются боковые, несущие сидячие колоски (пшеница, рожь).

Сложный зонтик: от главной оси (ее вершины) отходят боковые, заканчивающиеся простыми зонтиками. Часто у основания лучей первого порядка верхушечные листья образуют обертку, а при основании лучей второго порядка — оберточки (морковь, тмин, укроп).

Метелка: главная ось имеет боковые ветвящиеся оси, заканчивающиеся цветками (овес, рис, сирень, мужское соцветие кукурузы).

Двойная кисть: парциальные соцветия (кисти) сочетаются с облиственным побегом (оси второго порядка), повторяющими ветвление главной оси и называемыми побегом обогащения (вероника широколистная).

Цимозные соцветия. Имеют симподиальное ветвление или ложнодихотомическое. Верхушечный цветок на главной оси у них распускается первым, а порядок распускания цветков — центробежный (рис. 269). Среди них различаются следующие соцветия.

Монохазий (однолучевой верхцветник): главная ось несет один цветок и им заканчивается. Ниже него развивается ось второго порядка, перерастающая главную и тоже заканчивается цветком, который распускается позднее; ниже него развивается ось третьего порядка и т. д. В зависимости от расположения осей (в одной или в разных плоскостях), их отхождения в одну или разные стороны различают несколько типов соцветий. Из них наиболее распространены:

а) извилина — цветки более высоких порядков возникают попеременно то справа, то слева по отношению к цветкам более низших порядков (петуния, незабудка);

б) завиток — все оси монохазия направлены в одну сторону и образуют спираль (парциальные соцветия синяка обыкновенного, медуницы).

Дихазий (двухлучевой верхцветник): под единственным цветком, расположенным на вершине главной оси, развиваются две супротивные, перерастающие ее оси второго порядка. Каждая из этих осей тоже заканчивается цветком; на осях таким же образом развиваются две оси третьего порядка и так далее (у видов сем. гвоздичных).

Плейохазий (многолучевой верхцветник) — ложный завиток: от каждой оси, несущей один верхушечный цветок, выходит более двух, часто сближенных ветвей, перерастающих ось и имеющих такой же порядок распускания цветков и ветвления (картофель, герань комнатная, молочай).

К цимозным соцветиям относят так называемый клубочек (свекла, лебеда и другие маревые), характеризующийся тесным расположением цвет-

ков, вследствие чего соцветие имеет головчатый вид.

Тирсоидные соцветия (тирс). Это сложные соцветия с моноподиально нарастающей главной осью и боковыми частными соцветиями — *щитками*. Тирсы широко распространены и характерны для видов сем. губоцветных, норичниковых, гвоздичных, бурачниковых и др. Тирс имеет хорошо выраженную главную ось и многочисленные боковые частные соцветия. Парциальные соцветия могут быть представлены завитками (каштан конский обыкновенный), двойным завитком (бадан толстолистный, зверобой), двойной извилиной (роджерсия конскокаштанолистная, норичник). У губоцветных частные соцветия в виде дихазиев и двойных извилин с сидячими цветками располагаются на главной моноподиальной оси супротивно, образуя ложные мутовки, находящиеся в пазухах фрондозных (чистец лесной) или брактеозных (Черноголовка) листьев. Тирсоидными соцветиями являются и сережки - опадающие после цветения соцветия с повислой главной осью — береза, ольха, тополь, ореховые (рис. 270).

Составные (агрегатные) соцветия. Такие соцветия выделяют, если главная ось и характер расположения боковых осей осуществляются по определенному типу, не соответствующему характеру ветвления и расположения осей в элементарных (парциальных) соцветиях (рис. 271). Наиболее часто встречаются следующие соцветия этого типа.

Метелка сложных зонтиков: метельчатое соцветие, конечные оси которого располагаются зонтиком (аралия кистевидная, фатсия японская).

Метелка корзинок: метельчато разветвленное соцветие, конечные оси которого заканчиваются корзинками (полынь обыкновенная).

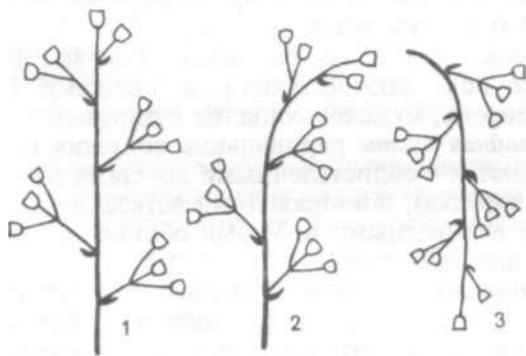
Щиток корзинок: - щитковидно разветвленное соцветие, несущее на конечных осях корзинки (пижма обыкновенная, тысячелистники, ромашка пахучая).

Кисть зонтиков: кистевидное соцветие, оси второго порядка у которого несут зонтики (плющ обыкновенный).

Кисть корзинок: кистевидно разветвленное соцветие, несущее на конечных осях корзинки (череда).

Зонтик двойных головок: соцветие зонтиковидно разветвленное, на конечных осях которого расположены двойные головки (синеголовник полевой).

Отмеченные типы и формы соцветий далеко



A

A°

Рис. 270. Тирс в зависимости от положения в пространстве главной и боковой осей соцветия и их расположения на оси: 1 — прямой; 2 — изогнутый; 3 — свисающий; 4 — однобокий; 5 — очередной; 6 — мутовчатый

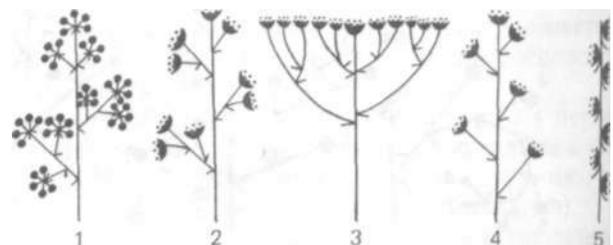


Рис. 271. Агрегатные соцветия: 1 — метелка зонтиков; 2 — метелка корзинок; 3 — щиток корзинок; 4 — кисть корзинок; 5 — колос корзинок

ш

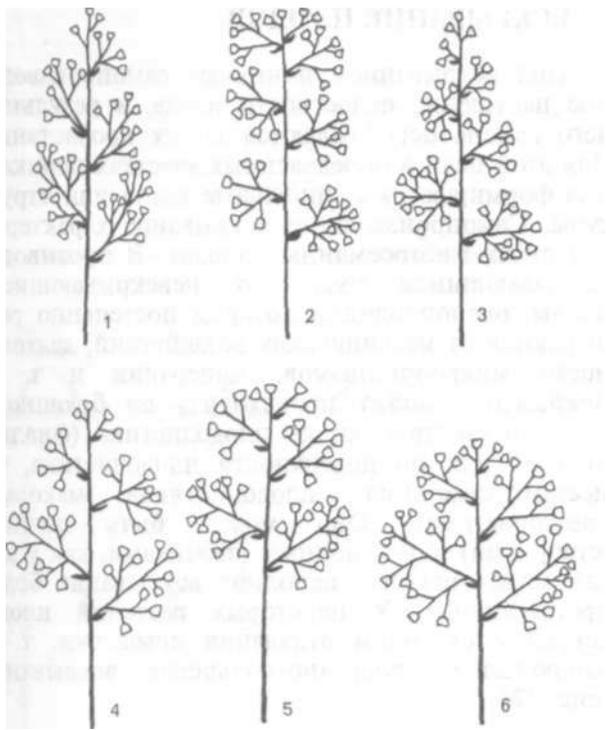


Рис. 272. Форма метелки:
1 — веретеновидная; 2 — цилиндрическая; 3 — пирамидальная; 4 — яйцевидная; 5 — обратояйцевидная; 6 — округлая

не исчерпывают всего их разнообразия. Каждый из типов может быть разделен на более мелкие группы по нескольким признакам. Например, сложное ботрическое соцветие *метелка* может быть:

а) в зависимости от расположения боковых осей на главной оси — спиральная (горец Вейриха); мутовчатая (мятлик обыкновенный); накрест супротивная (сирень обыкновенная);

б) в зависимости от длины междоузлий главной и боковых осей — рыхлая, если все междоузлия длинные (овес, мятлики); густая, если все междоузлия сокращены (гортензия).

По размеру различают длинную (рябинник рябинолистный) и короткую (бирючина обыкновенная) метелку.

По расположению в пространстве метелка может быть прямой, изогнутой, пониклой, свисающей, извилистой, однобокой и т. д. (рис. 272).

Такое многообразие признаков, по которым можно различать соцветия, и не позволяет составить единую классификацию.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОЦВЕТИЙ

Морфологическая эволюция соцветий до сих пор является нерешенной проблемой. В настоящее время существуют две точки зрения на происхождение соцветий:

1) соцветие возникло из группы одиночных терминальных цветков путем укорочения цветоносных побегов;

2) соцветие сформировалось путем возникновения цветоносных побегов под верхушечным цветком.

В связи с этим важно решить вопрос: что было первичным — одиночный верхушечный цветок или соцветие? Некоторые ботаники (Х. Галлир, Дж. Паркин, В. Циммерман, А. Л. Тахтаджян) считают первичным терминальный цветок, под которым на цветоносной оси возникают боковые цветки, образуя соцветие. Исследования последних лет показали, что в сем. анноновых, дегенеривых, эвкоммиевых и других цветки, рассматриваемые как исходные, оказались конечными членами редуцированных рядов. Анатомо-морфологические исследования цветков некоторых древних семейств позволили установить, что цветки их представителей несут несомненные следы редукации, а их соцветия первоначально были сложными. Это дало основание другим ботаникам считать одиночный цветок вторичным. (И. Бейли, Ш. Наст).

По мнению В. Тролля (1964, 1969), структурно более сложные соцветия имеют место у древесных растений, а более простые — у травянистых (напомним, что эволюция жизненных форм происходила от древесных форм к травянистым).

ПЛОДЫ

Плод — орган, характерный для покрытосеменных растений. Относительно вегетативных органов — это новообразование (у других групп растений плодов нет), но быстрая экологическая эволюция позволила плодам достичь огромного разнообразия.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Основная функция плодов — формирование, защита и обеспечение распространения семян. Морфологической основой плода является завязь, которая в результате изменений, происходящих в ней после оплодотворения, превращается в плод. Однако у многих растений, особенно с нижней завязью, в образовании плодов участвуют и другие части цветка (цветоложе, цветоножка). В отличие от настоящих (истинных) плодов, образованных только из завязи, плоды, в образовании которых принимают участие и другие части цветка, называют *ложными*. Если в цветке несколько завязей, то плод называют *сборным*. Правомочность употребления терминов «ложный» плод и «сборные» плоды оспаривается (Н. Н. Каден, 1947). У одних растений (лютиковые, бобовые) зрелые плоды отличаются от гинецея только размерами. Однако часто первоначальные структуры подвергаются глубоким изменениям, хотя и сохраняются признаки тех частей цветка, из которых образовался плод. Дать краткое и полное определение плода очень трудно. Его определяют как орган размножения цветковых растений, развивающийся вследствие оплодотворения (или апомиксиса) из цветка и заключающий семена. Есть и более краткое определение: «Плод — это зрелый цветок» (А. Имс, 1964), с которым, однако, трудно согласиться.

Все многообразие плодов определяет в основном признаки трех групп: строение околоплодника, способ вскрывания, особенности распространения.

СТРОЕНИЕ ПЛОДА

Плод состоит из, околоплодника и семян. *Околоплодник*, или *перикарпий* (греч. peri — вокруг и karpos — плод), представляет собой разросшуюся и сильно видоизмененную стенку завязи, включая и ткани прирастающих к ней других частей цветка.

Независимо от строения и консистенции в околоплоднике различают три зоны: *внеплодник*, или *экзокарпий* (греч. exo — вне, снаружи), — тонкая наружная часть, или кожица; *внутриплодник*, или *эндокарпий* (греч. endon — внутри), — внутренняя, пленчатая, кожистая или деревянистая часть и *мезплодник*, или *мезокарпий* (греч. mesos — средний), расположенный между вне- и внутриплодником и более мощно развитый (рис. 273). Названные зоны четко выражены в плодах

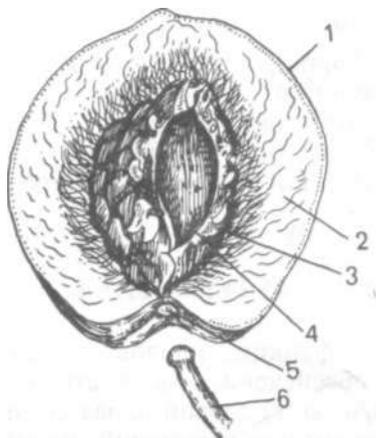


Рис. 273. Строение плода (однокостянки) персика обыкновенного (*Persica vulgaris*): 1—3 — околоплодник, или перикарпий (1 — экзокарпий; 2 — мезокарпий; 3 — эндокарпий); 4 — семя; 5 — след плодоножки; 6 — плодоножка

типа костянки (вишня, слива, абрикос) — тонкий кожистый экзокарпий, мясистый мезокарпий и твердый эндокарпий. У ягоды (крыжовник, виноград) отсутствует эндокарпий.

В сухих плодах у одних растений можно различить слои (у семянки подсолнечника), у других околоплодник гомогенный (плоды лещины).

В процессе созревания в околоплоднике происходят существенные биохимические изменения. У сочных плодов накапливаются сахара, витамины, ароматические вещества, жиры и другие запасные вещества, что делает плоды очень ценными для человека и животных; у сухих происходит отмирание клеток, потеря влаги, склерификация.

И у сухих, и у сочных плодов разрушаются хлоропласты, плоды приобретают яркую окраску в результате накопления антоцианов (вишня, слива), каротиноидов (шиповник, помидор).

ВСКРЫВАНИЕ ПЛОДОВ

Под вскрыванием понимают самопроизвольное нарушение целостности плода, в результате чего семена освобождаются до их прорастания. Для этой цели в определенных участках перикарпия формируются специальные ткани или структуры. Самопроизвольное вскрывание характерно для сухих многосемянных плодов. В противовес вскрывающимся различают не вскрывающиеся плоды, околоплодники которых постепенно разрушаются от механических воздействий, деятельности микроорганизмов, мацерации и т. д. Вскривание может происходить по брюшному шву, по средней жилке плодолистика (фиалка, ивовые) или по поверхности плодолистика, по местам срастания плодолистиков (маковые, крестоцветные). Оно может быть полным (створками) или неполным (зубчиками, как у мака). Считается, что неполное вскрывание более прогрессивное. У некоторых растений плоды вскрываются путем отпадания крышечки, т. е. наблюдается поперечно-кольцевое вскрывание (рис. 274).

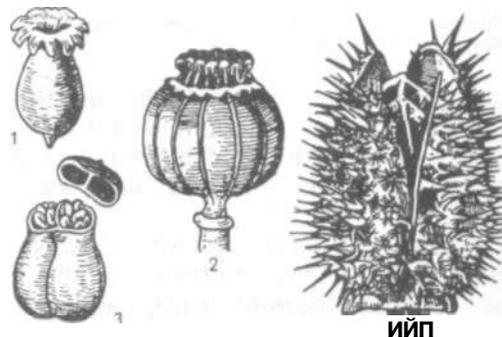


Рис. 274. Способы вскрывания коробочек: 1 — зубчиками (примула); 2 — дырочками (мак); 3 — крышечкой (белен); 4 — створками (дурман)

Помимо вскрывающихся, различают распадающиеся плоды, делящиеся на две группы — дробные и членистые.

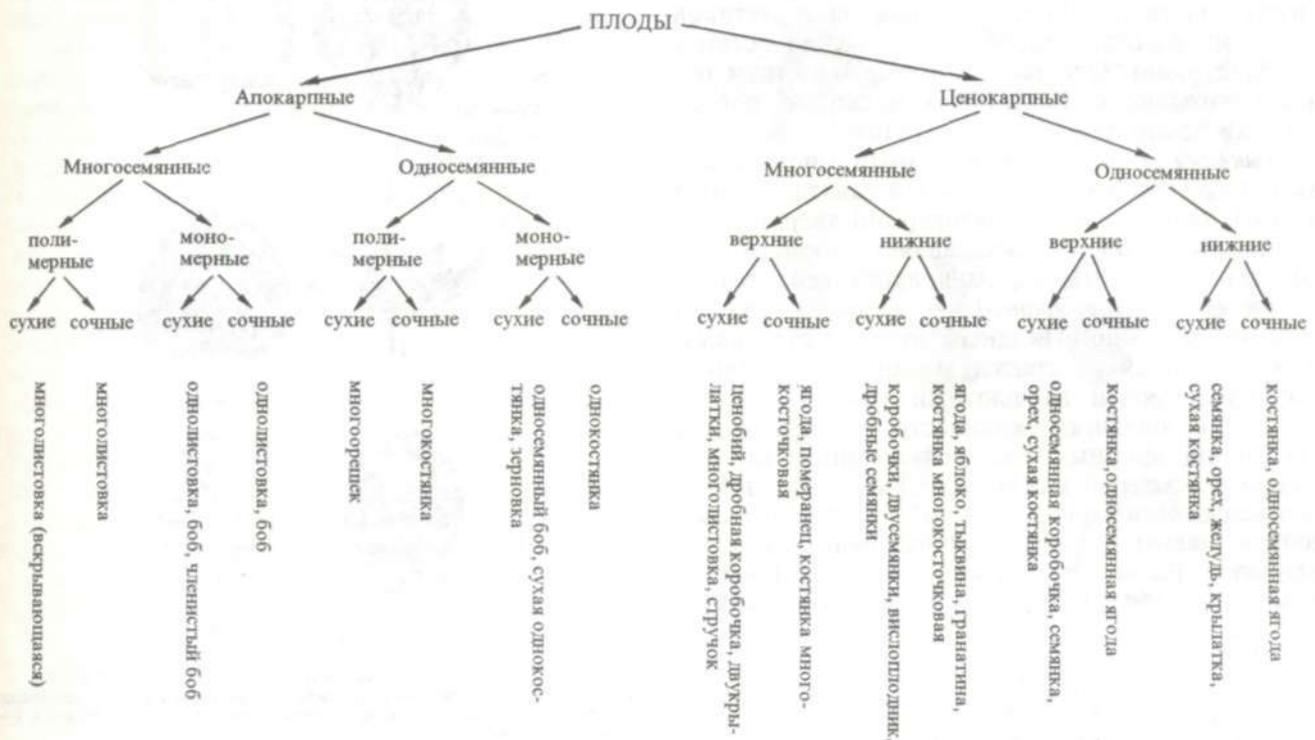
Дробные плоды распадаются продольно, по месту срастания плодолистиков. Образующихся замкнутых односемянных мерикарпий (греч. meros — часть, доля) может быть два (у зонтичных) или больше. Трехорешки молочаев также распадаются, но околоплодник их разрывается и мерикарпий оказывается открытым с брюшной стороны.

Членистые плоды распадаются поперечно в плоскости, перпендикулярной продольной оси плодолистика. Членики же остаются замкнутыми благодаря формированию ложных поперечных перегородок между ними.

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ ПЛОДОВ

Современная морфогенетическая классификация плодов основана на типе гинецея. В соответствии с типом гинецея различают апокарпии и

Схема классификации плодов по Р. Е. Левиной (1987)



ценокарпии (синкарпии, паракарпии и лизикарпии). В каждом из названных типов выделяют более мелкие группы.

Однако по мнению Р. Е. Левиной (1987), трудность разграничения гинеецев не позволяет построить единую морфогенетическую систему плодов.

Поэтому классификация, охватывающая все существующее многообразие плодов, может быть только морфологической. Один из примеров такой классификации — схема, предложенная Р. Е. Левиной.

Однако для определения растений удобнее еще более простая схема, основанная на следующих признаках: консистенции около-

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ВИДОВ ПЛОДОВ

Участие в формировании плода разных частей цветка, неодинаковая степень развития тканей, наличие или отсутствие в них питательных веществ, пигментов, структурные преобразования, происходящие в процессе созревания, адаптации плодов к различным способам распространения и диссеминации, обусловили разнообразие плодов у современных растений. Ниже приведена характеристика наиболее распространенных из них.

Сочные ягодовидные плоды. К сочным плодам относят такие, у которых к моменту созревания в тканях околоплодника накапливается много воды и питательных веществ (белки, жиры, углеводы), органических кислот, витаминов и пр. В силу этого околоплодник используется животными, а также человеком как в свежем виде, так и в переработанном (варенье, джемы, консервирование, соление). Сочный околоплодник способствует распространению семян, так как многие плоды поедаются животными.

Ягода — верхний синкарпный многосемянный плод (виноград, вороний глаз, картофель, помидоры, крыжовник, смородина, черника, брусника, клюква, баклажан). Мезокарпий сочный, эндокарпий отсутствует и семена находятся в сочном мезокарпии, оболочка семян твердая. Специфическим является плод помидора: как и у всех пасленовых, он двугнездный, но у культурных сортов — многогнездный в результате увеличения числа плодолистиков.

Яблоко — синкарпный плод, характерный для подсемейства яблоневых сем. розоцветных (яблоня, груша, айва, рябина). Внутри плода разме-



плодника (сухие и сочные), числе семян (одно- и многосемянные), вскрытии околоплодника (вскрывающиеся и невскрывающиеся).

щаются пять гнезд, пергаментобразные стенки которых являются плодолистиками. Мясистая ткань плода представляет собой разросшиеся нижние части тычинок, лепестков, чашелистиков и цветоложа (на вершине плода видны остатки чашелистиков). Однако некоторые ботаники относят этот плод к апокарпным, поскольку плодолистки не срастаются друг с другом.

Тыква — синкарпный сочный многосемянный плод, образуется из нижней завязи, состоит из трех плодолистиков. Экзокарпий твердый, деревянистый. Мякоть представляет собой разросшиеся плаценты (тыква, дыня, арбуз, кабачки).

Гесперидий (померанец) — верхний сочный синкарпный многогнездный плод цитрусовых. Развивающийся из стенки завязи околоплодник дифференцирован на плотный кожистый экзокарпий с большим количеством шаровидных вместилищ эфирных масел, окрашенный кйротиноидами в желтый или оранжевый цвет, и губчатый белый мезокарпий, богатый пектинами. Съедобная мякоть плодов (пульпа) формируется в результате появления выростов, развивающихся в сочные мешочки, которые заполняют гнезда завязи (рис. 275).

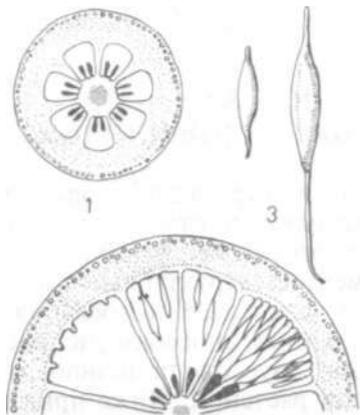


Рис. 275. Плод апельсина — гесперидий (*Citrus sinensis*) на поперечном срезе: 1 — завязь; 2 — схема части зрелого плода в разрезе; 3 — соковые волоски (по W. Troll, 1957)

Костянквидные плоды. Характеризуются четкой дифференциацией околоплодника на три зоны: тонкий экзокарпий, толстый деревянистый эндокарпий (косточка) и сочный, с большим запасом питательных веществ мезокарпий (вишня, слива, абрикос, алыча). Это апокарпные сочные плоды, преимущественно с одним семенем. У некоторых растений (кокосовый орех, миндаль, грецкий орех) мезокарпий не сочный, а плотный или волокнистый (кокосовая пальма). Это так называемые *сухие костянки*. В плодах боярышника, крушины имеются две косточки и более.

Сборная костянка характерна для малины, ежевики, костяники, морошки. Это апокарпный односемянный сочный плод из мелких костянок, располагающихся на общем цветоложе. Строение сборной костянки — типичное для костянок, число их варьирует от 3–6 до нескольких десятков (малина, ежевика). После созревания у мали-

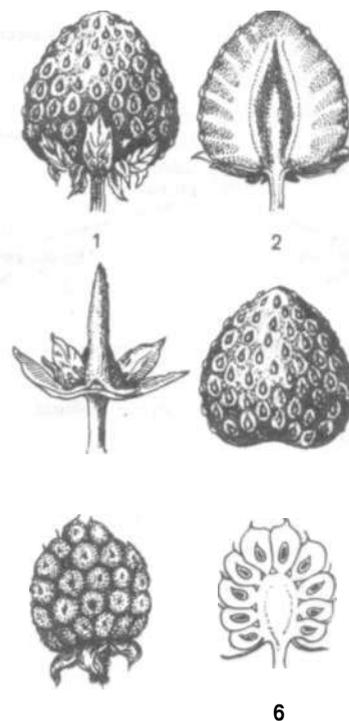


Рис. 276. Сборные плоды земляники (1–4) и малины (5, 6): 1 — в натуральном виде; 2 — разрез через центральную часть; 3 — цветоложе, чашечка и подчашие; 4 — плодики, снятые с цветоложа; 5 — общий вид; 6 — продольный разрез

ны многокостянка легко отделяется от цветоложа, у ежевики же при сборе она отделяется вместе с цветоложем (рис. 276).

Сухие плоды. В отличие от сочных у сухих плодов к моменту созревания околоплодник практически не содержит воды и запасных питательных веществ. Он несъедобен и выполняет защитную функцию. У многих плодов вскрывание сухого околоплодника обеспечивает распространение семян (желтая акация, мак).

Коробочковидные. Это многосемянные плоды, обычно раскрывающиеся (рис. 277).

Листовка — апокарпный сухой одногнездный многосемянный плод, образованный одним плодолистиком и вскрывающийся по брюшному шву (с одной стороны). Встречается у живокости, пиона.

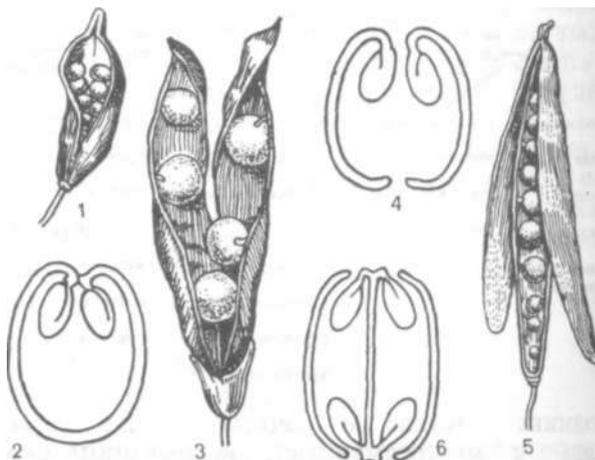


Рис. 277. Вскрывание сухих плодов: 1, 2 — листовка; 3, 4 — боб; 5, 6 — стручок

Многолистовка, или *сборная листовка*, — это несколько несросшихся листовок, образовавшихся из апокарпного гинецея (водосбор обыкновенный, купальница европейская, борец высокий).

Боб — апокарпный сухой одногнездный многосемянный плод, образованный одним плодолистиком. Вскрывается и по брюшному шву, и по средней жилке плодолистика (сем. бобовых). При вскрывании створки плода закручиваются, что обеспечивается наличием и особым расположением механических тканей в мезокарпии и способствует распространению семян. Морфологически бобы очень разнообразны: спирально закрученные (люцерна посевная), пузыревидно вздутые (астргал), членистые (вязель разноцветный), односемянные орешковидные (клевера). Часто это обусловлено приспособлением к распространению: у верблюжьей колючки (виды рода *Alhagi*) бобы распадаются на членики, у люцерны плоды снабжены шипиками и т. д. Вероятно, самый длинный плод у растений также принадлежит бобам (у лианы *Entada* бобы имеют ширину 10—15 см и длину до 1,5 м). В умеренной зоне наиболее длинные плоды у гледичии.

Стручок — паракарпный двугнездный многосемянный сухой плод (у крестоцветных). Внутренняя перегородка, к которой прикрепляются семена, образована не стенками плодолистиков, как у синкарпных плодов, а представляет выросты плацентарных бороздок и называется ложной. Вскрывается по двум швам и превышает ширину более чем в 4 раза. Плоды крестоцветных очень разнообразны. Например, у дикой редьки стручки членистые, т. е. распадаются на отдельные членики. У многих растений плоды, которые имеют длину, менее чем в 4 раза превышающую ширину, называются стручками. У них длина или равна ширине плода или больше (пастушья сумка, ярутка полевая).

Коробочка — синкарпный сухой одно- или многосемянный плод. Очень разнообразна морфологически. К этой группе принято относить все вскрывающиеся сухие плоды, которые невозможно отнести к описанным выше типам (листовка, боб, стручок, стручочек). Имеется у представителей самых разных семейств двудольных и однодольных. Образуется, как правило, из верхней завязи, состоящей из двух или нескольких плодолистиков. Хорошо различаются способом вскрывания: крышечкой (белена, портулак), дырочками (мак, колокольчик, львиный зев), зубцами на верхушке (некоторые гвоздичные, первоцветы, каштан конский, хлопчатник), продольными трещинами от верхнего до нижнего конца (дурман, молочай, фиалки, многие лилейные). Способы вскрывания коробочки генетически predeterminedены и являются систематическими признаками. Механизм вскрывания обусловлен особенностями строения околоплодника.

Ореховидные плоды. Относятся к сухим невскрывающимся односемянным плодам (рис. 278).

Орех — синкарпный плод, односемянный (граб, лещина). Завязь двугнездная, с одним семязачатком в гнезде. В незрелом околоплоднике экзокарпий склерифицирован, а мезокарпии

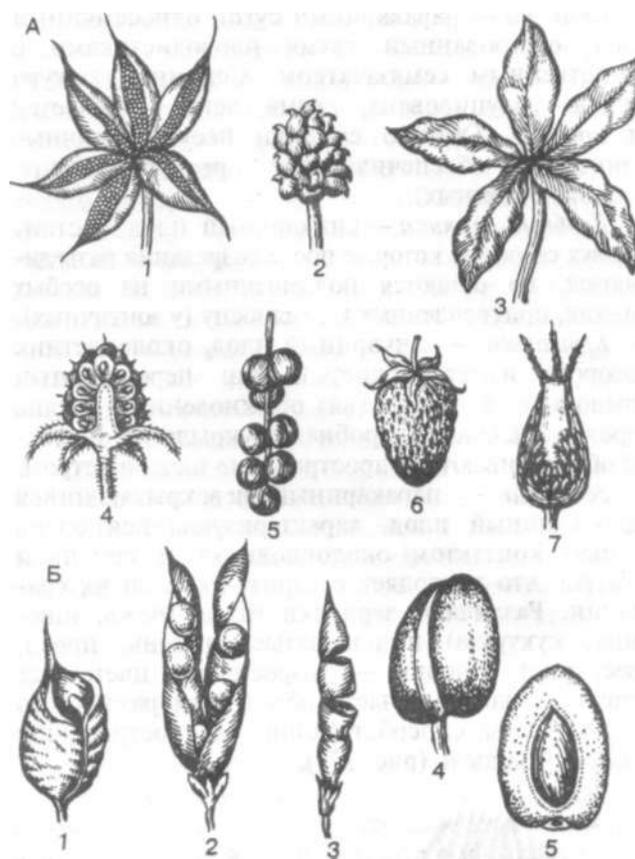


Рис. 278. Типы плодов:

A — сухие и сочные апокарпии: 1, 3 — многолистовка (многие лютиковые); 2 — многоорешек (лютиковые); 4 — многокостянка (малина); 5 — сочная многолистовка (лимонник); 6 — фрага (земляничина); 7 — шшародий (шиповник); *B* — сухие и сочные монокарпии: 1 — однолистовка (живокость); 2 — боб; 3 — членистый боб; 4 — сухая однокостянка (миндаль); 5 — сочная однокостянка

представляет собой губчатую ткань, заполняющую все внутреннее пространство. Со временем она разрушается и пространство заполняется развивающимся семенем.

Желудь — синкарпный односемянный плод, частный случай ореха с кожистым неодревесневающим околоплодником, имеет у основания чашевидную плюску. На первых этапах плюска почти полностью окружает завязь, а в зрелом состоянии плод значительно выступает над краем плюски. Пестик имеет три рыльца, значит плод образован тремя плодолистиками, закладываются два семязачатка, однако развивается лишь один.

Орешек — сухой односемянный синкарпный плод (липа, гречиха посевная), отличается от ореха меньшими размерами.

Сборный орешек (многоорешек) — апокарпные односемянные плоды (лапчатка, лютики, частуха, гравилат). Орешки имеют приспособления к опылению — прицепки. К многоорешкам относят плоды земляники, у которых сильно разрастается цветоложе. Очень близок к плодам земляники и цинородий шиповника, у которого внутри бокаловидного гипантия прикреплены орешки, а длинный столбик высовывается через узкое отверстие гипантия наружу. Очень специфичен тип многоорешка у индийского лотоса (*Nelumbo*), у которого сильно разрастается цветоложе и каждый плодик оказывается погруженным в особое углубление.

Семянка — паракарпный сухой односемянный плод, образованный двумя плодолистиками с единственным семязачатком. Семенная кожура сильно редуцирована, семя легко отделяется от кожуры. Обычно семянки несут различные придатки, обеспечивающие распространение (у сложноцветных).

Дробные семянки — синкарпный плод, состоит из двух семянок, которые после созревания разъединяются, но остаются подвешенными на особых ножках, прикрепленных к семяносу (у зонтичных).

Крылатка — синкарпный плод, околоцветник которого имеет кожистый или перепончатый крыловидный вырост (вяз обыкновенный, ясень, береза). У кленов — дробная двукрылатка. Выросты обеспечивают распространение плодов ветром.

Зерновка — паракарпный невскрывающийся односемянный плод, характеризующийся очень тесным контактом околоплодника и семенной кожуры, что позволяет говорить даже об их срастании. Различают зерновки голые (рожь, пшеница, кукуруза) и пленчатые (ячмень, просо, овес, рис). Пленки — разросшиеся цветочные чешуи, на которых часто образуются различного рода выросты, способствующие распространению плодов — ковыль (рис. 279).

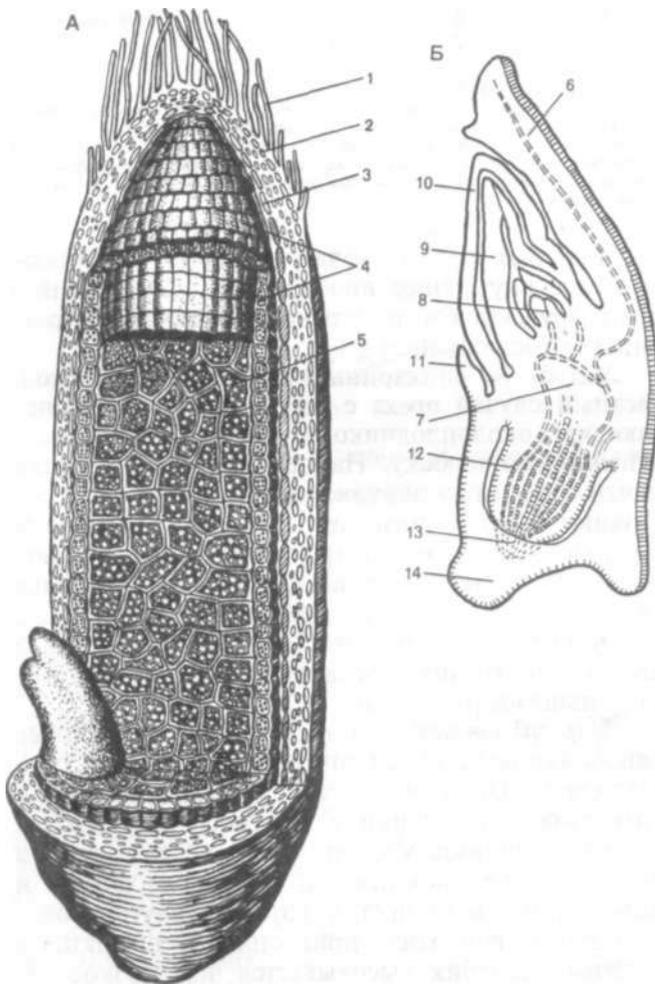


Рис. 279. Продольный разрез зерновки пшеницы (А) и зародыша (Б):

1 — всасывающие волоски; 2 — околоплодник; 3 — кожура семени; 4, 5 — эндосперм (4 — алейроновый слой; 5 — крахмалистая часть); 6 — щиток; 7 — стебелек; 8 — почечка; 9 — листочки; 10 — колеоптиль; 11 — эпибласт; 12 — корешок; 13 — чехлю; 14 — колеориза

Соплодия. Это совокупность зрелых плодов (сухих или сочных) одного соцветия, четко обособленного от вегетативной части побега. Они могут быть менее специализированными, если образовавшиеся из отдельных цветков плоды сидят на обособленных плодоножках (грозди винограда, рябины, кисти черемухи и т. д.), и более специализированными из сухих свободных односемянных плодов, окруженных оберткой (сложноцветные) или сочным вместилищем (инжир). При срастании околоцветников образуются сочное соплодие у шелковицы (рис. 280) или сухие

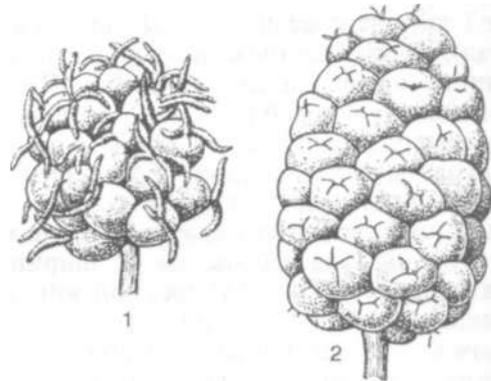


Рис. 280. Соплодия шелковицы: 1 — женское соцветие; 2 — соплодие

клубочки у свеклы. Крупные соплодия ананаса, хлебного дерева (*Artocarpus altilis*), маклюры (*Madura*) образуются в результате срастания плодов с сочной осью и с другими элементами соцветия. У ананаса на верхушке соцветия всегда имеется побег с пучком зеленых листьев.

Таким образом, соплодия — это понятие в широком смысле слова. Иногда рассматривают соплодие как соцветие в фазе плодоношения. Однако это верно, если структура соцветий повторяется в соплодиях (сложноцветные, ежеголовник, платан). При растянутом периоде цветения, опадения и раскрытия плодов соцветие не образуется.

Гетерокарпия и гетероспермия. Разноплодие и разносемянность — генетически обусловленные свойства некоторых видов цветковых растений формировать на одной оси разнотипные генеративные зачатки, что дает возможность растению приспособиться к различным условиям.

Следует различать гетерокарпию и гетероспермию морфологическую и физиологическую. Морфологическая неоднородность объясняется прежде всего наличием приспособлений к распространению, прорастанию. Неоднородными могут быть целые плоды (у сложноцветных, некоторых крестоцветных) или же их части — перикарпий. Гетероспермия встречается даже в пределах одного плода. У некоторых видов торичника в одной коробочке развиваются крылатые и бескрылые семена. У мари белой формируются семена трех типов: крупные — светло-коричневые; более мелкие — черные и самые мелкие — черные блестящие.

Физиологическая неоднородность (у многих бобовых) проявляется наличием на одном расте-

нии ненабухающих и легко набухающих и быстро прорастающих семян.

Разные варианты гетерокарпии и гетероспермии особенно распространены среди маревых, крестоцветных, злаков, зонтичных, преимущественно дикорастущих и сорных видов. Гетерокарпия и гетероспермия не встречаются в примитивных таксонах. Растения, имеющие эти явления, пластичны, способны к дальнейшему видообразованию, обладают более высокой жизнеспособностью в борьбе за существование в изменяющихся условиях среды. Достаточно отметить, что различные семена мари белой прорастают не одновременно, а только группами. Если по какой-то причине не прорастают светло-коричневые семена, то прорастают черные, но остаются в покое самые мелкие семена.

МОРФОГЕНЕЗ ПЛОДОВ

Основная тенденция в эволюции плодов — уменьшение числа плодолистиков и семян. Среди *апикарных плодов* филогенетически наиболее примитивными считают одно- и многосемянные листовки, образованные одним плодолистиком. Они формируются из примитивных цветков с синкарпным гинецеем из нескольких несросшихся плодолистиков и образуют многолистовку. Таковы плоды магнолиевых, лютиковых, некоторых розоцветных (спиреи). Уменьшение плодолистиков до одного привело к появлению одной листовки (живокость). Из листовки мог легко развиться боб, отличающийся от нее вскрыванием по двум швам (брюшному и спинному) и закручиванием створок.

При развитии в листовке вместо нескольких семяпочек одной, дающей одно семя, и утрате необходимости вскрывания листовка превращается в семянку или орешек (лютики, ветреницы, василистники, земляника). Таким же образом из бобов возникли орешковидные плоды клевера.

Из листовки могла развиваться ягода, если в цветке был один пестик с несколькими семяпочками, и околоплодник становился сочным (воронец). При дифференцировке околоплодника на внеплодник, мясистый мезокарпий и деревянистый внутриплодник возникли костянки. Они бывают одиночные (вишня, слива, абрикос) и сборные (малина, ежевика).

Таким образом, апикарный гинецей дал начало плодам самой разнообразной морфологической формы.

Ценокарпный гинецей, возникший из апикарного в результате срастания плодолистиков, дал еще большее многообразие плодов, направление эволюции которых подобно эволюции апикарных плодов.

У некоторых лютиковых (чернушка) плодолистки срастаются в нижней части завязи. Ее плод — сложная листовка — раскрывается по брюшному швам, напоминая коробочку. Полное срастание плодолистиков при сухом околоплоднике и многосемянности дает разные типы коробочек, вскрывающихся разными способами. Ви-

доизменением коробочки стали стручки и стручочки. Вскрывающиеся коробочки с более или менее мясистым околоплодником (бальзамины) и мясистые ягоды (перец) явились переходными формами между коробочками и ягодами. Например, у пасленовых, лилейных одни роды с одинаковым гинецеем имеют плод — коробочку, другие — ягоду. Дифференцировка околоплодника привела к формированию из коробочки многокосточковых костянок (крушина, бузина). Недоразвитие части гнезд и семяпочек ведет к появлению односемянного невскрывающегося плода — ореха, орешка или семянки. Срастание околоплодника с семенем дало начало зерновке.

Краткий анализ возможных путей морфогенеза плодов позволяет говорить о сходных типах плодов в разных филогенетических рядах покрытосеменных, которые, безусловно, являются конвергентными, но генетически весьма разными (семянки лютиков из одного плодолистика с верхней завязью и семянки сложноцветных из двух плодолистиков с нижней завязью).

СЕМЯ

Как уже указывалось, после двойного оплодотворения семязачаток превращается в семя, заключающее внутри себя зародыш и питательные вещества для него. В результате апомиксиса семя развивается без оплодотворения. Таким образом, в онтогенезе семя — это зародышевая стадия растительного организма. В функциональном отношении семя является органом расселения и размножения растений.

Таким образом, семя — единица диссеминации, развивается на материнском растении из семязачатка, содержит зачаточное дочернее растение (зародыш) и специализированную запасную ткань (эндосперм, перисперм и др.), окруженную защитным покровом — семенной кожурой (рис. 281).

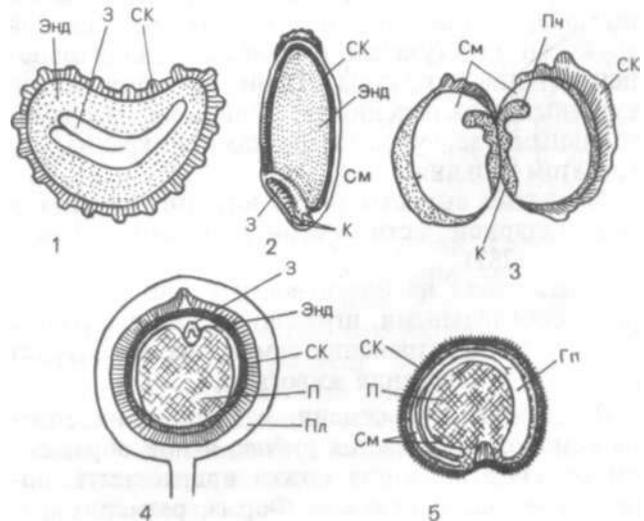


Рис. 281. Семена цветковых растений:

1 — с эндоспермом, окружающим зародыш (мак); 2 — с эндоспермом, лежащим рядом с зародышем (пшеница); 3 — без эндосперма, с питательными веществами в семядолях; 4 — с эндоспермом и периспермом (черный перец); 5 — с периспермом; СК — семенная кожура; П — перисперм; Энд — эндосперм; З — зародыш; См — семядоли; Пч — почечка; Пл — околоплодник; К — корень; Гп — гипокотиль

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯН

Семена цветковых очень разнообразны по величине. Обычно они невелики — до 1 см длиной. Очень мелкие пылеватые, невидимые невооруженным глазом (несколько микрометров в диаметре) семена имеют орхидные. У некоторых пальм они могут достигать в длину 50 см и весить 20–25 кг.

Исключительно разнообразная форма семян: шаровидная (горох), эллипсоидная (фасоль), грушевидная (яблоня), линзовидная (тыквенные) и др. Форма, размер и масса семян могут колебаться у одного и того же вида (гетероспермия) или отличаться постоянством. Семена могут быть голые и в разной степени опушенные.

В широких пределах варьируют у семян характер поверхности (гладкая, бороздчатая, морщинистая, ребристая и др.) и окраска. Число семян в плодах колеблется от одного (вишня, слива) до многих тысяч (мак, орхидные) в зависимости от количества семязачатков в завязи. Если же произошло оплодотворение не всех семязачатков, то из неоплодотворенных семена не образуются, что влияет на форму плода (например, во второй половине лета из-за недостатка опылителей огурцы имеют неправильную форму). Но и при оплодотворении нескольких семязачатков часто развивается лишь один (у лещины из 2–4, а у дуба из 6 развивается одно семя).

Семена многих растений снабжены *присемянником*, или *ариллусом*. Это образование из сочных и мясистых тканей или имеющее вид пленки, бахромы в области микропиле, халазы или рубчика. Пленчатый ариллус может покрывать часть семени или все семя. Часто он ярко окрашен (у бересклета) или может быть белым или бесцветным (молочайные, лилейные). Различают ариллус истинный и ложный. Истинный развивается от семяножки в области рубчика и не срастается в остальной части с семенной кожурой, ложный (*ариллоид*) формируется в результате разрастания наружного интегумента и является видоизменением семенной кожуры. Ткань ариллуса богата различными включениями: жирными маслами, дубильными веществами, белками и крахмалом, оксалатом кальция.

Мясистые выросты наружного интегумента в микропиллярной части семени называют *карункулами* (рис. 282).

Образования на поверхности семян являются приспособительными, играющими важную роль в процессе распространения семян, так как служат средством привлечения животных.

На поверхности семени, в месте прикрепления семяножки, остается *рубчик*, а при обратном семязачатке, когда ножка прирастает к покровам, — еще и *семяшдв*. Форма, размер, окраска и другие особенности семян являются диагностическими. Нередко на семени можно обнаружить маленькую точку пыльцевхода (микропиле).

В процессе развития зародыша, который гете-

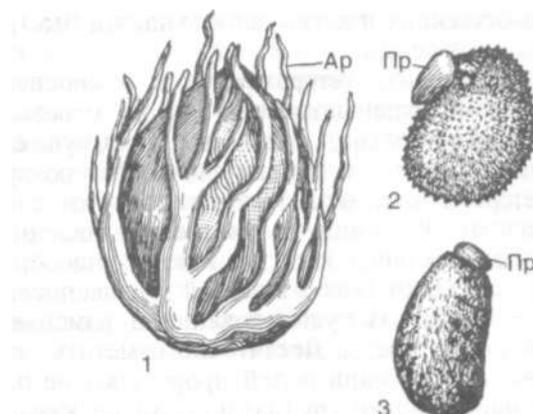


Рис. 282. Ариллус и карункула:

1 — семя мускатного ореха с ариллусом (Ар); 2 — семя хохлатки с присемянником — карункулой (Пр); 3 — семя клевины с присемянником

ротрофен (хотя может быть зеленым), между ним и тканями, содержащими питательные вещества, устанавливаются различные соотношения. В зависимости от приуроченности запасующих тканей к тем или иным частям семени, у цветковых растений выделяют четыре типа семян:

1) семена с сильно развитым эндоспермом, окружающим зародыш (мак, злаки);

2) семена без эндосперма, с питательными веществами, сосредоточенными в семядолях зародыша (бобовые, сложноцветные, тыквенные);

3) семена с эндоспермом и периспермом (нимфейные, перцевые);

4) семена, питательные вещества которых сосредоточены в перисперме, — гвоздичные, маревые (см. рис. 281).

В эволюционном отношении наличие специальной питательной ткани эндосперма или перисперма считается примитивным признаком. В более продвинутых таксонах семена откладывают питательные вещества в семядолях.

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЕМЕНИ

Семенная кожа (теста, спермодерма) присутствует у семян всех типов, формируется из интегументов. В ряде случаев в ее образовании принимают участие и другие части семязачатка (нуцеллус, халазальная ткань).

Главная функция семенной кожуры — защита зародыша от механических повреждений, проникновения микроорганизмов, излишней потери влаги. Кроме того, она должна обеспечивать проникновение влаги, усиливать контакт с почвой, не допускать преждевременного прорастания. Большая роль принадлежит ей в распространении семян: образование волосков для перенесения ветром (ивы, тополя), мясистых придатков (для привлечения животных). Степень развития, прочность, твердость семенной кожуры определяются характером околоплодника: при невоскрывающихся плотных непроницаемых околоплодниках она тонкая (дуб, вишня, лещина, подсолнечник), у других — толстая, деревянистая (калина, хлопчатник).

Зрелая семенная кожура может складываться из разных типов тканей, главными из которых являются *саркотеста* (наружная сочная мясистая ткань), *склеротеста* (механическая ткань), *паренхотеста* (паренхимная ткань) и *миксотеста* (ослизняющаяся ткань). У разных растений семенная кожура может содержать или все ткани, или некоторые из них (рис. 283).

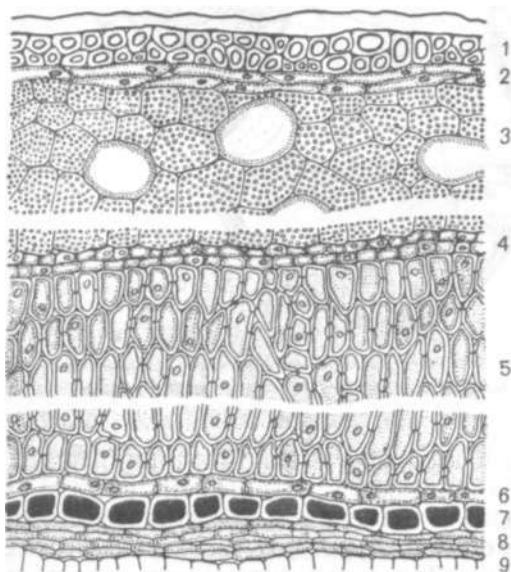


Рис. 283. Поперечный срез семенной кожуры магнолии крупноцветковой:
1 — эпидерма; 2 — слой тонкостенных клеток; 3 — мясистая ткань из тонкостенных клеток; 4 — разделяющий слой клеток; 5 — каменные клетки; 6 — тонкостенные клетки; 7 — клетки с темным содержимым; 8 — внутренняя эпидерма; 9 — клетки нуцеллуса

Зародыш — зачаток новой особи в семени, развивающийся из зиготы или других клеток зародышевого мешка (нуцеллуса или интегументов при апомиксисе). Состоит из паренхимных клеток с тонкими целлюлозными оболочками, сохраняющими меристематический характер (за исключением клеток семядолей). В центральном цилиндре зародыша дифференцируется прокамбий, но развитие первичных проводящих тканей происходит обычно при прорастании семян. В перикле зародыша у злаков, тыкв уже закладываются придаточные корни. Зародыш зрелого семени обычно морфологически расчленен. Зародышевый побег имеет зародышевый стебелек (ось), семядольные листья (семядоли — две у двудольных, одну у однодольных и несколько у голосеменных). На верхушке хорошо выражен конус нарастания (участок меристемы). Иногда в апексе уже заложены зачатки следующих листьев, т. е. формируется почка зародыша. Место прикрепления семядолей к стебельку называется *семядольным узлом*, а часть стебелька ниже семядолей — *гипокотилем* или *подсемядольным коленом*. Зародышевый стебель переходит в зародышевый корешок, представленный конусом нарастания с корневым чехликом. Условно граница между гипокотилем и зародышевым корешком называется *корневой шейкой*. При расчленении зародыша хорошо различаются протодерма и прокамбий. У некоторых растений в семядолях

хорошо дифференцирована палисадная паренхима, проводящие пучки заметны лишь в крупных семядолях.

В зародышах двудольных точка роста находится между семядолями и является верхушечной, или терминальной, а зародыш имеет билатеральную симметрию. В зародышах однодольных семяпочка одна, она занимает терминальное положение, почка смещена вбок и только одна плоскость симметрии проходит через среднюю линию семядоли. Единственная семядоля зародыша однодольных называется *щитком*, отделяющим зародыш от эндосперма. При прорастании она выполняет функцию всасывания питательных веществ из эндосперма и передачи их зародышу. Эпидерма щитка, граничащая с эндоспермом, состоит из цилиндрических клеток, расположенных перпендикулярно к его поверхности и лишенных кутикулы. Эти клетки при прорастании удлиняются, внедряются в эндосперм и всасывают питательные вещества.

На начальном этапе формирования зародыша у двудольных и однодольных растений намечаются два симметричных бугорка — зачатки двух семядолей, но у однодольных развитие получает лишь одна из них. Положение зародыша и семени обусловлено прежде всего типом семязачатка, из которого он развивается. По положению в семени зародыш может быть *осевым*, или *центральным*, если он расположен по оси семени, окружен эндоспермом; *периферическим*, если огибает эндосперм или перисперм с наружной стороны, и *примыкающим*, если примыкает к эндосперму сбоку (рис. 284). Однако несмотря на форму зародыша и его положение в семени, кончик корня всегда находится поблизости от микропиле, благодаря чему при прорастании семени корень является первым. Зародыш может быть от микроскопически малого до крупного. Широко варьирует и степень дифференцированности: у наиболее примитивных групп растений зародыш недоразвит, слабо дифференцирован, у наиболее продвинутых — крупный и хорошо развит. Чаще всего зародыш бесцветный или белый, реже окрашен в желтый, голубой или иной цвет; может содержать хлорофилл и быть бесхлорофилльным.

Положение зародыша в семени, его размеры, форма, степень дифференцированности и другие признаки имеют существенное систематическое значение.

Эндосперм и перисперм — ткани, содержащие питательные вещества (питательные ткани), формирующиеся в семени (эндосперм из центральной триплоидной клетки зародышевого мешка, а перисперм — из нуцеллуса), сложены паренхимными изодиаметрическими клетками плотно, без межклетников. Оболочки клеток тонкие, целлюлозные, содержимое густое, состоящее из различных питательных веществ.

В зависимости от типа откладываемых в запас веществ различают эндосперм: 1) *мучнистый*, если в нем преобладает вторичный крахмал (зерновки злаков), и 2) *маслянистый*, если в запас откладываются жирные масла, иногда в сочетании с запасными белками в виде алейроновых

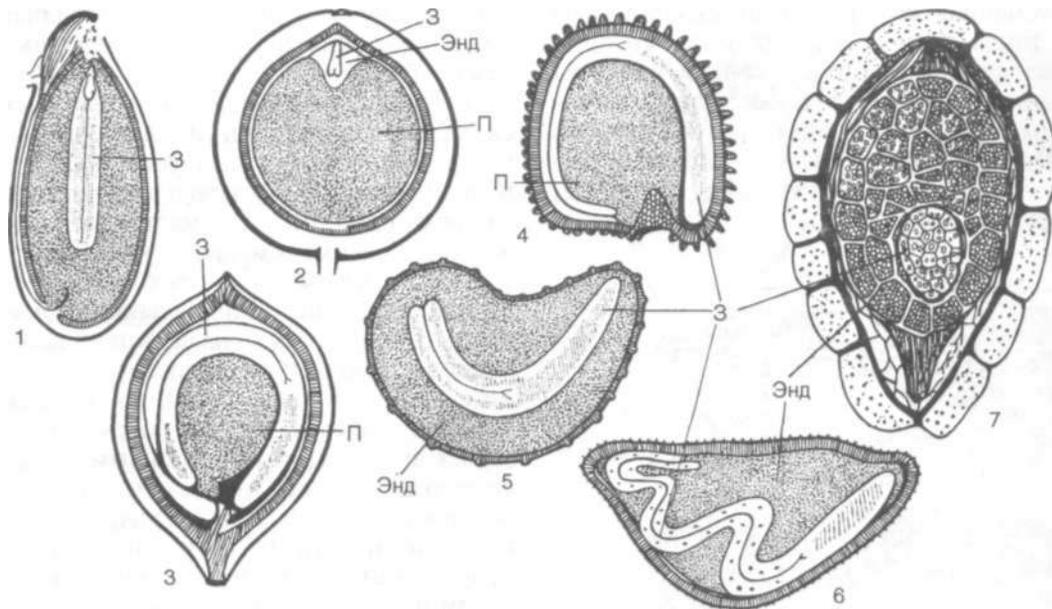


Рис. 284. Форма и расположение зародыша в семенах: 1 — клещевина; 2 — черный перец; 3 — шпинат; 4 — кукуль; 5 — мак; 6 — выюнок; 7 — зараиха (З — зародыш; Энд — эндосперм; Я — перисперм)

зерен (маковые, зонтичные, клещевина). Алейроновые зерна могут локализоваться в специальном мелкоклеточном алейроновом слое, которым является наружный слой клеток эндосперма (злаки). При сильном обезвоживании эндосперм затвердевает, становится стекловидным или каменистым (финиковая пальма Теофраста *Phoenix theophrasti*, у которой в качестве запасного вещества откладывается гемицеллюлоза). У большинства цветковых растений преобладают маслянистые семена, так как жиры наиболее выгодны в энергетическом отношении. При набухании и прорастании ферменты расщепляют сложные вещества до простых, расходуемых на питание проростка.

ПОКОЙ СЕМЯН

Далеко не у всех растений семена могут прорасти сразу после созревания. Быстро прорастают семена растений, произрастающих в странах с влажным климатом (семена растений мангровых зарослей прорастают уже на дереве). В нашей полосе быстро прорастающие семена имеют многие ивы, серебристый клен, некоторые сорняки. При отсутствии условий для прорастания семена быстро теряют всхожесть. У большинства растений созревшие семена не способны сразу прорасти, а находятся в состоянии покоя. У семян различают вынужденный, органический, морфологический и физиологический покой.

Вынужденный покой связан с отсутствием необходимых для прорастания семян условий — тепла, влаги и т. д. Наиболее типичный пример нахождения семян в вынужденном покое — сухие семена.

Органический покой определяется особыми свойствами семян. Чтобы приобрести способность прорасти, они должны подвергнуться действию особых условий, не совпадающих с ус-

ловиями их прорастания. Препятствием для прорастания являются водонепроницаемость кожуры часто в результате развития кутикулярного слоя и особой структуры (твердокаменные семена бобовых). Для ускорения прорастания такие семена перетирают с песком или ошпаривают кипятком.

У некоторых видов торможение прорастания связано с присутствием в околоплоднике веществ, ингибирующих прорастание.

Морфологический покой связан с недоразвитием зародыша. Такие семена не прорастут до тех пор, пока не попадут в условия, при которых зародыш закончит развитие (живокость). Недоразвитость зародыша объясняется неблагоприятным балансом гормонов и низкой активностью ферментов.

Физиологический покой семян различается по глубине. Семена злаков, подсолнечника находятся в неглубоком покое. При повреждении или набухании они быстро прорастают. У многих древесных (яблоня, клены) семена находятся в глубоком покое. Его преодоление происходит при посеве семян осенью или в результате стратификации — длительного выдерживания семян при пониженных положительных температурах (0...+7 °С) во влажной, хорошо аэрированной среде (песок, торф, опилки). Длительность стратификации у разных видов от 2 до 5–6 месяцев. При повышении температуры в период стратификации изменения исчезают, и семена впадают во вторичный покой. У некоторых растений покой семян вызван несколькими причинами и называется комбинированным.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН

Важная функция плодов — распространение семян. Именно эта функция обусловила огромное морфологическое разнообразие плодов и семян и

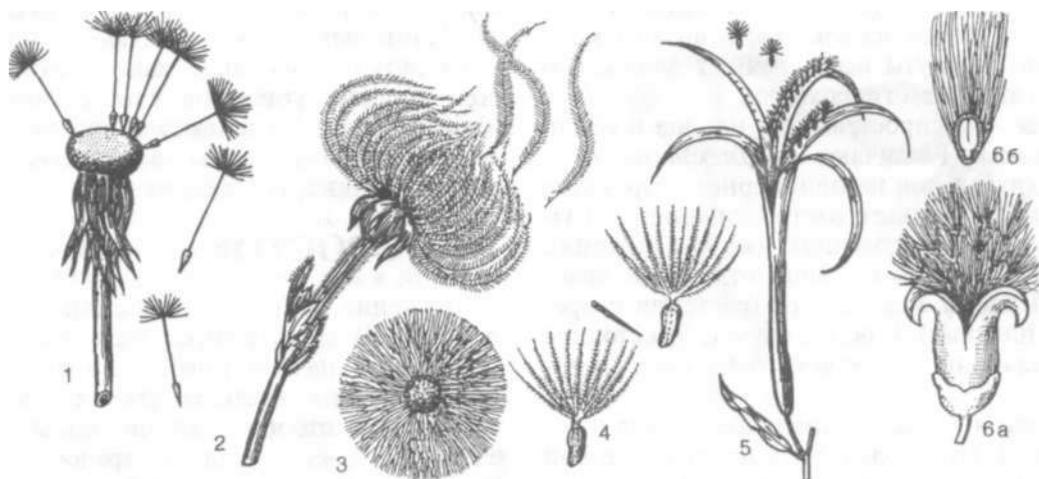


Рис. 285. Семена (3, 5) и плоды (1, 2, 4, 6) с волосистыми летучками:
1 — одуванчик; 2 — гравилат; 3 — хлопчатник; 4 — чертополох; 5 — кипрей; 6a — раскрытый плод осины; 6b — него в продольном разрезе

способов их распространения. У растений различают следующие способы распространения семян и плодов: зоохорию, анемохорию, баллистохорию, гидрохорию, автохорию, антропохорию. Способ распространения подразумевает и агента, и механизм диссеминации.

Зоохория (греч. *zoon* — животное и *choreo* — иду вперед, распространяюсь) — распространение семян животными, относится к древнейшему способу. Различают несколько форм зоохории. **Эндозоохория** — диаспоры проходят через пищеварительный тракт животных, а затем семена выбрасываются с пометом. В этом случае семена обладают очень прочной кожурой, не повреждаемой ферментами. Такие плоды имеют сочный околоплодник, богатый питательными веществами (брусника, черника, голубика, рябина). **Синзоохория** — активное растаскивание диаспор в гнезда или кладовые, причем часть из них теряется (сосна кедровая сибирская, дуб). **Эпизоохория** — пассивное перенесение прицепившихся или прилипших плодов и семян (череда, лопух, многие бурачниковые).

В распространении плодов и семян огромная роль принадлежит птицам (дрозды поедают до 30 видов плодов, рябчик — более 20), грызунам, травоядным, муравьям, рептилиям.

Анемохория — распространение плодов и семян ветром (рис. 285). Для этой цели плоды и семена должны обладать хорошими аэродинамическими свойствами: долго держаться в потоке

воздуха, планировать. Ветер может перемещать плоды и семена в потоках воздуха, по поверхности земли, воды, по снежному насту. Анемохорные плоды имеют незначительные массу и размер (грушанковые, орхидные, заразиховые), что позволяет им долго «парить» в воздухе. Плоды этой группы обладают различными волосковидными выростами (ивы, тополя) и аналогичными им «парашютиками» (одуванчик). Крыловидные выросты имеют плоды вяза, ясеня, березы (рис. 286).

Особую форму распространения плодов представляют группы растений «перекати-поле». Надземная шаровидная часть растений отрывается и ветром перемещается по поверхности земли.

Баллистохория (лат. *ballista* — машина для метания) — рассеивание диаспор в результате разрыва плода. Созревшие плоды при расклевывании животными, ветром или по другой причине растрескиваются и отбрасываются на некоторое расстояние (гвоздичные, орхидные, грушанковые, бальзаминовые и др.). У так называемого бешеного огурца созревший плод при прикосновении отрывается от плодоножки, семена вместе со слизью выбрасываются и прилипают к человеку, животным.

Гидрохория — распространение диаспор водой, происходит у многих водных и болотных растений. Плоды и семена имеют вздутия, или выросты, наполненные воздухом, поэтому обладают хорошей плавучестью. Долгое пребывание в воде

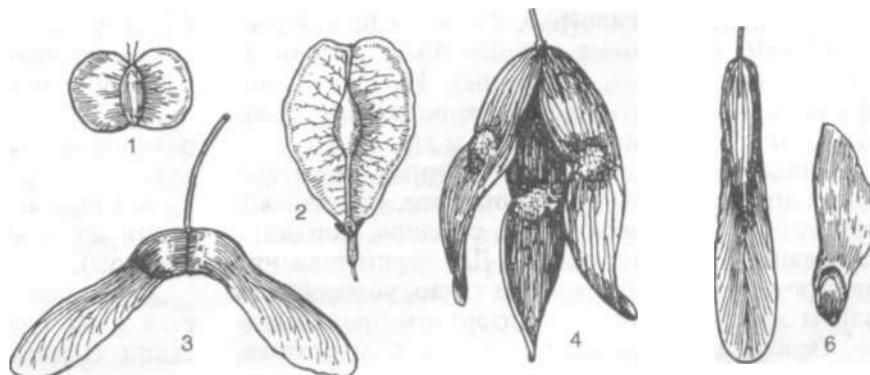


Рис. 286. Плоды (1—5) и семена (6) с крыловидными выростами:
1 — береза; 2 — вяз; 3 — клен; 4 — айланг; 5 — ясень; 6 — крылатое семя осины

для них не страшно. Морскими течениями распространяются плоды пальм. Часто ареалы многих растений вытянуты вдоль речных долин, что обусловлено явлением гидрохории.

Автохория — распространение плодов и семян без посредников. Различают *автомеханохорию* — у многих сухих плодов неравномерное созревание околоплодника вызывает растрескивание и разбрасывание семян (сердечник, желтая акация); *барохорию* — самопроизвольное отделение диаспор под действием сил тяжести (растения с ореховидными плодами). В обоих случаях расстояние удаления плодов от материнского растения невелико.

Антропохория — распространение плодов и семян человеком. Она может быть преднамеренной (перевозка, высеив) и непреднамеренной.

В природе очень часто сочетаются два и более способа диссеминации, причем это явление может быть регулярным и эпизодическим. Например, растаскивание грызунами анемохорных плодов кленов, ясеня и др. Биологическое значение распространения семян и плодов очень велико. Этим достигаются расширение ареалов, равномерное размещение особей популяции по территории, что снижает конкуренцию, заселение новых местообитаний, избегание неблагоприятных факторов.

ЗНАЧЕНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН

Значение плодов и семян необходимо рассматривать в следующих аспектах:

1) *биосферном* — являясь органом расселения и распространения, плоды и семена обеспечивают непрерывность автотрофной части биосферы, определяя существование биосферы как системы. С исчезновением автотрофов не смогут жить и гетеротрофы;

2) *утилитарном* — имеется в виду значение плодов и семян в практической деятельности человека. В этом отношении трудно переоценить их роль в истории развития человечества. Переход к земледелию определил в основном необходимость иметь гарантированное количество плодов и семян для питания. Плоды составляли и составляют значительную часть пищевого рациона людей во всех регионах земного шара. В пищу употребляют плоды злаков и других крахмалоносных (хлебное дерево, гречиха) и белковых (горох, соя, фасоль, бобы) растений.

Основным источником витаминов для организма человека и животных являются плоды растений сем. пасленовых, розоцветных, лилейных, цитрусовых, тутовых, тыквенных. Из плодов получают сильнодействующие лекарственные средства — опий, кофеин, стрихнин и др.

Плоды и семена дают ценные пищевые (подсолнечное, льняное, конопляное, оливковое), эфирные и технические (из софлора, горчицы, клещевины) жирные масла. Для приготовления напитков выращивают кофе и какао, употребляют плоды этих растений в кондитерском производстве. Особое значение имеют семена хлопчатника,

волокна которых используют в качестве сырья для текстильного производства.

В натуральном виде как источники витаминов, простых углеводов употребляют лишь немногие плоды. Большинство плодов подвергается переработке, при этом используют или части околоплодника, или семена.

ПРОСТОК

Значение семян для растений не требует пояснения. В естественных условиях любое семя может дать начало новому организму. Человек для получения высоких урожаев ведет целенаправленный отбор семян по разным признакам: размерам, массе, степени зрелости, всхожести. Всхожесть проверяют в лабораторных условиях путем проращивания или другими способами.

УСЛОВИЯ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

Для прорастания семян необходимы определенные условия: вода, тепло, воздух. Вода необходима для осуществления биохимических процессов, так как семена во время хранения имеют влажность в пределах 10—14 %. Тепло стимулирует начало ростовых процессов, наиболее активное прорастание наблюдается при температурах 25—35 °С, хотя семена очень многих растений прорастают и при более низких температурах (1—4 °С). Кроме того, тепло определяет скорость биохимических реакций. Воздух необходим для дыхания, так как прорастание семени характеризуется высокой интенсивностью этого процесса. Свет не является фактором, абсолютно необходимым для прорастания: у большинства растений семена прорастают в темноте.

Выше указывалось, что прорастание семян не всегда начинается после их созревания. При этом семена, находящиеся в состоянии покоя, не теряют всхожести. По скорости прорастания и времени сохранения всхожести различают несколько групп семян.

1. Семена с длительным глубоким покоем и длительным сохранением всхожести (многие древесные растения и лесные травы). В лесу в почве всегда есть запас семян, обеспечивающих появление новых растений после неурожайных лет. Особенно велик запас семян сорных растений, которые способны сохранять всхожесть в почве до 90 лет.

2. Семена, прорастающие сразу или вскоре после опадения, но способные сохранять всхожесть несколько лет (большинство культурных растений, многие луговые и степные растения).

3. Семена, прорастающие сразу и быстро теряющие всхожесть (ивы, тополя, мать-и-мачеха, куколь).

4. Семена, прорастающие на материнском растении до опадения, — «живородящие» растения (мантры).

Сложный процесс прорастания семян начинается с их набухания. Вода проникает в семя и ткани сильно обводняются. Увеличение объема

вызывает разрыв кожуры семени. Объем набухающих семян увеличивается значительно. Известны случаи, когда набухшие семена разрывали корпус затонувших кораблей. Одновременно с набуханием интенсифицируются ферментативные процессы превращения сложных веществ (крахмал) до простых (моносахаров), используемых зародышем. Всасывание питательных веществ происходит поверхностью семядолей, поэтому при прорастании семядоли увеличиваются в размерах.

ТИПЫ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

В процессе развития за счет органических веществ эндосперма разрастаются все органы зародыша. Через разрывы кожуры или микропиларное отверстие первым обычно выходит зародышевый корешок, внедряющийся в почву и потребляющий из нее воду и минеральные вещества. Появление корешка первым вполне оправдано, так как запасы воды в семени не очень велики. Внедрению корешка в почву способствует разрастающийся гипокотиль.

Судьба семядолей различна и определяется своими первоначальными функциями, поведением гипокотилия и распределением в них зон роста. Если питательные вещества сосредоточены в эндосперме и перисперме, то семядоли всасывают эти вещества, и в результате роста гипокотилия или основания семядоли выносятся на поверхность почвы, зеленеют и становятся первыми ассимилирующими органами проростка. В таком случае говорят о *надземном прорастании*, или о прорастании с выносом семядолей. У некоторых растений семядоли остаются под землей и первыми ассимилирующими листьями являются первые настоящие листья. Такое прорастание называют *подземным* или без выноса семядолей.

Если питательные вещества сосредоточены в семядолях, они расходуются на функционирование меристематических тканей, а семядоли отмирают, не выходя из семени (дуб, горех); иногда они выносятся на поверхность и сначала функционируют как ассимилирующие органы (фасоль).

Прорастающие растения различаются и по строению верхней части зародышевого стебля: у подземнопрорастающих двудольных зародыш имеет хорошо сформированную почечку, а у надземнопрорастающих почечка отсутствует, есть только конус нарастания без листовых зачатков.

Вынос семядолей на поверхность осуществляется разрастающийся гипокотиль: образуется петлеобразный изгиб, который преодолевает сопротивление почвы, а меристема, защищенная семядолями, не повреждается. Появившись на поверхности, петлевой участок удлиняется за счет более быстрого роста внутренней стороны, «вытаскивает» из-под земли семядоли, они разворачиваются, освобождая почечку. При подземном прорастании рост гипокотилия ограничен, а растет стебель и вытягивается *эпикотиль* (надсемядольное колено). Так как почву пронизывает почечка, то первые листья обычно чешуйчатые, защищающие конус нарастания.

Несколько иной механизм выхода на поверх-

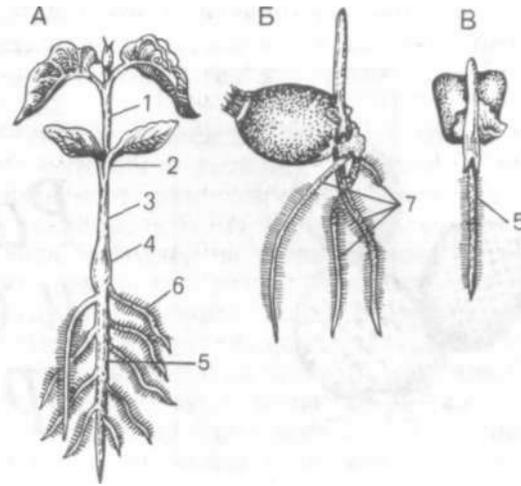


Рис. 287. Строение проростков:

А — фасоли (надземное прорастание); Б — пшеницы (подземное прорастание); В — кукурузы; 1 — растущий эпикотиль (первое междоузлие главного побега); 2 — узел семядолей; 3 — растущий гипокотиль; 4 — корневая шейка; 5 — главный корень; 6 — боковые корни; 7 — придаточные корни

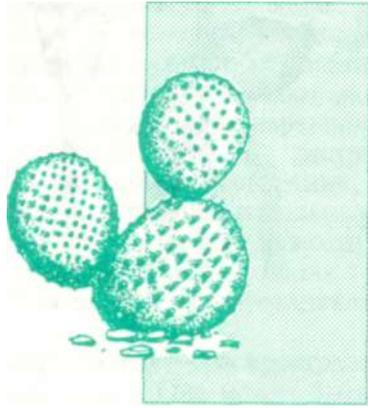
ность у однодольных: вставочным ростом растет влагалищная часть. Выйдя из земли, влагалищные семядоли прекращают рост и засыхают. Если семядоля целиком оказывается под землей, то «буравчиком» служит первый надсемядольный лист, имеющий форму остроконечной конусовидной чешуи, растущей вставочно у основания. У злаков щиток остается под землей, а почву пробивает растущий *колеоптиль* (греч. koleos — футляр и ptilon — перо), раскрывающийся на поверхности щелью и пропускающий следующие за ним листья (рис. 287).

ПРОРОСТКИ И ИХ РАЗВИТИЕ

Прорастание — это не только увеличение размеров зародыша и его частей, смена их функций, но и новообразование органов. На конусе нарастания происходит заложение новых листовых зачатков и разворачивание ранее заложенных. Междоузлия вытягиваются, главный корень, развившийся из зародышевого, ветвится и образует корневую систему. В основании стебля (корневая шейка) могут сформироваться придаточные корни. Образовавшиеся проростки очень разнообразны, и на их облик влияет характер роста стебля и корневых систем. Побег становится удлиненным, если все междоузлия разрастаются, но если рост междоузлий тормозится, то развивается укороченный побег и растение выглядит розеточным. Главный корень у некоторых растений замедляет рост, лучше растут придаточные корни и формируется мочковатая система.

Первые листья могут быть недоразвитыми чешуевидными или зелеными, по величине, форме они часто совершенно не похожи на листья взрослых растений. Эти листья называются *ювенильными*, и между ними и дефинитивными листьями взрослого растения в процессе онтогенеза можно проследить ряд постепенных изменений.

Таким образом, проросток имеет все основные вегетативные органы, которые будут нарастать за счет верхушечных меристем и ветвления.



Растения и окружающая среда

ПОНЯТИЕ О СРЕДЕ ОБИТАНИЯ РАСТЕНИЙ, ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРАХ И ГРУППАХ

к

Все, что окружает растение и влияет на него прямо или косвенно, составляет в широком смысле *среду его обитания (среду жизни растения)*. В природе нет ни одного вида растений, который был бы способен произрастать во всех климатических зонах земного шара. Для нормального развития и территориального распространения каждого вида необходимы определенные условия окружающей среды, которая неодинакова в различных районах Земли. Поэтому под *средой обитания* понимают комплекс факторов, воздействующих на растение в месте его произрастания.

Изучением взаимоотношений растения и окружающей его среды занимается *экология* (греч. *oikos* — жилище, местопребывание и *logos* — слово, учение). Зависимость развития растений от окружающей среды была известна человеку еще в древние времена, но как наука экология растений оформилась в середине 19 в., когда возникло понимание, что не только строение и развитие организмов, но и взаимоотношения их со средой обитания подчинены определенным закономерностям, которые заслуживают специального и тщательного изучения.

Термин «экология» ввел известный немецкий зоолог Э. Геккель, который в таких трудах, как «Всеобщая морфология организмов» (1866) и «Естественная история миротворения» (1869), впервые попытался дать определение сущности новой науки.

Значение и сферы приложения науки окончательно утвердились с середины 50-х годов 20 в., и современную экологию можно охарактеризовать как междисциплинарную область, развивающуюся на стыке физики, биологии и общественных наук.

Е. Н. Павловский (1884—1965) выделил на земле четыре типа среды жизни: *водную, наземную*

(*воздушную*), *почвенную* и *другой организм* (для паразитов). Высшие наземные растения, как правило, живут в двух средах: воздушной, где находятся побеги, и почвенной, где развиваются их корни. Некоторые высшие растения могут обитать в воде, а *сапрофиты* живут главным образом в почве (гнездовка, Петров крест и др.). Влияние отдельных элементов среды на жизнь растений неодинаково. Одни из них (влажность, свет, тепло) жизненно необходимы, другие (ветер, дымовые газы) — оказывают влияние на жизнь растений, но не обязательны, третьи (инертные газы атмосферы) — безразличны. Элементы окружающей среды, которые влияют на жизнь растений, называются *экологическими факторами*. Для них характерно непостоянство в течение суток, по сезонам, по годам.

Элемент среды обитания, присутствующий постоянно и в избыточных количествах, становится *средообразующим фактором*, который в целом определяет специфику среды. Например, вода в водоемах — средообразующий фактор, который определяет другие — световой, температурный режим, содержание кислорода и т. д. На суше же, где количество доступной растениям влаги сильно колеблется, вода — фактор экологический.

Экологические факторы обычно подразделяют на *абиотические* (факторы неживой природы: климатические — воздух, свет, тепло, вода; эдафические — почвенно-грунтовые; орографические — рельеф) и *биотические* (воздействие живых организмов: фитогенные — влияние растений; зоогенные — влияние животных; антропогенные — влияние деятельности человека).

Выделение и классификация экологических факторов в значительной степени условны. На самом деле, на растение одновременно влияют

многие взаимодействующие факторы, и между ними часто нелегко провести границы.

Характер действия любого экологического фактора зависит от его амплитуды. Существуют *оптимальное* (наиболее благоприятное для жизни растений) и *критическое* (минимальная и максимальная его величины) значения факторов, за пределами которых активная жизнедеятельность растений становится невозможной (сохраняются лишь споры, семена, клубни, луковицы). Диапазон изменения фактора среды от его минимальной до максимальной величины называют *экологической валентностью*. Те растения, которые могут обитать в разных и сильно изменяющихся условиях, т. е. обладают широкой экологической валентностью, называют *эвритопными* (греч. *eu* — широкий и *topos* — место), например сосна обыкновенная, пырей, крапива жгучая. Растения, живущие в строго определенных условиях, т. е. имеющие узкую экологическую валентность, называют *стенотопными* (греч. *stenos* — узкий). Многие растения, чаще всего эвритопные, различаются по морфоанатомической структуре в разных условиях среды. Так, подорожник большой на лугах, лесных полянах обычно представлен довольно высоким полурозеточным растением с удлиненным цветоносом. Близ дорог, на залежах для этого же вида характерна низкорослая розеточная форма с коротким цветоносом.

Среди экологических факторов следует отметить *ведущие*, т. е. имеющие наибольшее значение для растения в конкретных условиях. Ведущими, как правило, являются факторы критических показателей. Так, в лиственном лесу летом ведущий фактор — свет, на опушке соснового леса — вода, на заболоченных почвах — кислород, на лугу — покос или выпас и т. д. Для разных видов, даже обитающих в одном и том же месте, конкретные формы влияния ведущих факторов могут быть неодинаковыми. На сенокосных лугах, например, действие ведущего фактора — покоса — для высоких трав (ежа сборная, тимофеевка луговая, лисохвост луговой и др.) состоит в механическом удалении (отчуждении) их надземных частей, а для низкорослых (будра плющевидная, вербейник монетчатый) — в значительном осветлении после покоса (М. М. Старостенкова и др., 1990).

В процессе эволюции у растений, адаптировавшихся в сходных условиях, выработались общие черты внешнего облика — *габитуса* (лат. *habitus* — облик, внешность), динамики роста, анатомического строения. Однотипность реакций на тот или иной экологический фактор (чаще всего доминирующий) дает возможность объединить растения в *экологические группы* (группы по отношению к фактору влаги, к фактору света, к засолению почвы и т. д.). Однако к сходным условиям растения могут приспосабливаться по-разному, вырабатывая специфический габитус и анатомическую структуру органов. Морфологический тип приспособления растения к основным факторам местообитания и определенному образу жизни называют *жизненной формой* или *биоморфой* (греч. *bios* — жизнь и *morphe* — форма).

Каждая экологическая группа может включать

растения разных жизненных форм. С другой стороны, растения одной и той же жизненной формы могут относиться к разным экологическим группам.

Облик и жизненная форма меняются в процессе онтогенеза растения. Условия, в которых произрастают разновозрастные растения, часто неодинаковы, поэтому экземпляры одного и того же вида, находясь на разных этапах онтогенеза, могут представлять разные экологические группы и жизненные формы. Реакция растений на отдельные экологические факторы во многом зависит и от сезонной пластичности растений. Таким образом, размах экологической амплитуды по отношению к тому или иному фактору меняется у растений с возрастом и по сезонам года. Так, проростки деревьев и кустарников обитают под пологом взрослых растений в иных условиях влажности и освещения. Проростки и молодые растения многих древесно-кустарниковых пород часто погибают от мороза в бесснежные зимы, тогда как взрослые деревья переносят зимой значительные морозы. В зимние месяцы критическая температура для почек у ясеня составляет $-25 \dots -27$ °С, а для его камбия до -39 °С; весной те же почки ясеня гибнут при -3 °С, а камбий повреждается при -5 °С.

В предыдущих главах рассмотрены примеры зависимости особенностей внешней и внутренней структуры органов от условий обитания растений. В данной главе рассматриваются общие закономерности взаимоотношения растений с факторами окружающей среды, основные экологические группы и жизненные формы.

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Отношение различных растений к отдельным факторам и к их совокупности коррелятивно связано с размещением растений по поверхности Земли как в широком географическом масштабе, так и в малом — топографическом. Поэтому, находя растение, отношение которого к некоторым факторам уже выяснено, по присутствию этого растения, по состоянию его особей и по их численности можно достаточно уверенно судить о растительных условиях данного места. Такие растения называют *индикаторами* (лат. *indico* — указываю, определяю). Индикаторные свойства отдельных экологических групп растений широко используются для характеристики местообитаний по степени их влажности, минерального богатства, а также для констатации содержания некоторых ценных ископаемых в почве.

Впервые экологические группы растений выделил швейцарский ботаник А. Декандоль (1806—1893). Он подразделил их на шесть категорий.

Гидромезотермические растения — обитатели дождевых тропических лесов. Для их роста и развития требуются обилие воды и высокие температуры, не ниже $+20$ °С.

Ксерофитные растения — развиваются при обилии тепла и недостатке влаги. Сюда отнесены

засухоустойчивые растения пустынь, степей и саванн.

Мезотермические растения — распространенная группа, для нормального роста и развития которой необходимы температура +15...+20 °С и оптимальная влажность.

Микротермические растения — требуют незначительных температур летом, равномерного распределения осадков и обязательного периода покоя.

Текистотермические растения — включают обитателей за пределами распространения древесной растительности. Годовая температура ниже 0 °С. Растения этой экологической группы способны переносить длительное отсутствие света (полярная ночь).

К шестой группе А. Декандоль отнес экологическую группу вымерших растений, преимущественно высших споровых, которые нуждались в равномерных на протяжении года температурах выше +30 °С.

Дальнейшее развитие учения об экологических группах растений и более полная их классификация содержатся в работе датского ботаника Й. Э. Варминга (1841—1924) «Растение и его жизнь» (1900). В основу классификации им положено не суммарное действие двух основных факторов, влаги и температуры, а лишь один из доминирующих факторов на данной территории. Принцип классификации экологических групп Й. Э. Варминга во многом лежит в основе современных представлений.

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Среди климатических факторов важное место в жизни растений занимают свет и тепло, поступающие на Землю от Солнца, вода, состав и движение воздуха.

Климатические условия в каком-либо местопребитании могут отличаться от условий в окружающей области, тогда их называют *микроклиматом*.

СВЕТ

Значение света как фактора, влияющего на растения, очень велико и многообразно. Прежде всего свет необходим для фотосинтеза, а также для нормального прохождения транспирации, движения (фототропизм и фотонастии), синхронизации жизнедеятельности растений с временами года (фотопериодизм). На жизненные процессы растений существенное влияние оказывает интенсивность и качество света, продолжительность освещения в течение дня.

По отношению к освещенности различают светлюбивые, тенелюбивые и теневыносливые растения. *Светлюбивые растения*, или *гелиофиты* (греч. helios — солнце), оптимально развиваются при полном освещении и не выносят длительного затенения. Обитают на открытых солнечных местах (давала, коровяк, икотник) и на участках, еще не занятых растительностью (донник, иван-чай,

мать-и-мачеха). К гелиофитам относятся также ранневесенние эфемероиды широколиственных лесов (ветреница лютичная, чистяк весенний, хохлатки, гусиные луки), многие прибрежные растения (частуха, рогоз, тростник).

Светлюбивые растения по-разному приспосабливаются к воздействию яркого освещения. Это прежде всего проявляется в строении листовых пластинок. Листья многих гелиофитов имеют толстую, жесткую пластинку с хорошо развитой столбчатой паренхимой и механическими тканями, часто сильно рассеченную. В условиях особенно сильного освещения столбчатая ткань развивается не только на верхней, но и на нижней стороне листа. Эпидермис состоит из мелких толстостенных клеток, нередко многослойный, покрыт мощным слоем кутикулы, на нижней поверхности листа обычно много устьиц (см. рис. 208, 219).

В использовании солнечного света существенную роль играет ориентация листовых пластинок. Горизонтально расположенные пластинки лучше перехватывают прямые солнечные лучи, но при этом сильнее нагреваются, испаряют больше влаги, а также затеняют ниже расположенные листья. Многие светлюбивые растения, например латук дикий, касатик айровидный, хондрилла обыкновенная, эвкалипт, способны поворачивать пластинку листа ребром (фотометричные листья) или под различным углом к солнцу. В таком положении пластинка полнее использует рассеянный свет (наиболее благоприятный фотосинтезу), меньше нагревается, слабее транспирирует и меньше затеняет нижние листья.

Условия освещения влияют на морфогенез растений. Яркое освещение с высокими дозами ультрафиолетовых лучей тормозит рост в высоту и способствует появлению розеточных побегов. Короткие междоузлия и побеги, розеточное листовое расположение, приземистость, опушенность характерны для многих гелиофитов (ястребинка волосистая, грывчик голый, чабрец обыкновенный).

Приспособлениями, смягчающими сильное воздействие солнечных лучей, у некоторых видов являются блестящая поверхность листьев эпидермиса, часто с мощной кутикулой и восковым налетом, волосяным покровом (мать-и-мачеха, коровяк медвежье ухо, молодило отпрысковое), складчатость листьев (пальмы). Для листьев характерно большое число устьиц на единицу площади, часто погруженных, густая сеть жилок, хорошо развитые механические ткани или запаасающая воду паренхима.

Оптический аппарат гелиофитов имеет большую фотоактивную поверхность, приспособлен к более полному поглощению света. Специфическое строение листа, высокое содержание хлорофилла обуславливают высокую фотосинтетическую способность.

Многие признаки световых листьев совпадают с признаками ксероморфизма, что объяснимо: прямому солнечному освещению всегда сопутствуют нагревание и повышенная транспирация.

Тенелюбивые растения, или *сциофиты* (греч. skia — тень), нормально развиваются только в условиях сильного затенения, при рассеянном свете. Тенелюбивые виды живут главным образом в нижних ярусах тенистых лесов, пещерах, глубоких слоях водоемов. Они плохо переносят сильное освещение прямыми солнечными лучами. При освещенности 0,1—0,2 % могут расти только мхи и селлагинеллы. Плауны, папоротники требуют 0,25—0,5 % полного дневного света, а цветковые растения встречаются обычно там, где освещенность в пасмурные дни достигает 0,5—1 %. В северных широколиственных и темнохвойных лесах слабая освещенность сочетается с повышенной влажностью воздуха и повышенным содержанием в нем CO₂, особенно у поверхности почвы. Сциофиты этих лесов — зеленые мхи, плауны, кислица обыкновенная, грушанки, майник двулистный, копытень европейский, вороний глаз четырехлистный, рамишия однобокая, перелеска благородная и др.

Листья у сциофитов располагаются горизонтально, нередко хорошо выражена листовая мозаика; по окраске — темно-зеленые, более крупные и тонкие. Клетки эпидермиса крупные, но с тонкими наружными стенками и кутикулой, часто содержат хлоропласты. Устьица лежат неглубоко, а иногда даже приподняты. Клетки мезофилла крупные, палисадная паренхима однослойная или имеет нетипичное строение и состоит не из цилиндрических, а из трапециевидных клеток. Площадь жилок, число устьиц меньше, чем у листьев гелиофитов. Хлоропласты крупные, но число их в клетке невелико (см. рис. 218). С меньшей интенсивностью протекают такие физиологические процессы, как транспирация, дыхание. Интенсивность фотосинтеза, быстро достигнув максимума, перестает возрастать при усилении освещенности, а на очень ярком свете может даже понизиться. В связи с менее интенсивной транспирацией у тенелюбивых растений слабее развиты проводящие пучки и механические ткани.

Морфологически теневые растения могут быть разнообразны. По жизненной форме многие из них относятся к *стелющимся* или *ползучим*. Известно, что в условиях сильного затенения рост органов в длину ускоряется и опережает их «созревание» (утолщение и одревеснение тканей). Побеги вытягиваются, становятся *этиолированными* (фр. etiolement — чахлость, бледность), содержат мало хлорофилла. Такие стебли не способны занимать вертикальное положение, они полегают и легко укореняются на влажной лесной подстилке, образуя придаточные корни в узлах. Нередко сильное вытягивание стеблей сопровождается недоразвитием листьев — образуются хрупкие недолговечные *столоны*.

Особое разнообразие морфологических типов тенелюбов наблюдается в нижних ярусах влажно-тропических лесов. Здесь произрастают лианы и эпифиты — особые жизненные формы растений, приспособившиеся выносить основную массу вегетативных и генеративных побегов в верхние освещенные ярусы благодаря специфическим способам роста.



Рис. 288. Эпифиты тропического влажного леса: 1 — катлея (*Cattleya citrina*); 2 — фризея (*Vriesea splendens*); 3 — рипсалис (*Rhipsalis cassutha*); 4 — папоротник асплениум гнездовой (*Asplenium nidus*); 5 — папоротник платипериум оленерогай (*Platycerium alcicome*)

Эпифиты (греч. еpi — на, над, поверх и phytos — растение) — чаще всего травянистые растения влажнотропических лесов, которые поселяются на стволах и ветвях других видов, но не являются паразитами, а лишь «квартируют» высоко над землей и поэтому оказываются достаточно хорошо освещенными (рис. 288).

Развиваясь высоко на деревьях, эпифиты теряют возможность получать влагу из почвы, поэтому снабжение водой становится для них жизненно важным фактором. Видовой состав сообщества растений-эпифитов зависит от яруса кроны приютившего их древесного растения. В наружных частях крон доминируют светолюбивые эпифиты, тогда как теневыносливые господствуют внутри, в постоянно влажных местообитаниях.

Светолюбивые эпифиты хорошо приспособлены к смене сухих и влажных периодов времени, происходящей в течение суток.

Так, у сем. орхидных (*Orchidaceae*), большинство видов которых — эпифиты, органами, запаасающими воду и питательные вещества, служат утолщенные участки побегов — «бульбы»

(рис. 288, 1), листовые пластинки или корни. Такому образу жизни способствует также образование воздушных корней, снаружи покрытых особой покровной тканью — *веламеном*, клетки которой быстро поглощают воду (см. рис. 145, Ж).

Сем. бромелиевых (Bromeliaceae), широко распространенное в Северной и Южной Америке, состоит в основном из эпифитов. Розетки листьев, похожие на воронку, служат для них водосборными резервуарами; из них вода и растворенные в ней питательные вещества могут всасываться чешуйками, находящимися у основания листьев (рис. 288, 2). Корни же служат только как органы, прикрепляющие растение.

Даже кактусы (например, виды родов *Eriophyllum*, *Rhipsalis*, *Hylocereus*) в горных влажных тропических лесах растут как эпифиты (рис. 288, 3). Некоторые папоротники, например папоротник птичье гнездо, или асплениум гнездовой (рис. 288, 4), и папоротник оленьи рога, или платициериум оленерогий (рис. 288, 5), благодаря тому, что у первого листья образуют воронкообразную розетку, а у второго имеются специальные листья, прилегающие к стволу дерева-опоры, подобно накладным карманам, даже способны создавать похожий на почву постоянно влажный субстрат, в который врастают их корни.

Эпифиты, развивающиеся в затененных местообитаниях, представлены прежде всего так называемыми гигроморфными папоротниками и мхами, которые приспособились к существованию во влажной атмосфере. Из цветковых растений в этих сообществах встречаются виды родов пеперомия (*Peperomia*) и бегония (*Begonia*).

Даже листья, главным образом листья деревьев нижних ярусов влажного тропического леса, где постоянно высока влажность воздуха, заселяются эпифитами. Это явление называют *эпифиллией*. Поселяются на листьях преимущественно лишайники, печеночные мхи и водоросли, образующие характерные сообщества.

Лианы (фр. Папе, от *lier* — связывать) — растения с длинными стеблями, не способные сохранять вертикальное положение и использующие в качестве опоры другие растения, скалы, постройки. Поэтому их называют *лазящими растениями*.

До 90 % всех видов лиан встречаются только в тропиках, во влажных лесах, в проникаемых для солнечных лучей ярусах древесных растений.

По способу закрепления на опорах лианы можно подразделить на разные группы. Например, *опирающиеся лианы* могут удерживаться с помощью опорных побегов или листьев (некоторые тропические фуксии, пальмы-ротанги, рис. 289), *цепляющиеся* — с помощью шипов, колючек или особых выростов типа крючков (виды малины, шиповника; см. рис. 164, 14; 222, 11).

Закрепляющиеся корнями лианы — *корнелазящие* — удерживаются на опоре с помощью множества мелких придаточных корешков или охватывают ее более длинными и толстыми корнями. Таковы многие теневыносливые лианы из сем. аронниковых (Aragaceae), например виды родов филодендрон, монстера, рафидофора, сциндапус, потос, сингониум (см. рис. 164, 15; 289,

2, 3), а также ваниль (*Vanilla*) — род из сем. орхидных.

Прикрепляющиеся усиками лианы — *усиконосные* — образуют одревесневающие усики, листовые или побеговые (тыквенные, бобовые, виноград; см. рис. 224, 7).

Вьющиеся лианы охватывают опору сильно разрастающимися в длину междоузлиями (см. рис. 164, 12, 13). Наиболее многочисленная группа вьющихся лиан произрастает в умеренной зоне. К ним относится также большинство тропических лиан, например представители богатых видами подсем. мимозовых (Mimosoideae), цезальпиниевых (Caesalpinioideae) сем. бобовых (Fabaceae), в частности энтада лозящая (*Entada scandens*), плоды которой достигают 2 м в длину,



Рис. 289. Лианы: 1 — пальма ротанговая (*Calamus* sp.); 2 — монстера деликатесная (*Monstera deliciosa*); 3 — филодендрон имбе (*Philodendron imbe*); 4 — кнрказон изящный (*Aristolochia elegans*)

баугиния сассапарелевидная, или обезьянья лестница (*Bauhinia smilacina*), а также лианы с причудливыми цветками — виды кирказона из сем. кирказоновых, *Aristolochiaceae* (рис. 289, 4).

Лианы могут быть древесные и травянистые. Широко известны травянистые лианы умеренной зоны, обитающие во влажных ольшаниках по берегам водоемов (хмель, ясменник, калистегия и др.), деревянистые лианы кавказских лесов (сассапарель, обвойник, ежевики), Дальнего Востока (актинидия, лимонник китайский).

Особенность роста лиан заключается в том, что их стебли, взбирающиеся на опору, опережают рост и развитие листьев. После того как растение выносит верхние побеги на свет, на них формируются нормальные листья и генеративные органы. В отличие от прямостоячих стеблей анатомическая структура лиан обеспечивает гибкость даже при одревеснении: стебли лиан всегда имеют пучковое строение и широкие паренхимные лучи между пучками.

Теневыносливые растения, или *факультативные гелиофиты*, хорошо развиваются в условиях полного освещения, но в то же время способны переносить затенение, иногда значительное. В зависимости от степени теневыносливости факультативные гелиофиты имеют приспособительные особенности, сближающие их то с гелиофитами, то со сциофитами. К этой группе можно отнести некоторые луговые растения, лесные травы и кустарники, растущие в затененных участках леса, на лесных полянах, опушках, вырубках (ива пепельная, черемуха обыкновенная, смородина черная, глаун булавовидный, хвощ лесной, щитовник игольчатый, перловник понижающийся, сныть обыкновенная, любка двулистная). На осветленных местах они разрастаются часто сильнее, однако оптимальное использование солнечной энергии у них происходит не при полном солнечном освещении.

Для теневыносливых растений характерна мозаичность листьев. Различная длина черешков обуславливает расположение листьев в одной плоскости, направленной к свету, и наиболее полное поглощение физиологически активного света. Кроме того, в их листьях содержание хлорофилла выше, чем у светолюбивых растений.

У лиственных теневыносливых древесных пород и кустарников (дуб, липа, граб, вязы, клены, ольха черная, сирень и др.) листья, расположенные по периферии кроны, имеют структуру, сходную со структурой листьев гелиофитов, и называются световыми, а в глубине кроны — теневые листья с теневой структурой, сходной со структурой листьев сциофитов. У многих трав розеточные листья, находясь в нижних ярусах травостоя, имеют теневую структуру, а на удлиненных, хорошо освещенных побегах располагаются световые листья (купальница, лютики, василистники). У ряда трав листья одного моноподиального побега настолько сильно различаются, что возникает гетерофиллия (колокольчик круглолистный, бедренец камнеломковый, короставник).

Лесоводы на основе практического опыта соз-

дали шкалу основных лесообразующих видов, начиная от наиболее световыносливых и кончая наиболее теневыносливыми: лиственница — береза — сосна обыкновенная — осина — дуб — ясень — клен — ольха черная — ольха серая — липа — ель — пихта — бук — тисе — самшит. Ярусность лесных растений наглядно демонстрирует различные требования растений верхнего, среднего и нижнего ярусов к свету.

Три категории растений по отношению к свету, конечно, нерезко разграничены. Кроме того, не всегда произрастание растения в освещенных (или затененных) местах свидетельствует об их действительной потребности в свете.

Фотосинтетический аппарат растений может перестраиваться при изменении светового режима. Так, листья кукурузы нижнего яруса, попадая в условия затенения при сильном разрастании листьев среднего и верхнего ярусов, становятся теневыми. У деревьев и кустарников теневая или световая структура листа часто определяется условиями освещения предыдущего года, когда закладывались почки: если закладка почек идет на свету, то формируется световая структура, и наоборот.

Если в одном и том же местообитании периодически изменяется световой режим, растения в разные сезоны могут проявлять себя то как светолюбивые, то как теневыносливые. Подобную двойственность в требовании к свету проявляют многие растения дубравного широколиственного леса (сныть обыкновенная, осока волосистая и др.).

Отношение к световому режиму меняется у растений и в онтогенезе. Проростки и ювенильные растения многих луговых видов и древесных пород более теневыносливы, чем взрослые особи.

Иногда у растений меняются требования к свету, когда они оказываются в иных климатических и почвенных условиях. Так, обычные теневыносливые растения хвойного леса — черника, седмичник европейский — в тундре приобретают особенности гелиофитов.

Различные растения неодинаково реагируют на суточный ритм освещения, т. е. на соотношение светлого (продолжительность дня) и темного (продолжительность ночи) периодов суток. Это явление *фотопериодизма* (греч. phos, род. п. photos — свет и periodos — чередование), выражающееся в изменении процессов роста и развития растений, главным образом сроков зацветания. В зависимости от реакции на продолжительность дня растения делятся на *длиннодневные* (хлебные злаки, белена, молодило и др.), *короткодневные* (табак, рис, просо, соя, конопля и др.) и *нейтральные* (гречиха, горох и др.). В ботанике фотопериодизм рассматривается как фактор, определяющий географическое распространение растений.

Условия освещения влияют и на прорастание семян. Так, обычные сорные растения мокрица, лебеда образуют очень много семян, но быстро прорастают только оказавшиеся на поверхности почвы на прямом солнечном свете, который разрушает находящиеся в семенах вещества, задер-

живающие рост (ингибиторы роста). Большая часть семян при обработке почвы попадает вглубь, в темноте они не прорастают, образуя почвенный запас, сохраняющийся десятилетиями. Семена, пролежавшие в почве много лет, быстро прорастают, попадая на поверхность. Эти биологические особенности многих сорных растений затрудняют их искоренение.

ТЕПЛО

Главным источником тепла является солнечное излучение; им могут также быть геотермальные источники, но они играют важную роль в немногих местообитаниях.

Живой организм может выживать только в определенных температурных пределах, к которым приспособлены его метаболизм и структура. Если температура живой клетки падает ниже точки замерзания, клетка обычно физически повреждается и гибнет в результате образования кристаллов льда. Если же температура слишком высока, происходит денатурация ферментов. Между этими крайними точками скорость реакций, контролируемых ферментами, а значит, и интенсивность метаболизма, удваиваются с повышением температуры на каждые 10 °С. Поэтому границы существования жизни — это температуры, при которых возможно нормальное строение и функционирование белков, в среднем от 0 до +50 °С. Однако ряд организмов обладает специализированными ферментными системами и приспособлен к активному существованию при температуре тела, выходящей за указанные пределы.

Виды, предпочитающие холод, относят к экологической группе *криофилов* (греч. kryos — холод). Они могут сохранять активность при температуре клеток до -8...-10 °С. Криофилия характерна для представителей разных групп наземных организмов: бактерий, грибов, лишайников, мхов, обитающих в условиях низких температур (в тундрах, пустынях, высокогорьях, холодных морях). Виды, оптимум жизнедеятельности которых приурочен к области высоких температур, относят к группе *термофилов* (греч. θερμη — тепло). Термофилией отличаются многие группы микроорганизмов, встречающиеся на поверхности почвы в разлагающихся органических остатках.

Температурные границы существования жизни намного раздвигаются, если учесть выносливость многих видов растений в латентном состоянии. Споры некоторых бактерий выдерживают в течение нескольких минут нагревание до +180 °С. В лабораторных экспериментальных условиях семена, пыльца и споры растений после обезвоживания переносят температуры, близкие к абсолютному нулю (до -217,16 °С), возвращаясь затем к активной жизни (Н. М. Чернова, А. М. Былова, 1988). Приостановку всех жизненных процессов организма называют *анабиозом* (греч. anabiosis — оживление, возвращение к жизни). Из состояния анабиоза живые существа могут возвратиться к нормальной активности

только в том случае, если не была нарушена структура макромолекул в их клетках.

Фактор тепла важен как для наземных частей растения, так и для подземных. Температурные режимы воздуха и почвы резко отличаются, поэтому экологическая амплитуда к фактору тепла у наземных и подземных органов неодинакова. Колебания температуры в почве и летом, и зимой (под снежным покровом) менее резкие, чем в воздухе. Корни в связи с этим более чувствительны к изменениям температуры, чем наземные органы. Так, корни ели зимой переносят до -19...-17 °С, летом до +48 °С, камбиальный слой в стволах выдерживает соответственно до -36 °С и до +51 °С (М. М. Старостенкова и др., 1990).

Существенную экологическую проблему представляет нестабильность, изменчивость температур окружающей организмы среды. Изменения температуры приводят также к изменениям стереохимической специфичности макромолекул: третичной и четвертичной структуры белков, строения нуклеиновых кислот, организации мембран и других структур клетки. В отличие от животных растения не обладают достаточно высоким уровнем обмена веществ и не имеют генетически обоснованных приспособлений, позволяющих удерживать образующееся тепло. Их жизнедеятельность и активность зависят прежде всего от тепла, поступающего извне, а температура тела — от хода внешних температур, т. е. растения являются *пойкилотермными организмами* (греч. poikilos — различный, переменчивый и thermie — тепло). Однако благодаря транспирации, анатомо-морфологическим приспособлениям (опушение, восковой налет, блестящая, хорошо отражающая свет поверхность и т. п.) температура тела растений не совпадает с температурой окружающей среды. Днем температура листьев деревьев на 2—3 °С ниже температуры воздуха, а ночью — на 1—2 °С выше. В холодных местообитаниях (высокогорье, тундра) температура растений на 3—7 °С выше температуры воздуха, а в жарких пустынях — на 6—13 °С ниже. У одного и того же растения температура различных органов неодинакова и может отличаться на 4—6 °С.

Даже в пределах одного органа температура может быть различной (рис. 290). Так, у листьев верхушка и края пластинки холоднее, поэтому при ночном охлаждении в этих местах в первую очередь конденсируется роса и образуется иней.

Чередование более низких ночных и более высоких дневных температур (*термопериодизм*) благоприятно для многих видов. Растения континентальных областей лучше всего развиваются при амплитуде суточных колебаний 10—15 °С, большинство растений умеренной зоны — при амплитуде в 5—10 °С, тропические — при амплитуде всего в 3 °С, а некоторые из них (арахис, сахарный тростник) — без суточного ритма температур.

В разные фазы онтогенеза требования к теплу неодинаковы. В умеренном поясе семена обычно прорастают при более низких температурах, чем происходит цветение, а для цветения требуется более высокая температура, чем для созревания плодов.

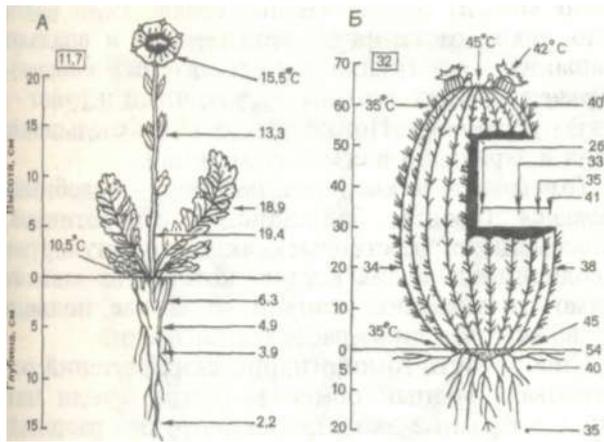


Рис. 290. Температура ($^{\circ}\text{C}$) разных органов растений (по В. Лархеру, 1978):
 А — розеточное растение арктической тундры; Б — кактус *Ferocactus wislizenii*. В рамках температура воздуха на высоте растения.

Низкие температуры почвы ухудшают минеральное питание растений и снабжение их водой. Температура почвы воздействует на растения главным образом опосредованно, влияя на жизнедеятельность почвенных микроорганизмов и тем самым на разложение органических веществ.

В воздушной среде от температуры зависят прежде всего дыхание и транспирация, которые усиливаются при повышении температуры и ослабляются при ее понижении. Для роста растений и увеличения их массы важны соотношения процессов дыхания и фотосинтеза: чем интенсивнее фотосинтез и слабее дыхание, тем быстрее рост; чем слабее фотосинтез и энергичнее дыхание, тем медленнее рост. Именно таким путем температурный фактор оказывает существенное влияние на рост растений.

По степени адаптации растений к условиям крайнего дефицита тепла можно выделить три группы.

1. *Нехолодостойкие растения* — сильно повреждаются или гибнут при температурах выше точки замерзания воды (растения дождевых тропических лесов, водоросли теплых морей).

2. *Неморозостойкие растения* — переносят низкие температуры, но гибнут, как только в тканях начинается образование льда. При наступлении холодного времени года у них повышается концентрация осмотически активных веществ в клеточном соке и цитоплазме, что понижает точку замерзания до $-5...-7^{\circ}\text{C}$. Вода в клетках может охлаждаться ниже точки замерзания без немедленного образования льда. Переохлажденное состояние неустойчиво и длится чаще всего несколько часов, что, однако, позволяет растениям переносить заморозки (некоторые вечнозеленые субтропические виды).

3. *Морозоустойчивые растения* — произрастают в области с сезонным климатом, с холодными зимами. Во время сильных морозов надземные органы деревьев и кустарников промерзают, но сохраняют жизнеспособность.

Растения подготавливаются к перенесению низких температур постепенно, проходя предварительную закалку после окончания ростовых

процессов. Закалка заключается в накоплении в клетках Сахаров, углеводов, некоторых аминокислот и других защитных веществ, связывающих воду. Опасны для этой группы растений внезапные весенние заморозки, так как после окончания зимнего покоя закалка утрачивается.

К пониженным температурам более приспособлены многолетние растения.

В высокогорных районах многие древесные растения имеют стелющуюся форму, поэтому легко засыпаются снегом, который защищает их от низких температур. Такие формы древесных и кустарниковых растений называют *стланиками* (см. рис. 161).

По степени адаптации к высоким температурам можно выделить следующие экологические группы.

1. *Нежаростойкие виды* — повреждаются уже при $+30...+40^{\circ}\text{C}$ (эукариотические водоросли, водные цветковые, наземные мезофиты).

2. *Жаровыносливые эукариоты* — растения сухих местообитаний с сильной *инсоляцией* (лат. *insolatio* — выставляю на солнце) — степей, пустынь, саванн, сухих субтропиков, переносят полудневное нагревание до $+50...+60^{\circ}\text{C}$.

3. *Жароустойчивые прокариоты* — термофильные бактерии и некоторые виды сине-зеленых водорослей, могут жить в горячих источниках при температуре $+85...+90^{\circ}\text{C}$.

Некоторые растения регулярно испытывают влияние пожаров (особенно в саваннах, сухих жестколистных лесах, кустарниковых зарослях типа гапаралля), когда температура кратковременно повышается до сотен градусов. Эти растения составляют особую экологическую группу *пирофитов* (греч. *pyr* — огонь), устойчивых к пожарам. У деревьев саванн на стволах толстая корка, пропитанная огнеупорными веществами. Плоды и семена пирофитов имеют толстые, часто одревесневшие покровы, которые растрескиваются в огне.

Наиболее общие черты строения, позволяющие избегать перегрева, — повышение термоустойчивости протопласта в результате закаливания; охлаждение тела путем повышенной транспирации; отражение и рассеивание падающих на растение лучей благодаря глянцевиной поверхности листьев или густому опушению; уменьшение нагреваемой площади (складывание листочков сложного листа у многих тропических растений из сем. бобовых при температуре воздуха выше $+35^{\circ}\text{C}$; расположение листьев ребром к солнцу и т. п.).

Следует отметить, что растения тоже оказывают некоторое влияние на температуру. Например, иная температура бывает под пологом леса, внутри близко растущих растений популяции, под листьями отдельного растения.

Факторы света и тепла взаимосвязаны. На ярком свете температура быстро повышается, в затенении — снижается. В зависимости от освещенности колеблется и температура тела растений, особенно их надземных органов. Фактор тепла, как и фактор света, оказывает влияние на морфогенез. Повышение температуры усиливает,

например, кущение злаков и ветвление побегов у бобовых.

Существенно влияет температура на прорастание семян. Семена многих растений (различные плодовые, кислица, горец птичий) способны прорасти только после длительного охлаждения (стратификации). Видоспецифичны оптимальные температуры прорастания семян. Семена большинства наших лесных и луговых трав прорастают при температуре +1... +5 °С.

ВЛАГА

Вода в жизни растений играет весьма существенную роль. Она входит в состав живой плазмы растений; на 30—40 % или даже 90 % растения состоят из воды. Кроме того, вода — это растворитель, необходимый для сложных биохимических процессов, протекающих в клетках растительного организма. У наземных растений вода осуществляет обмен веществ с окружающей средой путем транспирации и поглощения почвенного раствора. У споровых растений вода необходима для переноса гамет, а у ряда семенных — для распространения плодов и семян. Для водных растений вода — среда обитания.

Вода поступает из атмосферы в виде осадков: дождя, снега, града или росы. В природе происходит непрерывный круговорот воды — *гидрологический цикл*, от которого зависит распределение ее на поверхности суши. Наземные растения поглощают воду главным образом из почвы. Быстрый дренаж, небольшое количество осадков, сильное испарение или сочетание этих факторов могут приводить к иссушению почв, а при избытке воды, напротив, возможно их постоянное переувлажнение. Таким образом, количество воды в почве зависит от водоудерживающей способности самой почвы и от баланса между количеством выпадающих осадков и совместным результатом испарения и транспирации. Испарение происходит как с поверхности влажной растительности, так и с поверхности почвы.

Дефицит влаги — одна из наиболее существенных особенностей наземно-воздушной среды жизни. Вся эволюция наземных организмов шла под знаком приспособления к добыванию и сохранению влаги. Режимы влажности среды на земле очень разнообразны — от полного и постоянного насыщения воздуха водяными парами в некоторых районах тропиков до практически полного их отсутствия в сухом воздухе пустыни. Велика также суточная и сезонная изменчивость содержания водяных паров в атмосфере. Водообеспечение наземных организмов зависит не только от режима выпадения осадков, но и от наличия водоемов, запасов почвенной влаги, близости грунтовых вод и т. п. Это привело к развитию у наземных организмов множества адаптаций к различным режимам водоснабжения.

Наземные растения в процессе эволюции выработали два принципиально разных способа существования. У мхов, лишайников, некоторых папоротников обводненность клеток непосред-

венно зависит от увлажнения среды. Если влаги мало, такие растения обезвоживаются и впадают в анабиоз. Это группа так называемых *пойкилогидрических* (греч. *poikilos* — различный и *hydor* — вода) *растений*. Пойкилогидричны пыльцевые зерна и зародыши в семенах растений.

Гомойогидрические (греч. *homoios* — подобный) *растения* (хвощи, большинство папоротников, голосеменные, цветковые) активно регулируют обводненность своих клеток, которая не зависит прямо от внешних условий. В случае полного обезвоживания такие растения погибают.

Способность гомойогидрических растений регулировать водный обмен различна. Среди них выделяют разные экологические группы растений по отношению к воде.

Гидатофиты (греч. *hydor*, род. п. *hydatos* — вода) — это водные растения, целиком или почти целиком погруженные в воду. Среди них — цветковые, которые вторично перешли к водному образу жизни (элодея, многие рдесты, водяные лютки, валлиснерия, уруть, роголистник и др.). Вынутые из воды, эти растения быстро теряют тургор и высыхают. Одни из них укореняются в грунте водоема (валлиснерия), другие свободно взвешены в толще воды и только в период цветения выносят соцветия на поверхность воды (роголистник, пузырчатка и др.).

Строение гидатофитов определяется условиями обитания, которые сильно отличаются от наземных. Освещение здесь ослаблено, так как часть лучей поглощается или отражается водой, поэтому гидатофиты имеют теневые листья (см. рис. 210). В эпидермисе листьев многих гидатофитов присутствуют хлоропласты. Листовые пластинки, как правило, тонкие, без четко дифференцированного мезофилла, часто рассеченные, что способствует более полному использованию рассеянного света и усвоению CO₂. Нередко выражена разнолистность (рис. 291).

Недостаток в воде углекислого газа и кислорода приводит к мощному развитию межклетников и воздухоносных полостей во всех органах гидатофитов, образующих хорошо выраженную аэренхиму (рис. 292). Межклетники способствуют

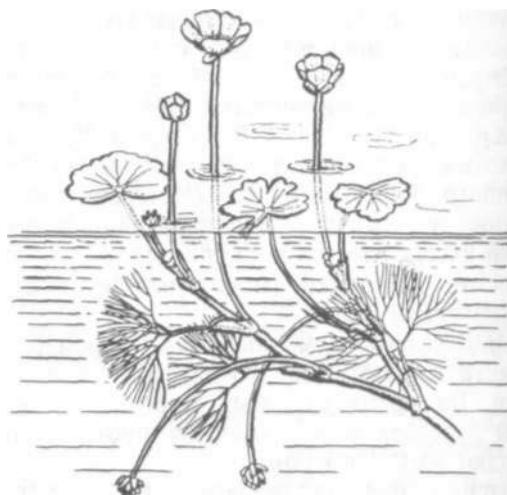


Рис. 291. Лютик разнолистный (*Ranunculus diveisifolius*)

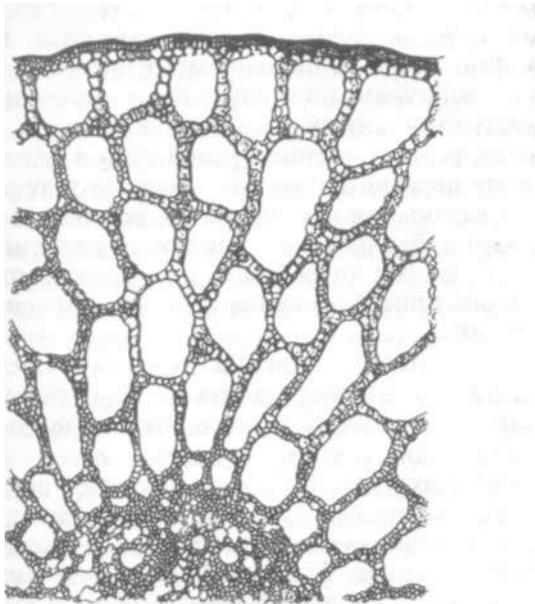


Рис. 292. Стебель рдеста (*Potamogeton* sp.) на поперечном срезе

регуляции газообмена. Днем, в процессе фотосинтеза, они заполняются кислородом, который в темное время суток используется для дыхания тканей; в свою очередь выделяющийся при дыхании углекислый газ накапливается в межклетниках ночью, а днем используется в процессе фотосинтеза. Аэренхима, заполненная газами, увеличивает плавучесть растений, тело которых, кроме того, поддерживается массой воды, более плотной, чем воздух. Сильная рассеченность листовых пластинок на мелкие доли (лютик Кауфмана, уруль мутовчатая, турча болотная и др.) также способствует лучшему снабжению растений кислородом.

Высокая плотность и движение воды обуславливают слабое развитие механических тканей, а избыток влаги — недоразвитие проводящих тканей. На поверхности эпидермиса отсутствует кутикула или она настолько тонка, что не представляет препятствия для прохождения воды.

Низкое в сравнении с почвой содержание минеральных солей способствует увеличению поглощаемой поверхности тела по сравнению с его объемом. Вода и минеральные соли поглощаются всей поверхностью тела. Корневая система гидатофитов сильно редуцирована, иногда отсутствует совсем или утратила свои основные функции.

Цветоносные побеги многих гидатофитов, как уже говорилось, выносят цветки над водой (реже опыление совершается в воде), а после опыления побеги снова могут погружаться, и созревание плодов происходит под водой (рдесты, элодея, валлиснерия и др.).

У большинства гидатофитов сильно развито вегетативное размножение, которое восполняет ослабленное семенное размножение. Так, у водокраса обыкновенного развиваются длинные подводные побеги, на концах которых к осени образуется почка. Она зимует на дне водоема. Весной благодаря образовавшейся воздушной полости почка легко поднимается на поверхность воды и дает начало новому растению.

Семена гидатофитов в основном распространяются водой. В клеточном соке многих водных растений образуется антоциан, придающий их листьям и стеблям красноватую или фиолетовую окраску. Клеточные оболочки часто ослизняются, и образующаяся слизь предохраняет клетки от вымывания необходимых для растения солей.

Аэрогидатофиты — переходная группа. Ее составляют гидатофиты, у которых часть листьев плавает на поверхности воды (кувшинка, кубышка, ряски).

Общий план строения растений этой группы сходен с гидатофитами, некоторыми особенностями отличается строение плавающих листьев, световых по структуре (см. рис. 210). У кубышки желтой устьица находятся только на верхней стороне листа (эпистоматический лист). Их насчитывается до 630—650 на 1 мм² поверхности. Хорошо развита столбчатая ткань и многочисленные межклетники. Через устьица и межклетники листа и черешка кислород поступает в корневище и корни, погруженные в грунт водоема.

Гидрофиты — растения наземно-водные, частично погруженные в воду, растущие по берегам водоемов, на мелководьях, на болотах. К ним можно отнести тростник обыкновенный, камыш озерный, хвощ топяной, многие осоки, частуху подорожниковую, вахту трехлистную, стрелолист, сусак зонтичный, белокрыльник болотный. В грунте водоема гидрофиты образуют корневища с многочисленными придаточными корнями, а над поверхностью воды находятся облиственные побеги или одни листья. У них лучше, чем у гидатофитов, развиты проводящие и механические ткани. Хорошо выражена аэренхима, по межклетникам которой снабжаются кислородом органы, погруженные в воду и грунт водоема. У многих гидрофитов надводные листья резко отличаются от листьев, погруженных в воду, по форме, размерам, анатомическому строению. Например, у стрелолиста лист, располагающийся над водой, имеет черешок и плотную стреловидную пластинку с хорошо развитым столбчатым мезофиллом и системой воздухоносных полостей (рис. 293). Подводные листья лентовидные, без дифференциации на пластинку и черешок, с типичной для теневых листьев структурой. Наконец у одного и того же растения можно найти листья промежуточного характера с дифференцированной овальной пластинкой, плавающей на поверхности воды.

У гидрофитов эпидермис имеет устьица, интенсивность транспирации очень высока, и растения могут расти только при постоянном интенсивном поглощении воды.

Нередко все водные растения называют *гидрофитами*, выделяя среди них в зависимости от образа жизни укореняющиеся в грунте земноводные растения — *гелофиты* (греч. helos — болото) — частуха, стрелолист, сусак; растения с листьями, плавающими на поверхности воды (кувшинка, кувшинка, водяной орех, водокрас); целиком погруженные в воду растения — *гидатофиты* (укореняющиеся и неукореняющиеся).

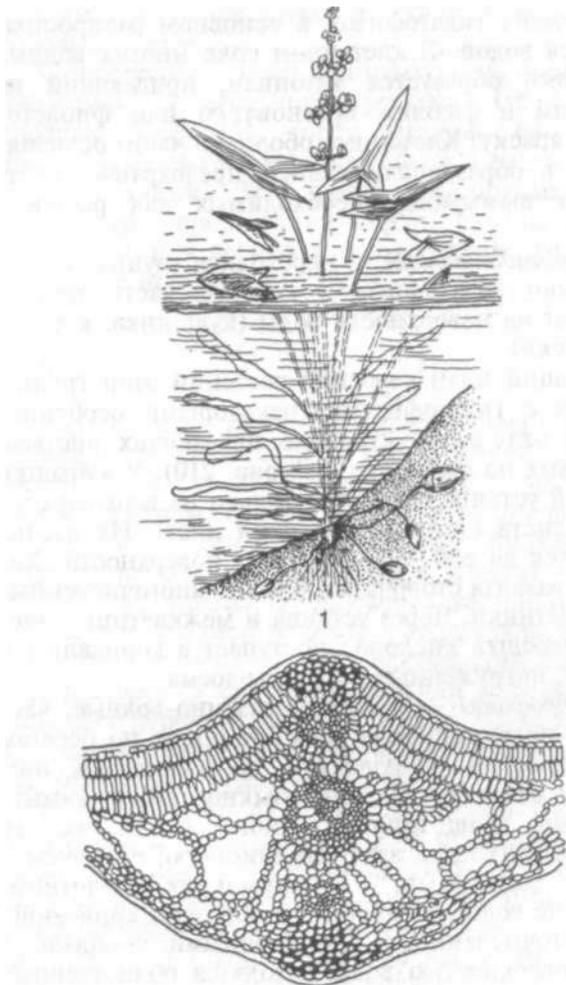


Рис. 293. Стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*):
1 — водная и надземная часть растения; 2 — поперечный срез средней части воздушного листа

Гигрофиты (греч. *hygris* — влажный) — наземные растения, живущие в условиях повышенной влажности воздуха и часто на влажных почвах (среди них различают световые и теневые). К световым гигрофитам относятся виды открытых местообитаний умеренной полосы, растущие на постоянно влажных заболоченных почвах и во влажном воздухе (сердечники, подмаренник болотный, росянки, а южнее — рис, папирус). Теневые гигрофиты — это растения нижних ярусов сырых лесов в разных климатических зонах (недотрога, медуница неясная, цирцея альпийская, бодяк огородный, многие тропические травы).

Избыток влаги в окружающей среде накладывает отпечаток на структуру гигрофитов. У них часто отсутствуют какие-либо приспособления, направленные на уменьшение транспирации (часто затрудненной из-за высокой влажности воздуха). Для улучшения водного обмена на листьях развиваются гидатоды, или водяные устьица, выделяющие капельно-жидкую воду. Листья часто тонкие, со слабо развитой кутикулой, устьица располагаются или вровень с поверхностью листа, или приподняты над ней. В листьях много свободной и малосвязанной воды, обводненность

тканей достигает 80 % и более. Увеличение испаряющей поверхности обеспечивается большим количеством обширных межклетников аэренхимы, наличием многочисленных рассеянных тонкостенных живых волосков. В условиях влажной атмосферы усиление транспирации ведет к лучшему передвижению растворов по телу растения, что важно, так как почвы, на которых растут гигрофиты, бедны питательными веществами.

У лесных гигрофитов к перечисленным признакам присоединяются особенности теневых растений.

В районах обильных осадков растения по-разному реагируют на дождь. Одна группа растений — **омброфиты** (греч. *ombros* — дождь) выдерживает длительные ливневые дожди (помимо древесных гигрофитов тропических лесов, сюда относятся многие суккуленты — кактусы, агавы и др.). Вторая группа — **омброфоры** — вырабатывает разнообразные приспособления для защиты от воды (волоски, кутикулярный налет и кутикулярные выросты, а иногда листопад). Оригинальными приспособлениями для быстрого скатывания воды с поверхности листа являются капельные острия. Они бывают у цельнокрайних листьев ряда растений тропиков: фикуса, какао, руэлии (рис. 294). Такую же функцию быстрого удаления воды с поверхности листьев выполняют углубленные жилки листьев яснотки белой, хмеля и др.

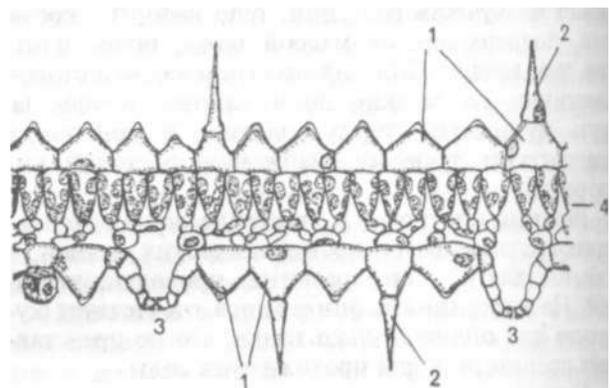


Рис. 294. Поперечный срез листа руэлии (*Ruellia portellae*):
1 — эпидермис; 2 — капельные острия; 3 — устьица; 4 — мезофилл

Гигрофиты очень чувствительны к изменению условий среды: даже непродолжительная и неслышная засуха создает в тканях отрицательный водный баланс, что приводит часто к завяданию и гибели растений.

Ксерофиты (греч. *xeros* — сухой) — растения сухих местообитаний, способные благодаря ряду приспособительных признаков и свойств переносить перегрев и обезвоживание.

Типичные представители ксерофитов — растения степей, полупустынь и пустынь, где они длительный промежуток времени растут при явном недостатке влаги, при воздушной и почвенной засухе. Н. А. Максимов (1952) доказал, что ксерофиты не являются сухолюбивыми растениями. Они засухоустойчивы. В неблагоприятные периоды жизни ксерофиты прекращают рост, частично или полностью сбрасывают листья и находятся в состоянии депрессии. Способность

выдерживать обезвоживание тканей объясняется особыми коллоидально-химическими свойствами протопласта клеток этих растений. При недостатке влаги некоторые ксерофиты транспортируют на единицу поверхности тела воды столько же или даже больше, чем мезофиты.

Растения-ксерофиты в большинстве случаев имеют разнообразные приспособления в морфоанатомической структуре к поддержанию водного баланса при недостатке почвенной и атмосферной влаги. Чаще всего это достигается уменьшением потери воды через транспирацию, хотя и не всегда.

Морфологически ксерофиты, пожалуй, наиболее разнообразная группа растений, как древесных, так и травянистых. Многие жизненные формы этой группы описаны в предыдущих главах (стеблевые и листовые суккуленты, растения с кладодиями, филлокладиями, филлодиями).

Многие ксерофиты обладают хорошо развитой, глубоко проникающей в почву корневой системой, способной поглощать воду на глубине до 10—15 м (люцерна, верблюжья колючка). Некоторые ксерофиты имеют поверхностную, но сильно разветвленную корневую систему, что помогает им использовать кратковременные дожди, промачивающие лишь верхние горизонты почвы. У этих растений хорошо развита способность образовывать множество временных эфемерных корней. До наступления засухи такие ксерофиты успевают образовать плоды и семена. Корни и стебли многих кустарников-ксерофитов покрыты пробкой, которая предохраняет эти органы от высыхания.

Ксерофиты обладают высоким осмотическим давлением клеточного сока, в связи с чем клетки способны уменьшать отдачу воды и имеют повышенную сосущую силу. Такие растения усваивают из почвы воду, находящуюся в малодоступном состоянии.

Наибольший интерес представляют приспособительные черты во внешнем и внутреннем строении органов ксерофитов, отражающие адаптацию к уменьшению транспирации. Совокупность морфоанатомических особенностей растений, приспособившихся к недостатку воды, получила название *ксероморфизма*, сами признаки — *ксероморфные*. Они настолько характерны для ксерофитов, что, основываясь на степени их выраженности в структуре какого-либо растения, можно делать вывод об условиях его жизни.

По особенностям ксероморфных признаков ксерофиты подразделяются на суккуленты и склерофиты (А. П. Шенников, 1964).

Суккуленты (см. рис. 220, 221) — многолетние растения с сочными мясистыми стеблями (стеблевые суккуленты), листьями (листовые суккуленты), у которых в специальных запасующих водоносных тканях накапливается большое количество воды и слизи.

Ксероморфные признаки хорошо видны в структуре эпидермиса. Эпидермальные клетки обладают утолщенными наружными оболочками, покрыты мощной кутикулой, заходящей в устьичные щели (рис. 295). На поверхности эпидер-

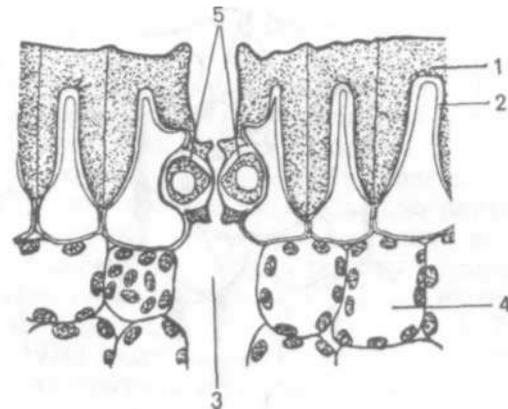


Рис. 295. Поперечный срез листа гастерии (*Casteria nigricans*) с погруженными устьицами:

1 — кутикула; 2 — эпидермис; 3 — подустычная полость; 4 — хлоренхима; 5 — устьице

миса образуются выделения воска в виде зерен, палочек, чешуек. Так, на побегах восковой пальмы (*Ceroxylon*) толщина восковых выделений достигает 5 мм.

Характерной чертой эпидермиса является густой покров из трихом различных видов. Кроющие волоски, замедляя движение воздуха на поверхности растения и отражая солнечные лучи, снижают транспирацию.

Эпидермис многих ксерофитов имеет очень специфическое строение. Так, у австралийского кустарника из рода хакея (рис. 296, 1) и дазилириона из пустыни Аризоны (рис. 296, 2) устьица глубоко погруженные, и над ними располагаются одиночные или двойные воздушные камеры; у многих молочаев надустычные камеры покрыты воском (рис. 296, 3) или даже кремнистым панцирем у рошей — кустарника из Южной Африки (рис. 296, 4). У некоторых альпийских пушиц дно подустычной полости выстилается механическими клетками (рис. 296, 5) либо устьица погружены в ямки, так называемые *крипты* (лат. сгурта — склеп, подвал). Кроме того, стенки крипт могут иметь сложную конфигурацию. Например, у олеандра в каждую большую крипту погружена целая группа устьиц, а полость крипты заполнена трихомами (рис. 297).

В Беларуси листовые суккуленты представлены видами *Sempervivum* L. (молодило) и *Sedum* L. (очиток). Молодило отпрысковое, очиток пурпуровый, очиток большой встречаются редко. Повсеместно в сухих местообитаниях, на солнцепеке растет очиток едкий (*S. acre*). Растение имеет поверхностную, как у всех суккулентов, корневую систему, обильно цветет и плодоносит даже в засушливые сезоны, запасая в мясистых листьях влагу первых дождей. Экономному расходованию воды способствуют толстый эпидермис, небольшое число устьиц (10—20 на 1 мм²), низкорослость растения и обилие слизи в паренхимных клетках. Распространение семян у очитка едкого происходит только в дождливую погоду.

Суккуленты — светлюбивые растения, они растут на открытых местах и поэтому обладают повышенной устойчивостью к высоким температурам. В засушливый период многие суккуленты

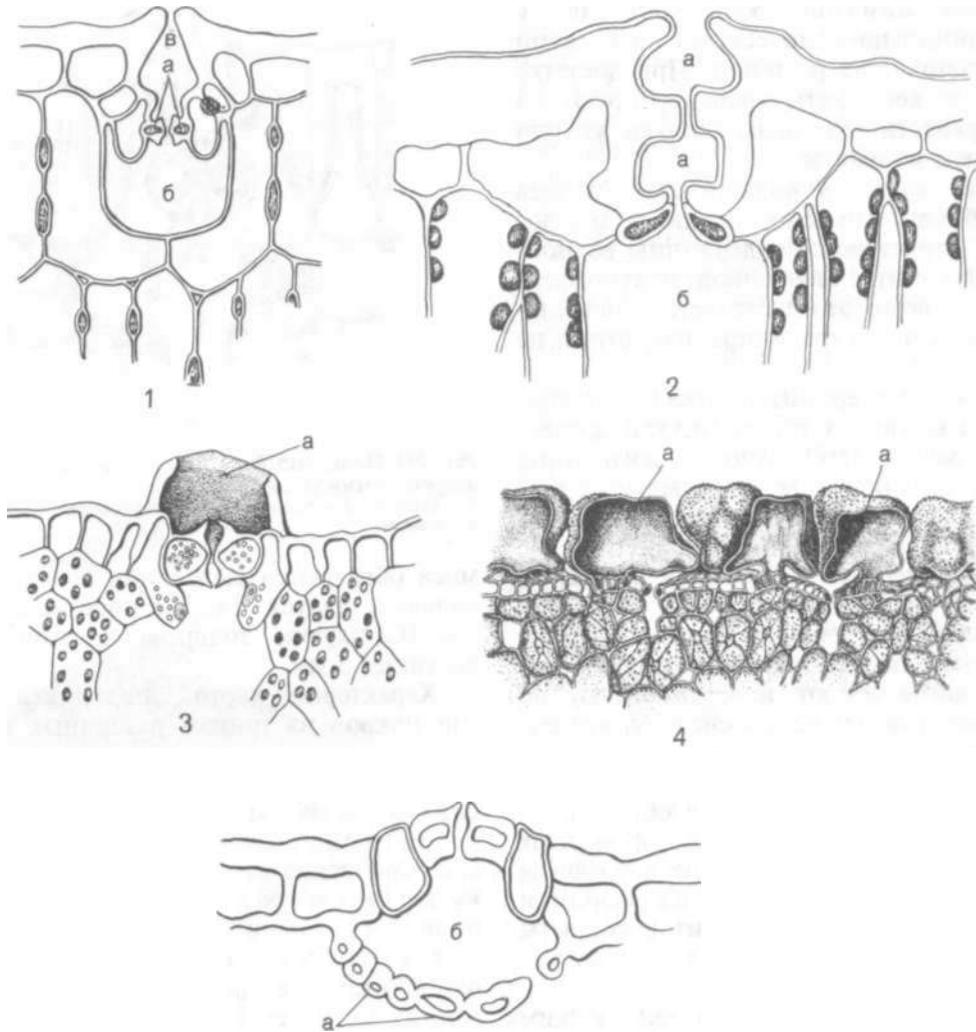


Рис. 296. Структурные особенности ксерофитов:

1 — хакея (*Haakea spaveolens*): *a* — замыкающие клетки устьиц; *b* — подустычная и *в* — надустычная воздухоносные полости; 2 — дазиллион (*Dasylirion wheeleri*): *a* — надустычные и *b* — воздухоносные полости; 3 — молочай (*Euphorbia tirucalli*): *a* — восковая камера над устьищем; 4 — рошея (*Rochea falcata*): и — кремнистый панцирь в надустычной полости; 5 — пушица альпийская (*Eriophomum alpinum*): *a* — механические клетки выстилают дно воздухоносной полости (*б*) под устьищем

пустынь являются источником воды для человека и животных (кактусы способны накапливать до 1000 л воды). Некоторые суккуленты весьма де-

коративны, имеют крупные, яркие, красивые цветки. Отдельные виды суккулентов используют как кормовые растения.

Склерофиты (греч. *scleros* — твердый) — засухоустойчивые (ксерофильные) растения с жесткими побегами. Жесткость их листьев и стеблей обусловлена сильным развитием механических тканей, вследствие чего при водном дефиците у них не наблюдается внешней картины завядания. Склерификация выражается не только в развитии мощных участков механической ткани — склеренхимы, что приводит к уменьшению межклеточных полостей и общей внутренней поверхности испарения, но и в уменьшении размеров клеток. Степень склерификации различна в отдельных тканях и органах: склеренхима может окружать пучки, подстилать эпидермис, образовывать крупные массивы среди клеток основной паренхимы (рис. 298).

К склерофитам относятся ксерофильные растения степей, полупустынь и других сухих местобитаний: из трав — дурнишник колючий, синеголовник полевой, ковыль; из кустарников —

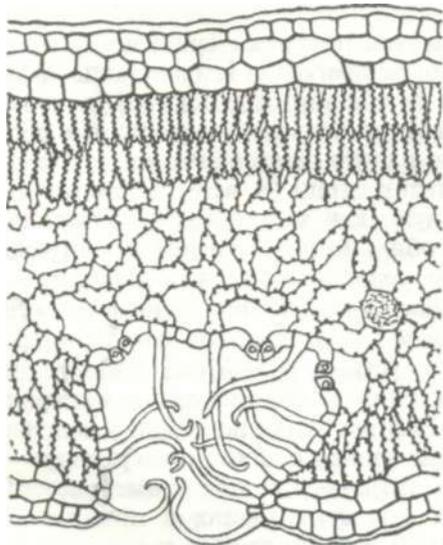


Рис. 297. Поперечный срез листа олеандра (*Nerium oleander*)

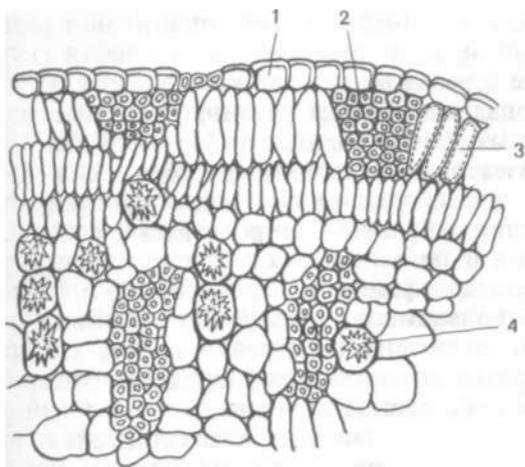


Рис. 298. Часть поперечного среза ветки джужгуна (*Salicornia*): 1 — эпидермис; 2 — склеренхима; 3 — столбчатая хлоренхима; 4 — друзы

иглица понтийская, саксаул, можжевельник, эфедра, многие виды пустынных полыней и др.

Общая склерификация ксерофитов часто сопровождается сильной редукцией и видоизменением листьев и побегов: от твердых колючих зубцов края листа до полного превращения листа или всего побега в колючку (см. рис. 222). Листья многих кустарников, обитающих в местах с сухим и жарким летом (Средиземноморье, пустыни Средней Азии), или недоразвиваются, или опадают рано весной. Функцию фотосинтеза принимают на себя стебли либо видоизмененные органы — филлокладии, филлодии, кладодии (испанский дрок, эфедра, коллечия, иглица и др.; см. рис. 223). В стеблях под эпидермой развивается столбчатая паренхима (см. рис. 298).

Листья многих ксерофильных злаков имеют особые *моторные клетки* для свертывания при недостатке влаги (рис. 299; см. рис. 216).

Жесткие листья склерофитов, покрытые толстой кутикулой, способны без особого вреда те-

рять до 25 % содержащейся в них воды, сохраняя при этом тургорное состояние. В клетках преобладает связанная вода, сосущая сила корней до нескольких десятков атмосфер, что позволяет успешно добывать воду из почвы.

Ксерофиты хорошо приспособлены к яркому освещению, поэтому иногда трудно разграничить ксероморфные признаки и признаки, вызванные приспособлением к интенсивному освещению.

Некоторые авторы (П. А. Генкель, 1982; Н. М. Чернова, А. М. Былова, 1988; А. Т. Федорук, 1976) подразделяют склерофиты на две группы: эуксерофиты и стипаксерофиты.

К *эуксерофитам* (настоящие ксерофиты) относят многие степные растения с розеточными и полурозеточными, сильно опушенными побегами, полукустарнички, некоторые злаки, полынь холодную, эдельвейс эдельвейсовидный и др. Наибольшую биомассу эти растения создают в период, благоприятный для вегетации, а в жару уровень обменных процессов у них очень низок.

Стипаксерофиты — группа узколистных дерновинных злаков (ковыли, тонконоги, типчак и др.). Характеризуются низкой транспирацией в засушливый период и могут переносить особенно сильное обезвоживание тканей. Свернутые в трубочку листья имеют внутри влажную камеру. Транспирация идет через погруженные в бороздки устьица внутрь камеры, что уменьшает потерю влаги. В Беларуси стипаксерофитами можно считать овсяницы, особенно ложноовечью, овечью и жестковатую.

П. А. Генкель (1982) среди растений засушливых районов выделяет еще одну своеобразную группу ксерофитов, обладающих способностью «уходить» от засухи. К этой группе растений относятся такие жизненные формы, как эфемеры и эфемероиды.

Эфемеры (ephemerae) — однолетние, низкорослые, со слабо развитой корневой системой

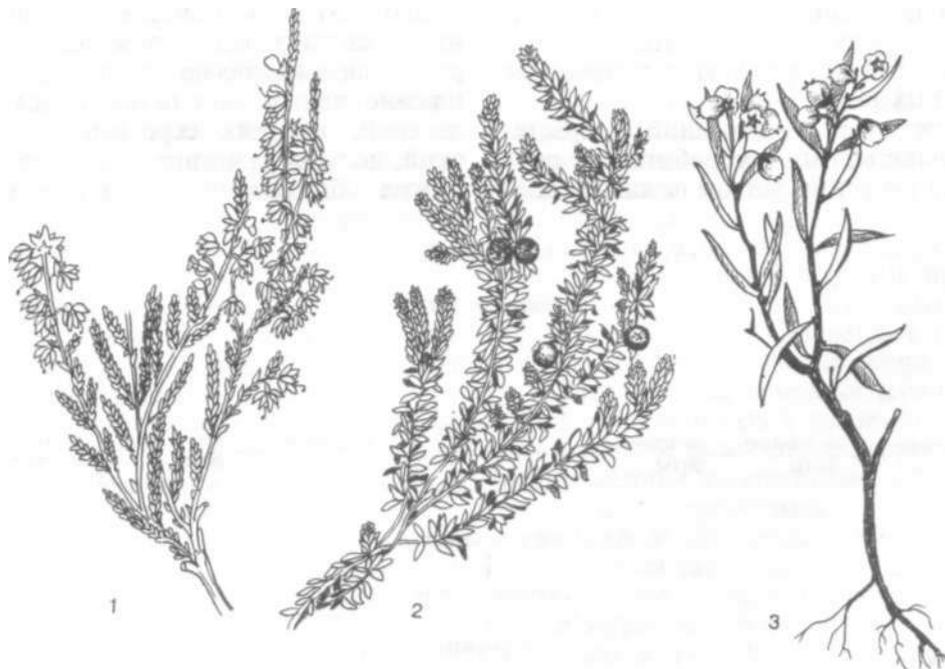


Рис. 299. Олиготрофные растения: 1 — вереск (*Calluna vulgaris*); 2 — водяника черная (*Empetrum nigrum*); 3 — подбел дубровник (*Andromeda polifolia*)

растения, завершающие полный цикл развития за очень короткий и обычно влажный период. Развиваются преимущественно ранней весной (февраль — май) до наступления засухи, которую переживают в форме плодов и семян. При выпадении осадков эфемеры возобновляют вегетацию. Различают весенние эфемеры (типичные), которые, используя почвенную влагу весной, прорастают и полный цикл развития проходят за 1,5—2,5 месяца, и осенние, потребляющие почвенную влагу осенью. Они дают осенние всходы, образуют розетку листьев и в таком состоянии уходят в зиму, а весной возобновляют вегетацию. Относятся к мезофитам, но имеют жаростойкие семена.

Эфемеры характерны для пустынь, полупустынь (50—60 % видов), отчасти для степей. Относятся к сем. крестоцветных (бурачок пустынный, плоскоплодник льнолистный), лютиковых (рогозавник серповидный), злаковых, бобовых. В умеренной зоне эфемерами являются крупка, вероника весенняя, крестовник весенний, фиалка полевая и др.

Эфемероиды (ephemeroida) — многолетние травянистые растения, для которых характерна осенне-зимне-весенняя вегетация. Цветут рано весной, а летом надземные побеги полностью отмирают, остаются лишь подземные запасающие органы с почками — луковицы, клубни, корневища. Характерны для аридных областей, где покой наступает в период засухи (виды тюльпана, осоки, мятлик луковичный, в Беларуси — вероника весенняя, веснянка весенняя), а также для лесостепей и широколиственных лесов, где используют влажный и светлый период до распускания листьев на деревьях (пролеска сибирская, виды хохлатки, анемона лютичная, чистяк весенний, сочевник весенний, птицемлечник обыкновенный, ладыня трехнадрезный и др.).

Ксероморфизм характерен также для видов, произрастающих на бедных минеральными солями субстратах (олиготрофы), засоленных почвах (галофиты) и для целого ряда других смешанных или промежуточных типов.

Мезофиты (греч. mesos — средний) — растения умеренно увлажненных местообитаний, произрастающие при умеренно теплом режиме и дос-

таточно хорошей обеспеченности минеральным питанием. К мезофитам можно отнести вечнозеленые деревья верхних ярусов тропических лесов, листопадные деревья саванн, древесные породы влажных вечнозеленых субтропических лесов, летнезеленые лиственные породы лесов умеренного пояса, кустарники подлеска, травянистые растения дубравного широколиственного леса, растения заливных и не слишком сухих суходольных лугов, пустынные эфемеры и эфемероиды, многие сорные и большинство культурных растений.

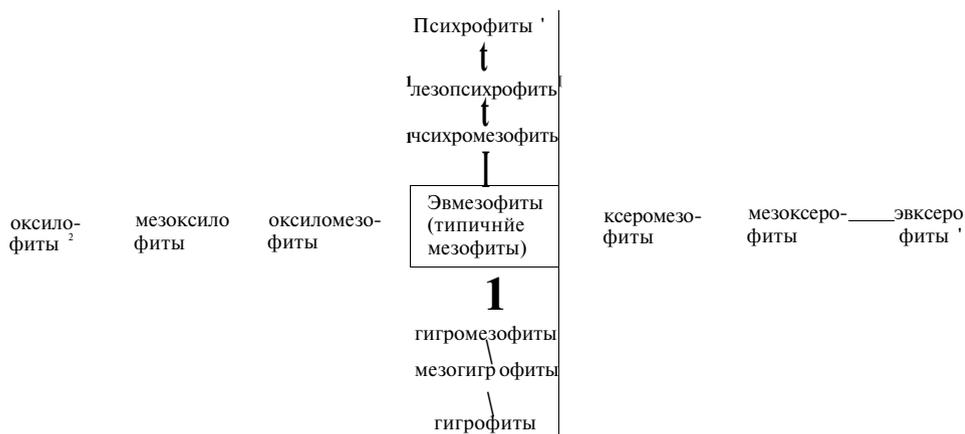
Из приведенного перечня видно, что группа мезофитов обширна, неоднородна и имеет большое хозяйственное значение, так как к ней относится большинство сельскохозяйственных растений (луговые травы — клевер луговой, ежа сборная, тимофеевка луговая; овощные растения — капуста, лук, укроп и др.; полевые культуры — картофель, овес; плодово-ягодные — яблоня, груша, слива, смородина и др.).

Наиболее полно классификацию мезофитов разработал А. П. Шенников (1950) и уточнил для Беларуси А. Т. Федорук (1976). См. схему.

Как видно из приведенной классификации, по способности регулировать свой водный обмен одни мезофиты приближаются к пиррофитам, другие — к засухоустойчивым формам.

Типичными мезофитами являются *эвмезофиты*, растущие в нормальных условиях воздушного и водного режимов. Клетки мезофилла листа у них небольшие, сеть жилок негустая, устьиц в эпидермисе умеренное количество, осмотическое давление в пределах 20—25 атм (растения лука — ежа сборная, овсяница луговая, клевер луговой; лиственные деревья средней полосы — береза повислая, граб, липа; многие зерновые, плодово-ягодные и овощные культуры).

В ряду между настоящими *мезофитами* и настоящими *ксерофитами* располагаются *ксеромезофиты* и *мезоксерофиты*. Растения этих групп имеют некоторые приспособления, позволяющие им переносить непродолжительную засуху. Ксеромезофитами являются дуб черешчатый, клен платановидный, или остролистный, короставник полевой, икотник серо-зеленый, астрагал дикий, полынь равнинная, льнянка обыкновенная, пижма обыкновенная, а также многие лесные



1 Растения, произрастающие на холодных почвах.

2 Обитатели кислых субстратов.

3 Растения, не имеющие водозапасяющей ткани.

ми. Не менее широко распространены *мезоксерофиты* — люцерна серповидная, клевер горный, зверобой продырявленный, толокнянка, чабрец обыкновенный, буквица лекарственная.

Постепенный переход от *мезофитов* к *гигрофитам* обусловлен повышением влажности окружающей среды. Типичные *мезогигрофиты* — белозор болотный, скерда болотная, ежеголовник простой, касатик айровидный. В Беларуси многие древесные растения являются *гигромезофитами* — ель обыкновенная, ольха серая, вязы шершавый и гладкий, береза пушистая, ива ломкая, ясень обыкновенный. К травянистым гигромезофитам можно отнести лютик ползучий, вербейник обыкновенный, касатик сибирский.

Растения, произрастающие на кислых почвах при плохой их аэрации в результате застоя воды, называют *оксилomezофитами* — щучка дернистая, осоки желтая и черная, кипрей болотный, хвощ болотный, мытник болотный.

Мезоксиллофиты (осока вздутая, вахта трехлиспная, белокрыльник) растут в условиях более повышенного увлажнения застойными водами.

Растения, приспособленные к произрастанию во влажных холодных местообитаниях, называют *психромезофитами* и *мезопсихрофитами* (греч. *psychos* — холодный) — белоус торчащий, щучка извилистая.

Различные пути регуляции водообмена вырабатывали у растений огромное разнообразие признаков, что часто осложняет классификацию экологических групп. Существуют и смешанные типы, которые затруднительно отнести к какой-либо определенной группе.

Многообразие приспособлений позволило растениям заселить самые различные участки суши, где дефицит влаги является одной из главных проблем экологической адаптации.

Влияют ли сами растения на водные условия их жизни? Действительная картина влияния растений на влажность почвы, вероятно, довольно сложная. Несомненно, что по мере использования запасов влаги в почве происходит иссушение субстрата, которое, если оно временное, может пройти для растений бесследно. Если количество осадков невелико и они выпадают главным образом в начале вегетации, то к середине летнего сезона при достаточно высокой температуре в почве неминуемо возникает существенный недостаток воды.

Под густой растительностью в результате испарения воды непосредственно с поверхности растений почва получает меньшее количество атмосферной воды (так, еловый лес «не допускает» до почвы примерно 30 % всего количества осадков). Растительность живет как бы в климате с иным количеством осадков, создавая свой особый микроклимат.

ВОЗДУХ

Наземно-воздушная среда — самая сложная по экологическим условиям. Жизнь на суше потребовала таких приспособлений, которые оказались

возможными лишь при достаточно высоком уровне организации растений.

Низкая плотность воздуха определяет его малую подъемную силу и незначительную опорность. Наземные растения должны обладать собственной опорной системой, поддерживающей тело, что обеспечивается разнообразными механическими тканями. Кроме того, наземные растения тесно связаны с поверхностью земли, которая служит им для прикрепления и опоры. Жизнь во взвешенном состоянии в воздухе невозможна. У многих высокоорганизованных наземных растений только споры, пыльца, плоды и семена разносятся воздушными течениями, т. е. пребывание в воздухе связано с расселением (см. анемофилия и анемохория). Пассивно переносимые потоками воздуха организмы получили в совокупности название *аэропланктона*, по аналогии с планктоном водной среды. Известно, что анемохорные семена и плоды растений либо очень мелкие (семена орхидей, синюхи), либо обладают разнообразными крыловидными и парашютевидными придатками для планирования (см. рис. 285, 286). Ветроопыляемые растения имеют целый ряд приспособлений, улучшающих аэродинамические свойства их пыльцы.

Кроме физических свойств воздушной среды, для существования наземных растений чрезвычайно важны ее химические особенности. В отличие от других экологических факторов химический состав воздуха довольно однообразен в различных зонах земного шара. Он содержит (% от объема): азота — 78,1; кислорода — около 21; озона — 0,9; углекислого газа — 0,03. Особое значение для растений имеют кислород и углекислый газ.

Высокое содержание кислорода способствовало повышению обмена веществ у наземных растений по сравнению с первичноводными, кислород необходим растениям, как и всем живым организмам, для дыхания. Из-за постоянно высокого содержания в воздухе он не является фактором, лимитирующим жизнь в наземной среде. Лишь местами, в специфических условиях, создается временный его дефицит, например для микроорганизмов в разлагающихся растительных остатках, запасах зерна и т. п.

Углекислый газ, как известно, играет особую роль при фотосинтезе. Его содержание может изменяться в отдельных участках приземного слоя воздуха в довольно значительных пределах. Например, при отсутствии ветра в центре больших городов концентрация его возрастает в десятки раз. Закономерны суточные изменения содержания углекислого газа в приземных слоях, связанные с ритмом фотосинтеза растений, и сезонные, обусловленные изменениями интенсивности дыхания живых организмов.

В природе основным источником углекислого газа является так называемое почвенное дыхание (интенсивное дыхание почвенных микроорганизмов и животных). Углекислый газ диффундирует из почвы в атмосферу, особенно энергично во время дождя.

В современных условиях мощным источником

поступления дополнительных количеств CO_2 в атмосферу стала деятельность человека по сжиганию ископаемых запасов топлива. Известно, что увеличение содержания углекислого газа в воздухе способствует более интенсивному протеканию фотосинтеза. В условиях закрытого грунта можно повысить скорость фотосинтеза, увеличив концентрацию CO_2 , этим пользуются в практике тепличного и оранжерейного хозяйства. Однако излишние его количества приводят к отравлению растений.

Наиболее обильный газ атмосферы — азот (79,5 %) — подавляющей массой растений не усваивается. Нуждаясь в этом химическом элементе, растения потребляют его в виде азотсодержащих соединений. Только очень немногие организмы (некоторые бактерии, сине-зеленые водоросли) усваивают азот воздуха.

Иногда существенную роль играют ядовитые газовые примеси, имеющие значение главным образом в местностях с высокоразвитой индустрией (метан, оксид серы, углерода и азота, сероводород, соединения хлора), а также частицы пыли, сажи. Некоторые виды растений особо чувствительны к загрязнению атмосферы, особенно к присутствию в ней оксида серы. Например, лишайники погибают даже при следах SO_2 . Чувствительны к задымлению ель обыкновенная, сосна, клен, липа, береза. Наиболее устойчивы туя, тополь канадский, бузина, клен американский.

Ветер, т. е. движение воздуха, оказывает влияние на испарение воды из растений. При сильных ветрах, особенно сухих (суховьях), испарение влаги растениями увеличивается, почва сильно иссушается. Растения сбрасывают значительную часть листвы, что отрицательно сказывается на фотосинтезе и урожае. Сухие ветры способствуют расселению ксерофильных форм, например перекаги-поле.

Ветер оказывает и механическое воздействие на растения. Сильные ураганные ветры в горных ущельях, на морских берегах, в тундре уничтожают деревья на больших площадях. Во многих местах земного шара ветры дуют в одном и том же направлении, в результате чего создаются так называемые *флаговидные формы растений* (см. рис. 165, В, 12).

ЭДАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ

Эдафические (греч. edaphos — земля, почва) факторы определяются свойствами субстрата. Субстрат может быть незначительно затронут процессами физического выветривания или его поверхностный неветренный слой превращается в почву.

По мнению В. В. Докучаева (1951), почва является самостоятельным природным телом, которое образуется из поверхностных слоев горных пород при совместном воздействии на них почвообразующих факторов: воды, ветра, температуры, животных и растительных организмов. Почвообразовательные процессы очень сложные и

зависят от одновременного воздействия разных экологических факторов. Ведущая роль в этих процессах принадлежит низшим и высшим растениям.

Образование почвы и развитие растительных организмов неразрывно связаны между собой и взаимно обусловлены. В жизни растений почва играет роль среды укрепления, водоснабжения и минерального питания. Учение о приуроченности растений к почвам было развито в работах геоботаников экологической школы (Л. Г. Раменский и др.) и школы индикационной геоботаники (С. В. Викторов и др.). Многие виды растений служат индикаторами почвенных условий. Установлены растения-индикаторы черноземных, солончаковых, песчаных, каменистых почв. При помощи растений-индикаторов можно определить наличие в почве различных элементов — меди, урана, цинка, алюминия, азота, калия, фосфора и др. Так, растение смолка «помогло» обнаружить некоторые месторождения меди в Западной Сибири, астрагал — месторождения урановых и селеновых руд в США.

Можно выделить целый ряд экологических групп растений по отношению к разным свойствам почвы.

По отношению к валовому составу почвы различают олиготрофные растения, растения-подушки, галофиты, кальцефиты и кальцефобы, псаммофиты, литофиты и др.

Олиготрофные растения (греч. oligos — незначительный и trope — пища) живут на бедных минеральными солями субстратах, как правило, кислых. К ним относятся многие мхи (сфагновые, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum*), лишайники (*Cladonia sylvatica*, *Cetraria islandica*), некоторые травянистые растения болот (пушица), а также растения, обитающие на тощих оподзоленных почвах, в сухих степях и полупустынях.

Наиболее распространенными олиготрофами являются растения сухих сосновых лесов и пустой: сосна, можжевельник, вереск, а также вечнозеленые кустарнички *эрикоидного типа*, произрастающие на верховых и переходных болотах и относящиеся главным образом к сем. вересковых (*Ericaceae*) — клюква, подбел, мирт болотный, багульник, голубика, водяника.

Олиготрофные растения имеют мелкие плотные листья, с загнутыми краями, часто скрученные, верхняя сторона листа покрыта толстой кутикулой, эпидермис толстостенный, плотная столбчатая ткань. Как видно, морфологическая и анатомическая реакция на недостаток почвенного питания сходна с некоторыми типами реакций на недостаток влаги. Мелколистность, мелкоклеточность и другие признаки ксероморфной структуры олиготрофов свидетельствуют о строгой экономии влаги. Некоторые авторы относят эту группу растений к *ксероморфным олиготрофам* (Т. И. Серебрякова, 1978).

Наряду с признаками ксероморфной структуры в листе отмечаются и некоторые гигроморфные особенности. Так, клетки губчатой паренхимы нижней стороны листа крупные, с большими

межклетниками. Осмотическое давление их клеточного сока сравнительно невысокое.

Растения-подушки являются своеобразной группой растений, которая экологически может быть отнесена к олиготрофам, так как приурочена исключительно к бедным — каменистым, песчаным — и нередко холодным субстратам. Они всегда растут на освещенных открытых местообитаниях — в тундрах, холодных пустынях, на океанических побережьях, в высокогорьях, при повышенном содержании ультрафиолетовых лучей в атмосфере и относятся к группе светолюбивых растений.

Главная морфологическая особенность подушковидных растений — низкорослость, ограниченный рост побегов в длину, обильное их ветвление. Все побеги тесно сближены, иногда плотно прижаты друг к другу, что приводит к образованию общей, как бы подстриженной, поверхности — подушки. Рост стеблей тормозится главным образом прямым и ярким светом, а также другими неблагоприятными для роста факторами: недостатком минерального питания, сухостью, низкими температурами субстрата, сильными ветрами и т. д.

Возраст подушковидных растений достигает иногда нескольких сотен лет. Эту жизненную форму приобретают в сходных условиях растения различных семейств: розовые, зонтичные, гвоздичные, примуловые и др.

Подушки очень распространены и иногда целиком определяют ландшафт на каменистых океанических островах (например, азорелла, рис. 300, 1), в высокогорьях всех материков (например, виды растений, относящиеся к родам *Plantago*, *Ruscophyllum*, *Werneria*, *Eritrichium*, рис.

300, 2); на морских побережьях, в арктических тундрах (рис. 300, 3).

На сухих и холодных субстратах подушки создают свой особый микроклимат: внутри них накапливаются влага и опад, превращающийся постепенно в почвенный субстрат. Для многих характерны видоизменения органов ксероморфного типа — колючки, колючие зубцы на листьях и др. (астрангалы, акантолимон, рис. 300, 4).

Галофиты (греч. *hals* — соль) произрастают на сильно засоленных почвах: солончаках, по берегам морей, в засоленных степях.

Избыток солей в почве чрезвычайно затрудняет поглощение воды корнями. Поступление воды в корни происходит только в том случае, если осмотическое давление в корнях выше, чем в почвенном растворе. Почвенная вода, содержащая большое количество растворенных солей, имеет высокое осмотическое давление, что является препятствием к ее поступлению в корни растений.

Галофиты могут в какой-то степени устранить это препятствие, повысив осмотическое давление клеточного сока. Многие галофиты обладают высоким осмотическим потенциалом клеточного сока. В клетках нормальных растений оно обычно составляет 5—10 атм, редко поднимаясь до 20 атм. Измерение осмотического давления в клетках лебеды скученнолистной (*Atriplex confertifolia*) — растения, обитающего близ Большого Соленого Озера в Америке, дали поразительную цифру — 153 атм.

По габитусу и ряду физиологических особенностей галофиты делят на три группы.

Эвгалофиты, или *настоящие галофиты (солянки)*, относятся к суккулентам, цитоплазма клеток их сочных листьев и стеблей устойчива к высо-

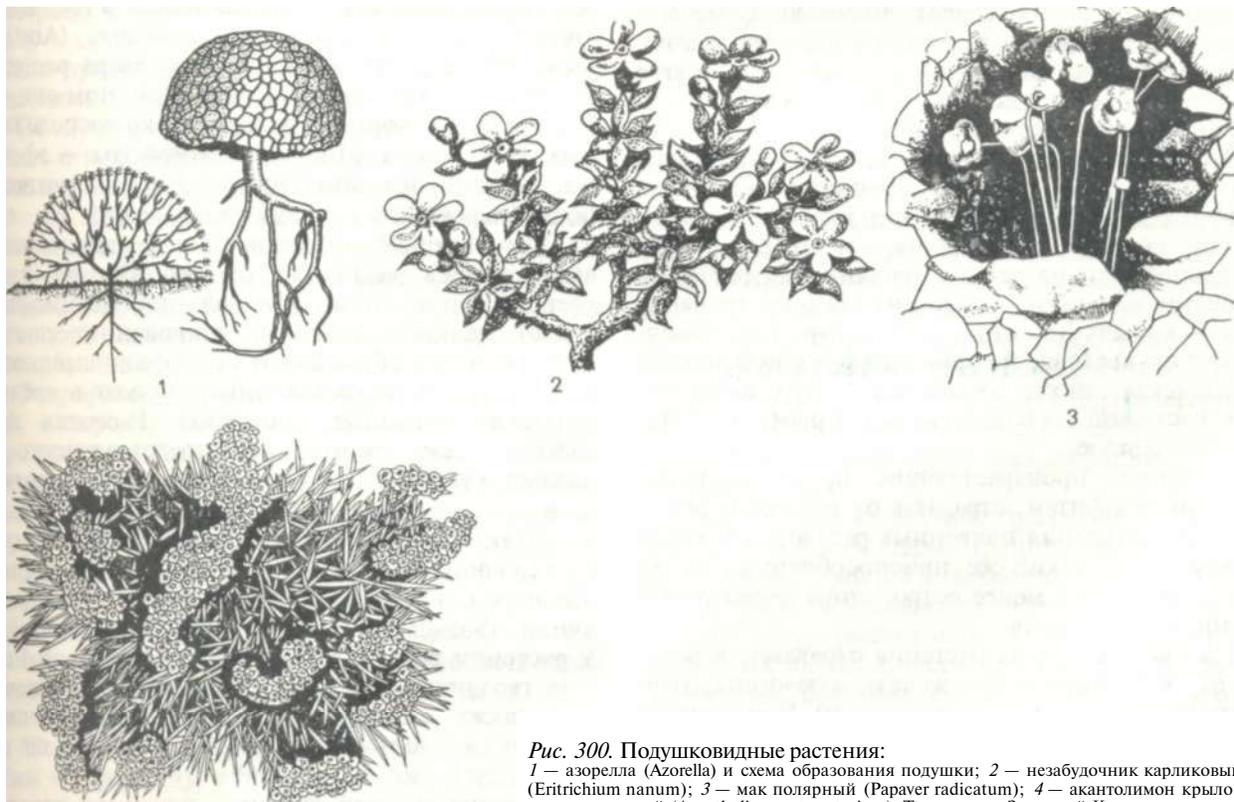


Рис. 300. Подушковидные растения:
1 — азорелла (*Azorella*) и схема образования подушки; 2 — незабудочник карликовый (*Eritrichium nanum*); 3 — мак полярный (*Papaver radiculatum*); 4 — акантолимон крыло-нрицветниковый (*Acantholimon pterostegium*). Туркмения, Западный Копетдаг

кому содержанию солей, которые накапливаются в них в больших количествах. Растут в основном на мокрых и пухлых солончаках по морским побережьям и берегам временных и постоянных соленых внутриконтинентальных озер. В этих условиях способны существовать лишь относительно немногие растения. Это преимущественно суккуленты из сем. маревых (*Chenopodiaceae*), некоторые из них распространены по всему земному шару. Таковы солерос травянистый, сарсазан шишковатый, виды сведы и солянки. Среди представителей этого семейства есть и древесные растения — саксаул черный, виды поташника, соляноколосника.

Скапливающиеся в *киногалопитах* соли выделяются при помощи особых железок, в результате чего в сухую погоду они покрываются сплошным налетом солей (виды кермека, см. рис. 119, тамариска в сухих степях, пустынях и полупустынях). Участки солончаковых пустынь — такыры — типичны для пустынь и полупустынь Средней Азии.

Гликогалопиты (солонцовые растения) обладают корневой системой, малопроницаемой для солей (виды полыни и многие другие растения засоленных полупустынь).

К галофитам относятся также *мангры* — древесно-кустарниковые растительные сообщества, обитающие на периодически затопляемых участках морских побережий (растения родов ризофора, соннератия, авиценция).

Иногда удаление избытка солей происходит путем сбрасывания листьев (у видов ситника, астры и др.). Любое растение приспосабливается к высокому содержанию солей, а следовательно, к физиологической сухости, которая бывает не менее изнуряющей, чем настоящая засуха, в соответствии со своей наследственностью. Отмечено также, что адаптация зависит от вида засоления. При хлоридном засолении растения становятся мясистыми (суккуленты), при сульфатном — обычно приобретают ксероморфную структуру.

Кальцефилы (лат. *calx*, род. п. *calcis* — известь), или *калькофиты*, обитают преимущественно на щелочных почвах, богатых кальцием, а также в местах выхода известняков, мергелей, мела. К кальцефилам из лесных травянистых растений относятся ветреница лесная; из степных травянистых — ковыль Лессинга, василек русский, таволга шестилепестная; из древесных — лиственница европейская, пихта европейская, дуб известковый, растущий на известняках в Крыму и на Западном Кавказе.

Растения, произрастающие на известняках, подобно галофитам, страдают от высокого осмотического давления почвенных растворов и могут обнаруживать такие же приспособления. Та же проблема, правда менее остро, стоит перед растениями меловых почв.

На кислых почвах растения страдают, вероятно, от свободных ионов железа, алюминия, марганца (см. Базофильные организмы). Чем вызвана потребность этих растений в извести, пока не ясно. Правда, кальций — элемент, играющий существенную роль в жизни всех растений, но те

небольшие его количества, которые необходимы растению, могут быть получены почти из любой почвы. Следовательно, причина здесь более глубокая.

Кальцефобы (лат. *calx* — известь и греч. *phobos* — боязнь) избегают известняковых почв, лучше всего чувствуют себя на кислых почвах. Строгие кальцефобы при содержании в почве

НСО_3 и Ca^{2+} образуют в корнях большие количества соединений, тормозящих их рост. Способны связывать ионы тяжелых металлов, избыток которых в кислых почвах не вредит им. К кальцефобам относятся торфяные мхи, из злаков — лерхенфельдия извилистая и др.

Некоторые растения настолько нетерпимы к извести, что ее присутствие в воде оказывает на них отравляющее действие. Однако причины такой нетерпимости пока не ясны.

Псаммофиты (греч. *psammis* — песок) растут на подвижных песках, главным образом в пустынях (например, известные пустыни Средней Азии Каракумы — Черные пески и Кызылкум — Красные пески). Имеют ряд приспособлений для существования на перевеваемых ветром («движущихся») песках, оголяющих корневую систему или засыпающих растения и затрудняющих прорастание семян. Древесные и кустарниковые псаммофиты образуют мощные придаточные корни на стволах, погребенных в песке (саксаул, кандым), и побеги из придаточных почек на оголенных корнях (песчаная акация).

Травянистые псаммофиты образуют подземные побеги иногда в виде длинных, быстро растущих корневищ, пробивающихся сквозь толщу песка (осока песчаная). Особенно хорошо приспособились к перемещению песка многие многолетние злаки. Так, встречающиеся в среднеазиатских пустынях виды рода аристида (*Aristida*) продолжают расти в тех случаях, когда растение засыпано до кончиков листьев; при этом они образуют новые корни в более высоко расположенных слоях песка. Многие псаммофиты — эфемеры, местами покрывающие до 50 % поверхности почвы, влажной в верхних слоях весной.

Для уменьшения испарения у псаммофитов выработались различные приспособления, часто ксероморфного типа. Многолетние псаммофиты имеют мелкие сильно редуцированные листья, которые летом сбрасывают (кустарник смирновия туркестанская, встречающийся только в среднеазиатских песчаных пустынях). Растения рода джужгун (сем. гречишных), представленного 30 видами кустарников, безлиственны, а их короткие ассимилирующие побеги летом сбрасываются. То же характерно для типичного псаммофита — саксаула белого (*Haloxylon persicum*), кустоподобных высоких (до 5 м) растений некоторых видов солянки (*Salsola*) и видов астрагала (*Astragalus*). У растений рода колючелистник (*Acanthophyllum*, сем. гвоздичных) листья превращены в колючки (см. также склерофиты). Благодаря различным придаткам плоды псаммофитов летучи и не повреждаются песком.

В распределении растительности на Пересы-

пающихся песках существует определенная закономерность. Гребни перемещающихся барханов заселяются злаками, верхние части склонов зарастают кустарниками, нижние их части — травами, а на уплотненных песках между барханами развиваются эфемеры.

Литофиты (греч. lithos — камень), или *петрофиты*, произрастают на камнях, скалах или в их трещинах. Обычно на камне сначала поселяются бактерии и водоросли, затем корковые, или накипные, лишайники, потом листоватые лишайники и мхи, накапливающие слой гумуса, и наконец высшие растения (многочисленные виды папоротников, овсяницы, колокольчика, из древесных пород — можжевельник и сосна). В высокогорьях на каменистом субстрате — щебне — растения имеют мощные, глубоко уходящие корневые системы. Так, на щебне в альпийском высотном поясе обитают мак альпийский, резуха альпийская, родиола розовая, а на влажном кремнистом щебне господствуют кисличник двухстолбчатый, дороникум Клузия, ситник трехраздельный. Трещины в скалах заняты преимущественно растениями-подушками — лапчатка стеблевая, крупки.

В составе флоры каменных скальных пород встречаются те же роды, что и во флоре известняковых скал, но представленные другими видами — проломник многоцветковый, полынь мутелиновая, крупка сомнительная и уже известное растение-подушка незабудочник карликовый (см. рис. 300, 2).

Все описанные выше экологические группы (растения-подушки, галофиты, кальцефилы и кальцефобы, псаммофиты, литофиты) относятся, несомненно, к олиготрофным организмам, так как растут на бедных питательными веществами субстратах и чаще всего при дефиците влаги. Поэтому в их морфоанатомической структуре много общих признаков, прежде всего ксероморфных, позволяющих экономить влагу.

По произрастанию некоторых видов можно судить о наличии в почве определенных химических элементов. Кроме кальцефилов и кальцефобов, здесь следует назвать *растения-нитрофилы*, произрастающие на почвах, богатых нитратами, — крапива двудомная, малина, лопух паутинистый, недотрога обыкновенная, хмель, гравилат городской, бодяк огородный, чистотел, яснотка белая, бузина черная.

Эвтрофные растения, эвтрофы (греч. eutrophia — хорошее питание), требовательны к плодородию почв, хорошо растут на почвах, богатых гумусом и элементами минерального питания. Таковы, например, широколиственные древесные породы (дуб черешчатый, граб, ясень), кустарники (жимолость татарская, терн и др.), травы широколиственных лесов (сныть, ветреница, медуница), а также растения черноземных степей, тучных лугов, низинных болот. Большинство культурных растений также относится к этой экологической группе.

Мезотрофные растения, мезотрофы (греч. mesos — средний), обитают на почвах с умеренным содержанием элементов минерального пита-

ния; занимают промежуточное положение между олиготрофами и эвтрофами. К мезотрофам относятся зеленые мхи, некоторые древесные породы (ель), из кустарников — черника, брусника, многочисленные травянистые растения, обитающие под пологом темнохвойного леса (кислица, майник и др.), а также большое число видов луговых, полевых и лесных фитоценозов — овсяница красная, вейник тростниковидный, орляк, марьянник дубравный, пахучка обыкновенная, плаун булавовидный, лапчатка прямостоячая, тысячелистник и др.

Распространение многих растений и растительных сообществ связано с определенной кислотностью почвы. Реакция почвенного раствора определяется концентрацией свободных ионов H^+ и OH^- , характеризуется величиной рН и колеблется от 3,5 до 8–9; рН 7 характерен для нейтральных, рН < 7 — для кислых и рН > 7 — для щелочных почв. Согласно классификации Браун-Бланке, различают ацидофильные, нейтрофильные, базифильные и индифферентные виды.

Ацидофильные растения, ацидофилы (лат. acidus — кислый), предпочитают кислые почвы. Крайними ацидофилами являются растения, произрастающие на очень кислых почвах (рН 3,8–5,0), — голубика, черника, багульник и другие олиготрофы сфагновых болот, чина болотная, седмичник, щавель обыкновенный, ожика волосистая. Слабокислые почвы предпочитают ветреница дубравная, шучка дернистая, калужница болотная, гравилат речной, хвощ болотный, кошачья лапка. Умеренными ацидофилами являются тысячелистник обыкновенный, таволга вязолистная, земляника лесная, лютик едкий, герань лесная, многие культурные растения (лен, овес, рожь).

Базифильные растения, базифилы (греч. basis — основа), растут на щелочных почвах. К ним относятся многие представители бобовых (клевер луговой, горох посевной), злаки (тимopheевка луговая, костер безостый), белая акация, скумпия и другие кальцефилы.

Нейтрофильные растения, нейтрофилы (лат. neuter — ни тот, ни другой), растут на нейтральных почвах. Группа этих растений сравнительно немногочисленна: люцерна серповидная, клевер горный, таволга шестилепестная, подмаренник настоящий, чабрец обыкновенный, ежа сборная, осока ранняя, свекла обыкновенная.

Индифферентные виды могут произрастать на почвах с разным значением рН — ландыш, овсяница овечья, фиалка болотная, вороний глаз, полвица собачья.

Мир живых существ подразделяется, как известно, на две большие группы, различающиеся по источнику энергии, необходимой для поддержания жизнедеятельности. Организмы, способные непосредственно использовать абиотические источники энергии, являются автотрофными.

Высшие растения по способу питания относятся к *автотрофным организмам*, для них характерен фотосинтез в сочетании с почвенным питанием, доставляющим растению все необходимые минеральные элементы. Способ питания отражен

в облике высшего растения с его развитой системой облиственных зеленых побегов и интенсивно распространяющейся в почве корневой системой. Кроме наземных зеленых растений, к автотрофам относятся водоросли, фототрофные бактерии, способные к фотосинтезу, а также некоторые бактерии, использующие окисление неорганических веществ, — хемоавтотрофы.

Вторую большую группу живых существ составляют *гетеротрофные организмы*. Настоящие гетеротрофные организмы, способные питаться мертвыми органическими остатками, имеются только среди грибов и бактерий. Однако и у высших растений существует ряд приспособлений к использованию не только минеральных, но и органических веществ субстрата. Это особенно важно в условиях почти полного отсутствия минеральных солей, например при жизни на сфагновых торфяниках, бедных выщелоченных почвах, при эпифитном образе жизни. В связи с этим можно выделить группы растений, отличающиеся специфическим способом питания и получения энергии.

Симбиотрофные организмы, симбиотрофы (греч. symbiosis — совместная жизнь), — цветковые растения, способные к фотосинтезу, но получающие дополнительное азотное питание благодаря симбиозу с грибами (*микориза*) или бактериями (*бактериориза*), поселяющимися в их корнях (см. рис. 141, 142).

Симбиотрофы бывают *факультативные* (лат. facultas — возможность), когда каждый из организмов при отсутствии партнера может жить самостоятельно, и *облигатные* (лат. obligatus — обязательный), когда один из организмов (или оба) оказывается в такой зависимости от другого, что самостоятельное существование невозможно.

К *обязательным микоризникам* относится большинство наших древесных пород и травянистых растений болот и лугов. Целые семейства цветковых, например грушанковых, орхидных, вересковых, характеризуются тем, что образование микоризы у их представителей начинается с момента прорастания семян и без соответствующего гриба проросток не развивается. Такое симбиотрофное питание основано на хорошо отрегулированном взаимном паразитизме цветкового растения и гриба, добывающих питание из разных веществ окружающей среды (Э. С. Терехин, 1977).

Сапрофиты (греч. sarpōs — гнилой) — организмы, для которых характерно гетеротрофное питание с помощью грибов-симбионтов. Высшее растение утрачивает способность к фотосинтезу, а вследствие этого и зеленую окраску побегов. Последние становятся беловатыми, буроватыми или розовыми от антоциана; листья редуцируются и превращаются в бесцветные, часто мясистые чешуи. Под влиянием гриба рост корней в длину ограничивается, зато они разрастаются в толщину и приобретают своеобразную коралловидную или гнездообразную форму. Такие цветковые растения-сапрофиты известны главным образом из сем. орхидных — надбородник, гнездовка, ладьян и грушанковых — поддельник (рис. 301).

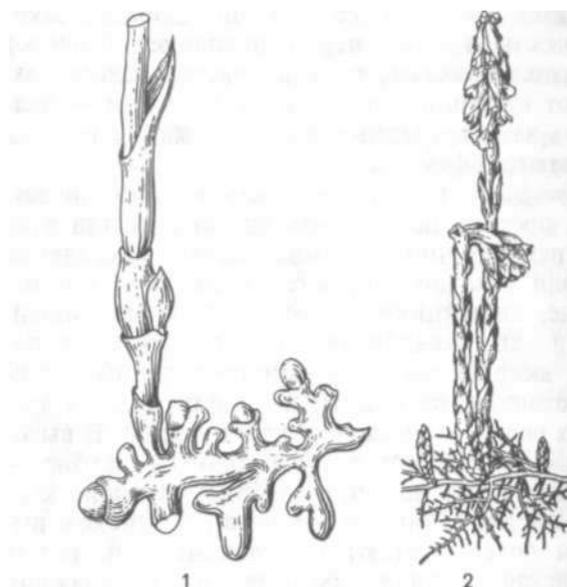


Рис. 301. Растения-сапрофиты:

1 — ладьян трехнадрезный (*Corallorhiza trifida*); 2 — поддельник обыкновенный (*Nurpupitus monotropa*)

Понятие «сапрофиты» в применении к цветковым растениям довольно условно и не вполне точно отражает сущность их способа питания; фактически они являются паразитами на сожителях с ними грибах-сапрофитах; это крайняя форма симбиотрофности.

Паразиты и полупаразиты (греч. parasites — нахлебник) — виды растений с особой формой взаимоотношений, носящей антагонистический характер. Так, некоторые виды цветковых используют другие растения — автотрофы в качестве источника пищи, что сказывается на их габитусе. Они утрачивают зеленую окраску, стебли и листья их редуцированы, анатомическое строение упрощено. Вместо корней у паразитирующих растений развиваются своеобразные присоски-гаустории, внедряющиеся в проводящие ткани растения-хозяина. К растениям-паразитам относятся виды рода заразики, часто паразитирующие на подсолнечнике, Петров крест — на корнях орешника, виды повилики — на побегах клевера, люцерны, крапивы, льна, ив и других дикорастущих и культурных растений (рис. 302).

Предельная адаптация к паразитическому образу жизни наблюдается у тропического растения раффлезии, паразитирующего на корнях винограда (рис. 302, 3). Вегетативное тело редуцировано до нескольких нитей, похожих на грибные пифы, которые разветвляются в тканях растения-хозяина. Цветки возникают прямо из корней растения-хозяина, так что кажется, будто они растут на почве. Цветки раффлезии самые крупные в растительном царстве (до 1 м в поперечнике), тускло красноватой окраски и запахом гниющего мяса. Цветки опыляются мухами, а плоды распространяются слонами.

Кроме облигатных паразитов, полностью утративших способность к фотосинтезу, имеются разнообразные *растения-полупаразиты*. У них сохраняются нормальные зеленые, облиственные побеги, а почвенное питание становится парази-

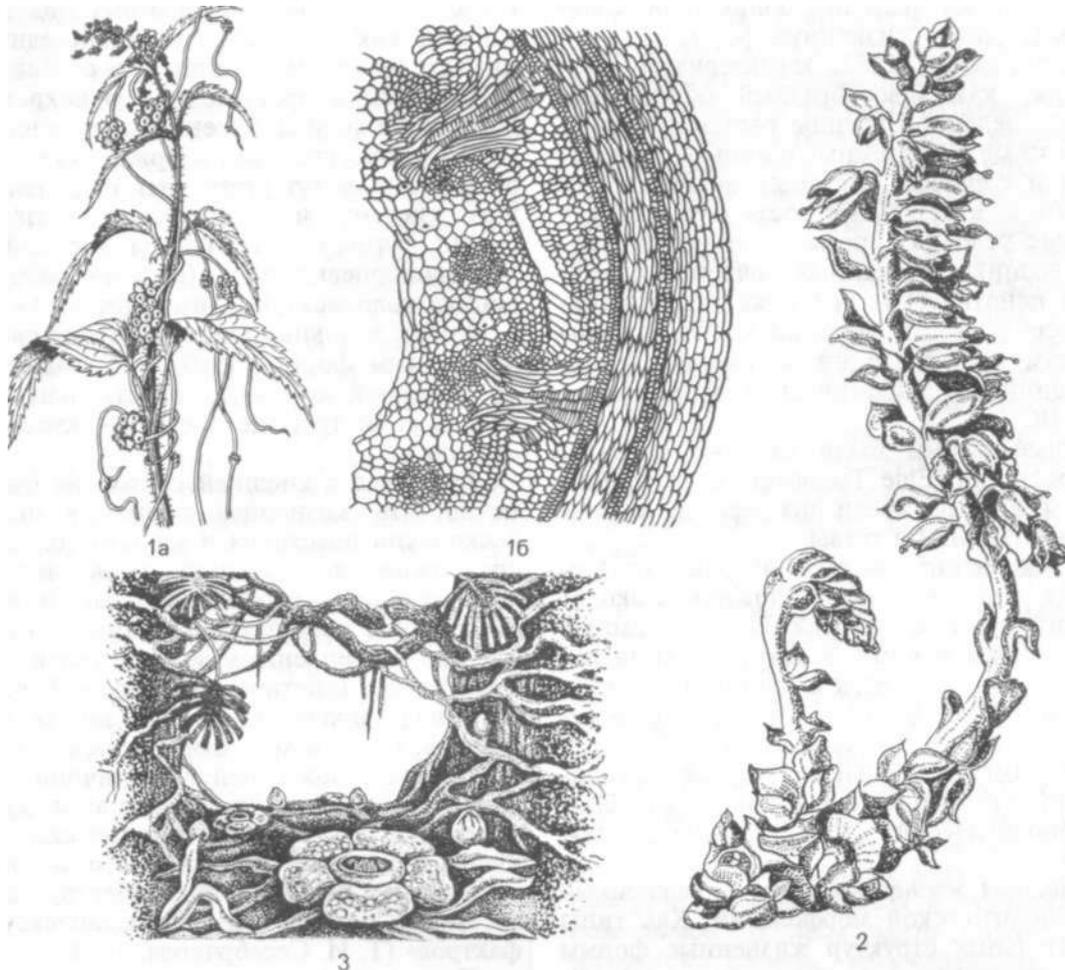


Рис. 302. Растения-паразиты:

1 — повилика европейская (*Cuscuta europaea*): а — общий вид растения, паразитирующего на крапиве; б — поперечный срез растения-хозяина и повилики; 2 — Петров крест чешуйчатый (*Lathraea squamaria*) на корнях лещины; 3 — раффлезия (*Rafflesia arnoldii*)

ческим. Оно осуществляется за счет образующихся вместо мелких сосущих корней-присосков, внедряющихся в корни или ветви растения-хозяина. К полупаразитам принадлежит широко распространенный в Европе кустарничек омела, растущий на ветвях деревьев (см. рис. 144). Известны полупаразиты среди луговых трав (виды погремка, марьянника).

Некоторые автотрофные растения способны улавливать насекомых и частично переваривать их с помощью протеолитических ферментов и органических кислот. Этим они восполняют недостаток азота и других питательных веществ в субстрате. Известно около 500 видов *насекомоядных*, или *хищных растений*, обитающих в лесах умеренного пояса в местах с недостатком азота, фосфора, калия. Одни из них обитают в водоемах (виды пузырчатки, альдрованды), корневая система у них полностью редуцирована; другие — на верховых болотах (виды росянки, жирянки). Большинство насекомоядных растений — представители тропических регионов. У хищных растений сформировались различные, часто сложные приспособления для привлечения и ловли насекомых (см. рис. 225).

Изучение экологических групп растений, выделяемых по определенному фактору, позволяет

проследить основные закономерности в топографическом размещении видов конкретного региона. Многие виды и растительные сообщества широко используются в настоящее время в качестве индикаторов.

Следует отметить, что расчленение воздействия на растения окружающей среды на отдельные факторы искусственно, так как в природных условиях и в культуре растения всегда находятся под влиянием не одного какого-либо экологического фактора, а всего их комплекса. Действие каждого экологического фактора на растение меняется в зависимости от сочетания с другими факторами. Так как все перечисленные выше экологические факторы неразрывно связаны, изменение одного из них неминуемо влечет за собой изменение всех других.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

В процессе длительного исторического развития растения приобрели различные эколого-биологические особенности, соответствующие конкретным условиям окружающей среды. Эти приспособительные особенности придают расте-

ниям определенный внешний облик и обуславливают определенную жизненную форму.

И. Г. Серебряков (1962) характеризует *жизненную форму* как «своеобразный общий вид (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы — подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Этот габитус исторически возникает в данных почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям». В таком представлении жизненная форма является единицей экологической классификации растений.

Жизненные формы были впервые описаны именно у растений. Еще Теофраст, классифицируя растения, выделял среди них деревья, кустарники, полукустарники и травы.

Термин «жизненная форма» впервые употребил в 1884 г. один из основоположников экологии растений датский ботаник Й. Э. Варминг, понимая под этим «форму, в которой вегетативное тело растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания».

Как синонимы или близкие понятия в экологии растений употребляются термины «экобиоморфа», «биологический тип», «форма роста», «эпиморфа».

Классификация жизненных форм — важнейшая проблема экологической морфологии. Как типы приспособительных структур жизненные формы наглядно показывают, с одной стороны, разнообразие путей приспособления *разных видов* растений к одним и тем же условиям среды, а с другой — возможность схождения этих путей у растений разных систематических групп. Первая попытка классифицировать жизненные формы была предпринята в 1806 г. немецким естествоиспытателем, «отцом географии растений» А. Гумбольдтом (1769—1859). Применительно к ботаническим знаниям того времени А. Гумбольдт установил жизненные формы только по внешним признакам. Он разделил все растения на 16 «форм», названия которых часто совпадают с наименованиями крупных систематических групп («форма пальм», «форма мимозовых», «форма алоэ»), однако здесь имелись в виду не родственные отношения, а конвергентное схождение в облике. Так, к «форме кактусов» А. Гумбольдт отнес поразительно с ними сходные по внешнему виду африканские молочаи.

Признаки, на которых строились все последующие классификации, разнообразны, чаще всего это структура вегетативных органов либо приспособительные особенности растений к одному-двум ведущим, наиболее существенным факторам среды.

Известно, что каждая жизненная форма обладает определенным габитусом, физиологическими особенностями, динамикой роста и развития. Следует помнить, что жизненная форма каждого растения изменяется в онтогенезе (так, однолетние сеянцы многих древесных растений еще не

имеют формы дерева), поэтому под *жизненной формой* как классификационной единицей понимают совокупность взрослых особей. В онтогенезе растения происходит неоднократная смена жизненной формы. Ювенильные растения многих поликарпических трав стержнекорневые. С возрастом они могут утрачивать стержневую корневую систему и становиться кистекарневыми (сивец луговой, купальница европейская) или короткокорневищными (василек сибирский, вероника колосистая). Один и тот же вид растений в разных условиях может относиться к разным жизненным формам (дуб, ель, можжевельник и др., в лесной зоне — высокоствольные деревья, а на северной границе ареала — кустарники или стланики).

Гармония с внешней средой не означает, конечно, что жизненная форма любого растения бесконечно пластична и зависит только от непосредственно действующих на нее в данный момент условий. «Каждый вид растений реагирует на внешние воздействия в рамках своих наследственно закрепленных возможностей, запрограммированных генетическим кодом. У особи каждого вида проявляется своя норма реакции, а главное, во всем ходе формообразования, особенно в уже сложившейся типичной жизненной форме взрослой особи данного вида, проявляются черты наследственной, исторически выработавшейся в процессе естественного отбора *приспособленности* растения к господствующему в области его распространения комплексу *внешних факторов*» (Т. И. Серебрякова, 1974).

Поэтому, в понятие «жизненная форма» со времен Й. Э. Варминга входит представление о соответствии ее структурных особенностей условиям жизни, об адаптивном, приспособительном значении тех или иных признаков габитуса растений.

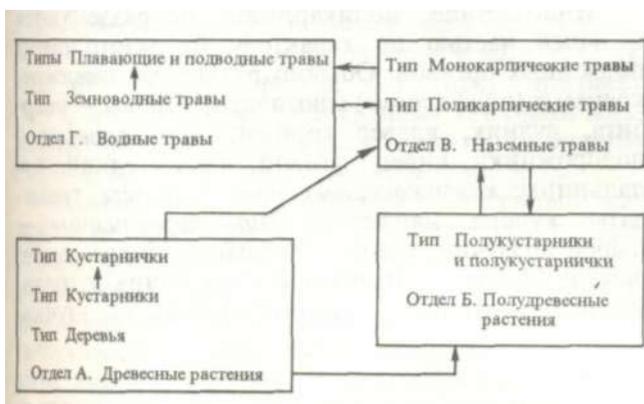
В настоящее время существует ряд классификаций жизненных форм, но пока нет общепринятой единой классификации.

Эколого-морфологическая классификация. Категорией эколого-морфологической классификации мы уже неоднократно пользовались как наиболее обиходными — «дерево», «кустарник», «стланец», «подушка», «лиана», «корневищный травянистый многолетник» и т. д. Все они — названия крупных категорий жизненных форм, выделенных еще в древние времена. Однако в этой классификации не всегда очевидна приспособленность той или иной формы. Например, для растений-подушек она ясна, а вот к чему приспособилось «дерево»? Т. И. Серебрякова (1974) прослеживает четкое соответствие «дерева» определенному комплексу внешних факторов. По данным статистического анализа, самый высокий процент деревьев — во флоре влажнотропических лесов, а в тундре, высокогорьях нет ни одного настоящего прямостоячего дерева. В условиях тайги умеренно холодной зоны деревья составляют всего небольшой процент от общего числа видов и представлены несколькими видами, хотя и господствующими в ландшафте. Деревья этой зоны имеют специфические особенности мор-

фоанатомической структуры для перенесения холодного сезона.

Во флоре умеренной лесной зоны Европы деревья составляют не более 10—12 % общего числа видов. Таким образом, жизненная форма «дерево» является высокоспециализированным типом растения, приспособленным к климатическим и ценологическим условиям, наиболее оптимальным для роста. Жизнь в лесу в окружении соседних деревьев требует вынесения органов фотосинтеза вверх. К древесным формам относятся наиболее крупные высшие растения, они обладают способностью длительного нарастания побегов, кроны их занимают максимальное пространство над землей.

Наиболее разработанной современной классификацией жизненных форм покрытосеменных и хвойных на основе эколого-морфологических признаков является классификация, предложенная И. Г. Серебряковым (1962). В ней использован комплекс признаков в соподчиненной системе и приняты следующие единицы классификации: отделы, типы, классы, подклассы, группы, подгруппы, секции жизненных форм и собственно жизненные формы. Собственно жизненная форма может быть уподоблена виду в систематике и является основной единицей экологической системы растений.



Выделение *отделов* основано на структуре надземных осей (древесные, полудревесные и травянистые растения); *типов* — на относительной длительности жизни надземных осей (в отделе древесных) или на длительности жизни растений в целом (в отделе наземных травянистых растений). Классы в пределах типов выделяют на основе структуры побегов, например растения с прямостоячими, стелющимися, лиановидными и другими побегами. Более мелкие таксономические единицы выделены по более частным признакам.

Рассмотрим основные отделы и типы жизненных форм.

Древесные растения, подразделяются на деревья, кустарники и кустарнички.

Дерево (arbor) — растение с многолетним, в различной степени одревесневающим, разветвленным или неветвящимся главным стеблем — стволом, сохраняющимся в течение всей жизни растения, и кроной. Типичная крона из ветвей образуется у хвойных (из голосеменных) и дву-

дольных (из покрытосеменных) деревьев. Их стволы ежегодно утолщаются за счет деятельности камбия. Древовидные формы однодольных своеобразны: их крона образована пучком крупных листьев, а ствол не имеет вторичного строения (пальмы, агавы, алоэ) или утолщается за счет особой меристемы (драцена). Подобную же древовидную форму имеют крупные тропические папоротники, саговники. Деревья очень разнообразны по форме стволов, крон, направлению роста, особенностям корней (см. рис. 145, 156, 157, 163, 164, 221). Наиболее разнообразны и многочисленны деревья влажных тропиков. Высота деревьев от 2—2,5 м до 100 м и более (секвойя, эвкалипт). По высоте их условно делят на деревья первой (выше 25 м), второй (15—25 м), третьей (7—15 м) величины и низкие деревья (менее 7 м). Отдельные виды живут до 3000—5000 лет (см. фанерофиты).

Кустарник (frutex) — многолетнее древесное растение, дающее в отличие от дерева наиболее мощные боковые побеги у самой поверхности почвы (рис. 303). Главный ствол хорошо заметен лишь у молодых растений, затем он теряется среди новых стволиков, образующихся из спящих почек у основания побегов. Высота кустарников от 0,8 до 6 м, продолжительность жизни отдельных стволиков 10—20 (редко до 50) лет, всего куста — до нескольких сотен лет. Распространены во всех растительных зонах, но наиболее разнообразны в субтропиках и субальпийском горном поясе. В лесу часто образуют подлесок (орешник, сирень, можжевельник, смородина, крыжовник, жимолость). В ходе эволюции возникли, вероятно, из деревьев в результате приспособления к неблагоприятным условиям — засуха, низкие температуры (см. фанерофиты).

Кустарничек (gruticulus) — низкорослое (от 5 до 60 см) многолетнее растение с древеснеющими, сильно ветвящимися побегами, обычно не имеющее явно выраженного главного ствола, часто с длинным корневищем (черника, брусника,

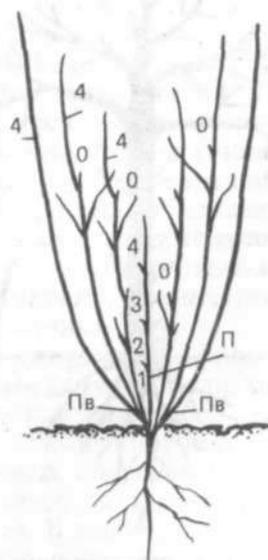


Рис. 303. Схема образования кустарника: П — первичный (главный) побег; Пв — почки возобновления; О — отмершие кончики побегов; 1—4 — последовательные годовые приросты

вереск, подбел, мирт болотный). Побеги кустарничков бывают ползучими (клюква), иногда, особенно в высокогорьях, встречаются подушковидные формы (диапенсия лапландская). Кустарнички преобладают в растительном покрове тундры, иногда образуют сплошной ярус в хвойных лесах, на сфагновых болотах, в высокогорьях (см. хамефиты).

// *Полудревесные растения* — включают полукустарники и полукустарнички.

Полукустарник (suffrutex) — многолетнее растение, у которого нижние части надземных побегов, несущие почки возобновления, одревесневают и сохраняются несколько лет, а верхние травянистые части стебля ежегодно отмирают. Высота полукустарников до 80 см, редко 150—200 см. Растут главным образом в аридных областях — некоторые виды полыни, астрагала, солянки, в Беларуси — малина, ежевика, паслен сладко-горький (см. хамефиты).

Полукустарничек (suffruticulus) — низкорослое многолетнее растение, у которого ежегодно отмирает большая часть надземных побегов (как у трав), но остаются их одревесневающие основания с почками на некоторой высоте над землей — тимьян, или богородская трава, лаванда, некоторые виды шалфея. Вместе с полукустарниками составляют основу растительности склонов гор в Средиземноморье. Для обеих групп в крайних условиях существования характерна подушковидность (см. хамефиты).

Различия в длительности жизни и характере отмирания скелетных осей в системе побегов у деревьев, кустарников, кустарничков, полукустарников и длиннопобеговых многолетних трав показана на рис. 304.

III. Травянистые растения, травы (herbae). Эколого-морфологический признак травянистых растений сезонного климата — отсутствие прямо-

стоячих надземных стеблей, переживающих неблагоприятный сезон. Травы могут быть как однолетними (см. терофиты), так и многолетними, почки возобновления которых находятся на уровне почвы (см. гемикриптофиты) или в почве (см. криптофиты) и располагаются на корневищах, каудексах, клубнях, луковицах, реже — на ползучих подземных побегах. Часто основным признаком трав считается мягкий или сочный надземный стебель либо некоторые черты его внутреннего строения (слабое одревеснение, рассеченная или сильно паренхиматизированная стебла, отсутствие перидермы, слабая деятельность камбия). Вероятно, большинство трав сезонного климата возникло от деревьев, кустарников или лиан.

Подразделение наземных травянистых растений основано в системе И. Г. Серебрякова на признаке *моно-* или *поликарпичности* (греч. *topos* — один, *poly* — много и *karpos* — плод; соответственно растения, плодоносящие один раз в жизни и способные к повторному плодоношению). Большинство многолетних трав — поликарпики, но бывают и монокарпики: несколько лет растут, оставаясь розеточным побегом, а затем зацветают и после плодоношения отмирают (многие зонтичные — тмин, порезник, дягель; ферулы — в Средней Азии). К монокарпикам относятся также однолетние травы.

Многолетние поликарпики подразделяются большей частью по характеру их многолетних подземных органов. Обычно различают *стержнекорневые (каудексовые)* многолетние травы — свербига, дудник, клевер горный; *кистекорневые* — подорожники, сивец луговой, лютик едкий, купальницы; *короткокорневищные* — ирисы, гравилаты, купена, манжетки; *длиннокорневищные* — пырей ползучий, майник, грушанки; *дерновинные*: рыхлокустовые — тимopheевка, овсяница луговая, мятлик дубравный; плотнокустовые — щучка,

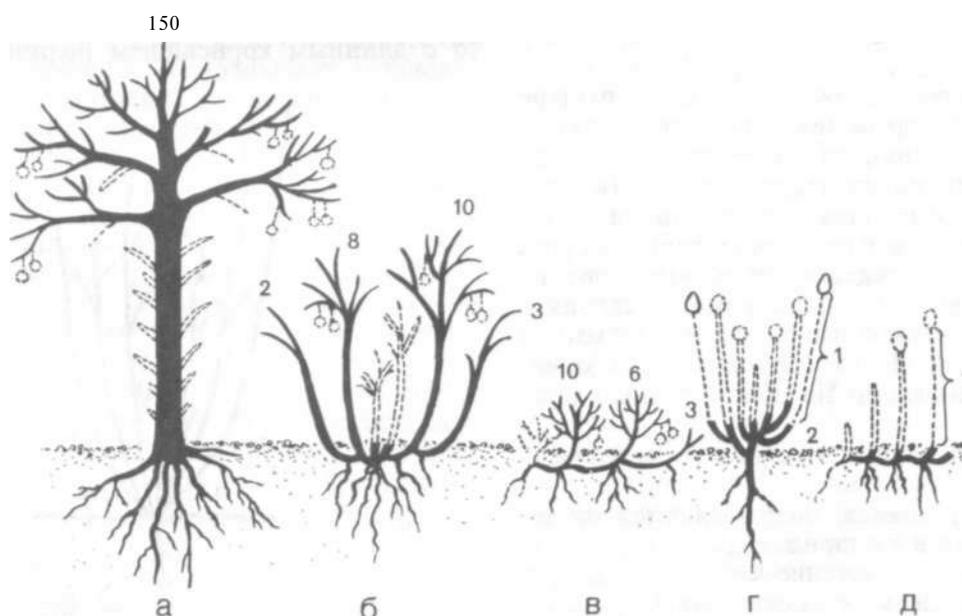


Рис. 304. Древесные и травянистые жизненные формы, соотношение многолетних и отмирающих частей (схема, по Т. И. Серебряковой, 1972):

a — дерево; *b* — кустарник; *v* — кустарничек; *г* — полукустарник; *д* — длиннопобеговая трава. Многолетние части зачернены; отмершие ранее показаны двойным пунктиром; отмирающие в текущем году — пунктиром; цифрами обозначены примерный возраст отдельных скелетных осей и их систем

белоус, ковыли; *клубнеобразующие* — хохлатки, борщ, ятрышники, цикламен, картофель; *луковичные* — тюльпан, нарцисс.

Однолетние травы не имеют органов вегетативного возобновления и отмирают после цветения и плодоношения целиком, вместе с корневой системой, оставляя только семена. Среди однолетников можно различать группы по продолжительности жизни, от *эфимеров*, проходящих весь жизненный цикл за считанные недели, до *переняющих* (лат. *perennis* — многолетний) форм, способных перезимовывать в вегетативном или цветущем состоянии и продолжать развитие в следующем сезоне (пастушья сумка, фиалка полевая).

Особый отдел составляют водные травы; они подразделены по самому бросающемуся физиономическому признаку на погруженные (элодея), плавающие (кувшинки, водокрас) и земноводные (частуха, стрелолист, белокрыльник).

Классификация жизненных форм растений по К. Раункиеру. Одна из наиболее распространенных и универсальных классификаций жизненных форм растений была предложена в 1905—1907 гг. датским ботаником К. Раункиером. За основу биоморфологической классификации К. Раункиер взял признак, чрезвычайно важный для адаптации растений, — положение по отношению к поверхности почвы и способ защиты *почек возобновления* в течение неблагоприятного (сухого или холодного) периода. По этому признаку К. Раункиер выделил пять крупных категорий жизненных форм: фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты (рис. 305).

Фанерофиты (греч. *phaneros* — открытый, явный и *phyton* — растение) — почки зимуют или переносят засушливый период открыто, достаточно высоко над землей (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты или полупаразиты типа омелы). Количественно преобладают в условиях мягкого климата. У фанерофитов, произрастающих в умеренном и холодном поясах, а также в засушливых областях, почки защищены чешуями, иногда смолой. По высоте фанерофиты подразделяются на микрофанерофиты (от 2 до 8 м), мезофанерофиты (от 8 до 30 м) и мегафанерофиты (свыше 30 м).

Хамефиты (греч. *chamai* — на земле) — почки возобновления находятся невысоко над поверхностью почвы (на 20—30 см) и, как правило, зимой защищены снежным покровом. К этой группе относятся кустарнички, полукустарники, полукустарнички, некоторые многолетние травы (например, зеленчук), многие стелющиеся растения, растения-подушки, мхи. Хамефиты господствуют в тундрах, высокогорьях, пустынях, некоторых средиземноморских типах растительности.

Гемикриптофиты (греч. *hemi* — полу- и *cryptos* — скрытый) — почки возобновления в неблагоприятный для вегетации период года сохраняются на уровне почвы (иногда чуть выше) и защищены чешуями, опавшими листьями и снежным покровом. К этой группе относятся многие травянистые растения средних широт (виды лютика, одуванчик, живучка ползучая).

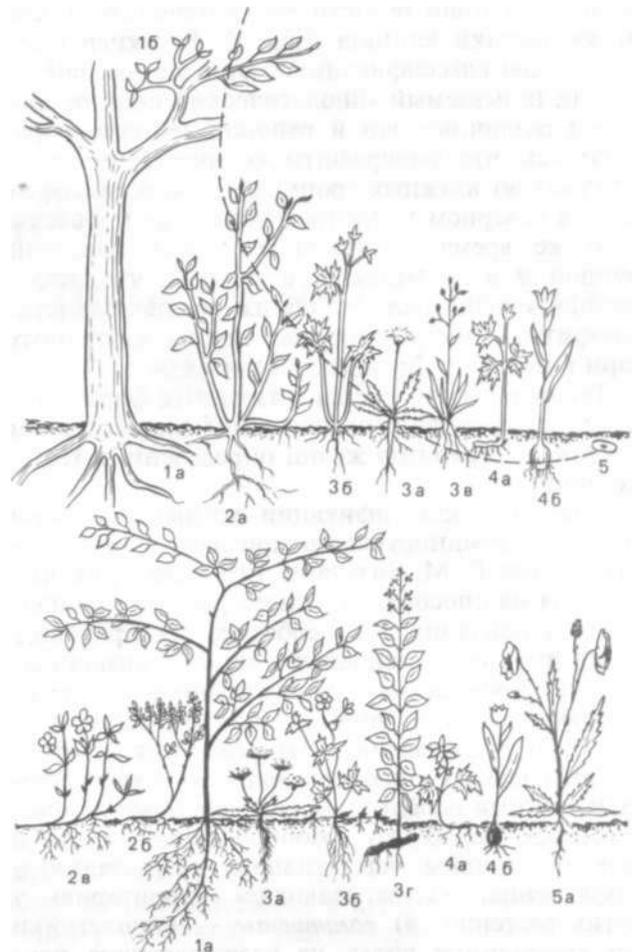


Рис. 305. Жизненные формы растений по Раункиеру: 1 — фанерофиты (1а — тополь, 1б — омела); 2 — хамефиты (2а — брусника, 2б — черника, 2с — барвинок); 3 — гемикриптофиты (3а — одуванчик, 3б — лютик, 3с — кустовой злак, 3г — вербейник обыкновенный); 4 — геофиты (4а — ветреница, корневищное растение, 4б — тюльпан, луковичное растение); 5 — терофиты (5а — мак-самосейка). Вверху черным показаны зимующие почки возобновления (пунктиром — уровень их расположения); внизу — соотношения отмирающих и перезимовывающих частей (черным — остающиеся, белым — отмирающие на зиму)

Криптофиты представлены либо *геофитами* (греч. *gē* — земля), у которых почки находятся в почве на некоторой глубине (корневищные, клубненосные, луковичные растения), либо *гидрофитами*, у которых почки зимуют под водой.

Терофиты (греч. *theros* — лето) — однолетние растения, у которых все вегетативные части отмирают к концу сезона и зимующих почек не остается. Неблагоприятный период года терофиты переживают в виде семян, из которых происходит их возобновление на следующий год (многие крестоцветные, маковые, сорные растения — василек, ярутка, аистник).

Категории жизненных форм К. Раункиера сборные, дальнейшее их подразделение основывается на разных признаках. Так, фанерофиты К. Раункиер классифицировал по размерам, характеру почечных покровов (с открытыми и закрытыми почками), по признаку листопадности и вечнозелености. В особые группы выделены лианы, суккуленты; подразделение гемикриптофитов проведено по структуре их летних побегов и строению многолетних подземных органов.

Процентный состав жизненных форм во фло-

ре той или иной области часто используют для характеристики климата. Еще К. Раункиер применял свою классификацию с этой целью, составив так называемый «биологический спектр» для флоры различных зон и районов земного шара. Оказалось, что фанерофиты количественно преобладают во влажных тропиках, гемикриптофиты — в северном умеренном и холодном поясах. В то же время хамефиты оказались массовой группой и в пустынях, и в тундрах, что, несомненно, свидетельствует об их неоднородности. Терофиты — господствующая группа жизненных форм в пустынях Древнего Средиземья.

Таким образом, состав жизненных форм приурочен к определенным климатическим условиям и отражает стратегию жизни определенных групп растений.

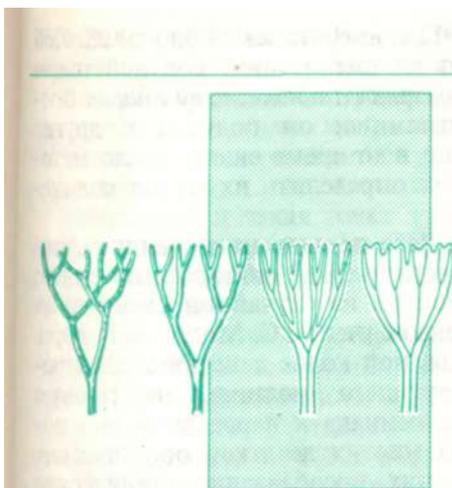
Примером классификации жизненных форм на основе доминирующего признака может служить работа Г. М. Зозулина. Его классификация основана на способе удержания растениями площади их обитания и способах распространения. Выделены пять основных типов жизненных форм: 1) *реддитивные* — многолетники, не возобновляющиеся при уничтожении их надземных частей; 2) *рестативные* — многолетники, возобновляющиеся и «сопротивляющиеся» захвату площади другими особями; 3) *иррумпитивные* — многолетники, не только возобновляющиеся, но и имеющие органы вегетативного разрастания и размножения, «захватывающие» территорию у других растений; 4) *вагативные* — однолетники или двусезонные виды, не удерживающие площадь и прорастающие каждый раз на новом мес-

те, «кочующие»; 5) *инсидентные* — не занимающие отдельной площади обитания, «сидящие» на других растениях (паразиты, эпифиты). Эти типы далее подразделяются по характеру отмирания органов, по типам побегов и другим признакам и в конечном счете закономерно распределяются по определенным климатическим областям. Классификация развивает систему жизненных форм, предложенную еще в 1915 г. известным почвоведом и геоботаником Г. Н. Высоцким, основанную на «степени вегетативной подвижности растений».

В последние годы предприняты попытки построения системы жизненных форм для всех растений и даже для организмов всех пяти царств: вирусов, бактерий, грибов, растений и животных (Ю. Г. Алеев, 1986).

Помимо таксономического подхода, сложился биотический принцип систем жизненных форм. Например, имеются системы жизненных форм для растений водной среды (С. А. Зернов, 1949), определенных ландшафтных зон, биоценозов суши и т. д.

Изучение жизненных форм, их признаков, приспособлений к переживанию неблагоприятного периода, возрастных изменений, вегетативного возобновления и размножения имеет не только чисто теоретический интерес, но и важное прикладное значение. Именно от этих особенностей зависит сохранение и возобновление дикорастущих растений, в том числе используемых человеком, например лекарственных, а также успех интродукции, т. е. переселения растений в новые для них районы.



Происхождение и важнейшие направления эволюции растений (краткий обзор)

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

Природа жизни, ее происхождение, разнообразие живых существ и объединяющая их структурная и функциональная близость занимают одно из центральных мест в биологической проблематике.

Знакомство с особенностями строения цветковых растений на разных уровнях организации, естественно, вызывает вопрос: чем обусловлено появление и огромное разнообразие внешнего и внутреннего строения представителей этой группы растений, каковы основные направления их развития, какое место занимают растения, и в частности цветковые, в общей эволюции жизни на Земле?

Обобщив уже знакомые по предыдущим главам сведения и современные точки зрения, в этой главе мы попытаемся изложить и обсудить эволюционные отношения как ключ к пониманию формы и функции у растительного организма.

В изучении истории жизни всегда проявляется попытка внедрения слепой приверженности к какому-либо убеждению или учению. Для будущего учителя такое доктринерство нежелательно. Поэтому в настоящей главе будут кратко изложены наиболее распространенные теории, различные точки зрения обсуждаемой проблемы. Большая часть соображений, на которых основываются эти теории, умозрительны, так как воспроизвести в сколько-нибудь наглядном виде события, происходившие при возникновении жизни, невозможно. Хотя современная теория эволюции может рассматриваться как совокупность научных гипотез, каждая из которых поддается проверке.

В этой главе изложены научные данные, отобранные так, чтобы создать связную картину процессов, лежащих в основе происхождения и морфоструктурного разнообразия цветковых рас-

тений в общей эволюционной концепции. Ввиду неизбежности такого отбора картина может не быть абсолютно объективной (полно и всесторонне вопрос излагается в курсе «Эволюционное учение»). Однако, подчеркивая ограничения, присущие фактическим данным и принимаемым допущениям, авторы старались придать излагаемому вопросу объективность и гипотетичность научного обзора. Следует особо отметить, что собранные в этой главе данные и выведенные из них заключения соответствуют современным взглядам: эти взгляды постоянно пересматриваются и их достоверность ограничена уровнем наших знаний в каждый данный момент.

Теории, касающиеся возникновения жизни на Земле, разнообразны и далеко не достоверны. Согласно теории стационарного состояния, Вселенная существовала вечно. Согласно другим гипотезам, Вселенная могла возникнуть из сгустка нейтронов в результате «Большого взрыва», родилась в одной из черных дыр или же была создана «Творцом».

Среди главных теорий возникновения жизни на Земле следует упомянуть следующие.

1. Жизнь была создана сверхъестественным существом в определенное время — *креационизм*.
2. Жизнь возникла неоднократно из неживого вещества — *самопроизвольное зарождение*.
3. Жизнь существовала всегда — *теория стационарного состояния*.
4. Жизнь занесена на нашу планету извне — *панспермия*.
5. Жизнь возникла в результате процессов, подчиняющихся химическим и физическим законам — *биохимическая эволюция*.

До начала 20 в. естествознание рассматривало проблему происхождения жизни как неразрешимую, относящуюся скорее к области веры, чем

знания. В конце 19 — начале 20 в. господствовало представление, согласно которому происхождение жизни можно понять только тогда, когда где-то в природе будет обнаружено самозарождение жизни. Широкое признание имела теория о занесении жизни на Землю извне — *панспермия* (греч. *pan* — всё и *sperma* — семя). Позднее возникло представление о том, что жизнь — результат случайного образования «живой молекулы», в строении которой был заложен весь план ее дальнейшего развития. Все эти положения не подтверждаются данными науки, однако в том или ином смысле имеют хождение до настоящего времени.

«Земное» происхождение жизни подтверждается прежде всего ее удивительной приспособленностью к существованию на нашей планете, и если она возникла вне Земли, то на планете земного типа. Поэтому, несмотря на разнообразие всевозможных гипотез о возникновении жизни, большинство из них исходит из тех условий, которые существовали на только что сформировавшейся Земле.

Еще Ч. Дарвин понял, что жизнь может возникнуть только... при отсутствии жизни. Вездесущие микроорганизмы, распространенные сейчас на Земле, «съедали» бы вновь возникающие органические вещества. Поэтому появление жизни в привычных нам земных условиях невозможно.

Второе условие, при котором может зародиться жизнь, — отсутствие свободного кислорода в атмосфере, т. е. отсутствие условий, когда органические вещества могут накапливаться, не окисляясь. На нашей планете они накапливаются только в бескислородных условиях (так возникают торф, нефть, каменный уголь). Это важное открытие сделали отечественный ученый А. И. Опарин и английский исследователь Дж. Б. С. Холдейн. На основе обобщения накопленных естественным путем фактов А. И. Опарин (1924), а позднее Дж. Б. С. Холдейн (1929) сформулировали гипотезу, рассматривающую *возникновение жизни как результат длительной эволюции углеродных соединений*. Она легла в основу научных представлений о происхождении жизни.

По данным современной науки, возраст Земли, как и всей Солнечной системы, около 4,6 млрд лет, первые признаки жизни на ней появились около 3,8 млрд лет назад. В процессе становления жизни условно можно выделить четыре этапа.

1. Синтез низкомолекулярных органических соединений из газов первичной атмосферы.

Условия на планете с начала ее существования были благоприятными для синтеза и накопления органического вещества. В первичной атмосфере, имевшей, вероятно, восстановительный характер, под влиянием различных видов энергии (радиоактивное и ультрафиолетовое излучение, электрические разряды, вулканические процессы, тепло и т. д.) из простейших соединений синтезировались молекулы аминокислот, Сахаров, жирных кислот, азотистых оснований и др.

Представления об этом этапе становления жизни подтверждены рядом модельных экспери-

ментов. Так, в 1912 г. американский биолог Ж. Лёб первым получил из смеси газов под действием электрического разряда *аминокислоту глицин*. Возможно, кроме глицина, он получил и другие аминокислоты, но в то время еще не было методов, позволяющих определить их малые количества.

Открытие Ж. Лёба прошло незамеченным, поэтому считают, что первый абиогенный синтез органических веществ из случайной смеси газов провели американские ученые С. Миллер и Г. Юри. В 1953 г. в стеклянной колбе действием электро-разряда, имитирующего молнию, на газовую смесь из метана, аммиака и паров воды они получили набор из многих десятков органических веществ. Среди них преобладали органические (карбоновые) кислоты — уксусная, муравьиная, яблочная, их альдегиды, а также аминокислоты. Опыты С. Миллера и Г. Юри были многократно проверены на смесях разных газов и при разных источниках энергии, т. е. в условиях, моделирующих предположительный состав первичной земной атмосферы. Органические вещества возникали во всех случаях.

По данным, полученным в последние годы отечественными учеными, простейшие органические вещества могут возникать и в космическом пространстве при температуре, близкой к абсолютному нулю. Земля (как космическое тело) могла получить абиогенные вещества при возникновении. В результате водоемы Земли, и прежде всего океан, превратились в «первичный бульон» — сложный раствор органических веществ и предшественников нуклеиновых кислот (пуриновые и пиримидиновые основания, сахара, фосфаты).

2. Второй этап становления жизни — *полимеризация мономеров с образованием цепей белков и нуклеиновых кислот*. Концентрация молекул аминокислот, Сахаров, азотистых оснований, жирных кислот в растворах привела к образованию биополимеров — примитивных белков и нуклеиновых кислот. Возможно, это происходило с участием минеральных и органических матриц. Установлено, однако, что возникнуть сами биополимеры в «первичном бульоне» не могли, так как реакция полимеризации первичных звеньев в водном растворе не идет: при соединении друг с другом двух аминокислот или двух нуклеотидов отщепляется молекула воды. Поэтому в воде реакция пойдет в обратную сторону, скорость гидролиза биополимеров будет больше скорости их синтеза. Известно, что в цитоплазме клеток живых организмов синтез биополимеров (белка, ДНК) — сложный процесс, идущий с затратой энергии АТФ.

Возможно, первичный синтез биополимеров шел при замораживании «первичного бульона» или при нагревании сухого его остатка. Американский исследователь С. У. Фокс, нагревая сухую смесь аминокислот до 130 °С, получил искусственные протеноиды, похожие на белки, имеющие 200 и более аминокислот в цепи. Растворенные в воде, они обладали свойствами белков, служили хорошей питательной средой для

бактерий и даже выполняли роль катализаторов-ферментов, ускоряя некоторые химические процессы. Вполне вероятно, что в *предбиологическую эпоху* они возникали на раскаленных склонах вулканов, а затем смывались дождями в «первичный бульон».

Существует и такая точка зрения, что биополимеры синтезировались непосредственно в первичной атмосфере и выпадали на Землю в виде пылевых частиц.

Важной особенностью органических молекул, составляющих живые организмы, являются их асимметрии: аминокислоты представлены только левыми формами, а углеводы — правыми. Согласно представлениям Дж. Бернала, возможность первичного образования асимметрических соединений вне живой природы обусловлена тем, что абиогенный синтез органических соединений происходил на поверхности асимметричных кристаллов кварца.

Существуют также предположения, что возникновение асимметрии связано с одним из далее перечисленных факторов: р-распадом, магнитным полем Земли, воздействием циркулярно поляризованного света или внутриатомными явлениями.

3. *Образование фазовообособленных систем органических веществ, отделенных от внешней среды мембранами.* Этот этап становления жизни часто называют *протоклеткой*. Возможно, что возникшие полимеры объединялись в многомолекулярные комплексы по принципу так называемой *неспецифической самосборки*. Образующиеся при этом фазовообособленные системы способны взаимодействовать с внешней средой по типу открытых систем. Возможность образования таких систем подтверждается рядом гипотетических моделей (теоретических и экспериментальных). В качестве протоклеток (протобионтов) А. И. Опарин предложил *коацерватные капли* — микроскопические «капельки», ограниченные полупроницаемой оболочкой — первичной мембраной. В коацерватах могут накапливаться органические вещества, в них быстрее происходят реакции, обмен веществ с окружающей средой, и они даже могут делиться, как бактерии. С. У. Фокс сходный процесс наблюдал при растворении искусственных протеоидов. Он назвал эти шарики *микросферами*. Уже на стадии формирования таких структур, вероятно, шел отбор, в результате которого среди множества возможных сохранились соединения, наиболее пригодные для выполнения биологических функций и обеспечивающие высокую степень их выживания.

В протоклетках вроде коацерватов или микросфер шли реакции полимеризации нуклеотидов, пока из них не сформировался *протоген* — *первичный ген*, способный катализировать возникновение определенной аминокислотной последовательности — первого белка. Возможно, первым таким белком был предшественник фермента, катализирующего синтез ДНК или РНК (ДНК-или РНК-полимераза). Те протоклетки, в которых возник примитивный механизм *наследственности* и белоксинтезирующая система, быстрее

делились и «перекачали» в себя все органические вещества «первичного бульона». Естественный отбор на скорость размножения подхватывал любое усовершенствование биосинтеза, новые протоклетки вытесняли все предыдущие.

Некоторые исследователи рассматривают этот этап происхождения жизни как примитивный биоценоз, состоящий из взаимодействующих молекул «первичных луж», который, постепенно эволюционируя через молекулярные комплексы, обусловил появление нового биоценоза предклеток — органелл.

Последние этапы возникновения жизни — происхождение рибосом и тРНК, генетического кода и энергетического механизма с использованием АТФ — еще не удалось смоделировать экспериментально. Все эти структуры и процессы имеются уже у самых примитивных микроорганизмов, и принцип их строения и функционирования не изменился за всю историю Земли. Поэтому заключительные этапы возникновения жизни пока рассматриваются как предположительные. Возможно, такие протоклетки существуют и ныне на какой-либо планете, где жизнь начала развиваться позже или развивалась медленнее.

4. *Возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом, гарантирующим передачу дочерним клеткам всех химических и метаболических свойств родительских клеток.*

Эволюция протобионтов завершилась появлением примитивных организмов, обладавших генетическим и белоксинтезирующим аппаратами и наследуемым обменом веществ. Первые живые организмы были гетеротрофами, питавшимися абиогенными органическими молекулами.

Первые три этапа возникновения жизни относят к периоду *химической эволюции*, а с четвертого начинается *биологическая эволюция*.

Таким образом, возникновение жизни в земном варианте потребовало относительно мало времени — менее 1 млрд лет. Уже 3,8 млрд лет назад существовали первые микроорганизмы, от которых произошло все многообразие форм земной жизни.

Изложенная последовательность событий, обусловивших возникновение жизни, не является единственной и неизбежной. Большую роль здесь играют данные космических исследований, так как процесс становления жизни на различных его этапах может иметь место во Вселенной. Однако достоверных признаков жизни не обнаружено еще ни на одной планете Солнечной системы и за ее пределами.

РАЗВИТИЕ ЖИЗНИ. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

Известно, что отдельные этапы развития Земли обозначаются в виде *геологических эр*, каждая из которых имеет возраст в несколько миллионов

лет. Обычно весь период развития нашей планеты делится на пять геологических эр: архейскую, протерозойскую, палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую.

Наиболее крупные единицы геологической истории Земли — *эры*, так же как и основные их подразделения — *периоды* и составляющие их *эпохи*, которые в свою очередь делят на *века* (геологические), разграничивают в первую очередь по ископаемым остаткам животных в соответствующих осадочных породах. Таким образом, «геологический возраст*» представляет собой, собственно говоря, «возраст фауны», отрезок истории развития мира животных.

К ископаемым остаткам растений обычно прибегают для дополнительной характеристики эр.

Единственным источником знаний о мире растений прошлых времен служат остатки растений (ископаемые растения), которые сохранились в осадочных породах. Относительно крупные, видимые невооруженным глазом растительные остатки изучает *палеоботаника*, а изучением ископаемых пыльцевых зерен и спор занимается *палинология* (греч. *paline* — тонкая пыль). Эти две науки сложились независимо друг от друга, однако методы, которые они используют (микроскопирование, исследования с помощью электронного микроскопа), в настоящее время мало различаются.

Сведения о развитии мира растений, полученные палеоботаникой и методом спорово-пыльцевого анализа, обширны и многообразны. И хотя многое еще остается невыясненным в знаниях о древних *флорах* (лат. *Flora* — Флора — богиня цветов и весны в древнеримской мифологии; совокупность всех видов растений какой-либо территории или фитоценоза) и в изучении растительности Земли все еще немало белых пятен, основные этапы развития растительного мира вырисовываются достаточно четко.

Первыми обитателями Земли были *прокариоты* — организмы без оформленного ядра, похожие на современных бактерий. Они были анаэробами, так как свободного кислорода в атмосфере еще не было. Источником пищи для них, как говорилось выше, были органические соединения, возникшие еще на безжизненной Земле в результате действия ультрафиолетового солнечного излучения, грозных разрядов и тепла вулканических извержений. Другим источником энергии были восстановленные неорганические вещества (сера, железо, сероводород и т. д.).

При постепенном уменьшении концентрации свободного органического вещества в окружающей среде преимущество получили организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических. Таким путем возникли первые клетки, способные использовать световую энергию для синтеза органических соединений (для фотосинтеза). Первыми фотосинтетиками были также бактерии, но они использовали в качестве источника ионов водорода не воду, а сероводород или органические вещества. Жизнь тогда была представлена тонкой бактериальной пленкой на дне водоемов и во влажных местах суши.

Эту эру развития и называют *архейской, древнейшей* (греч. *archaios* — изначальный, древний).

В конце архея произошло важное эволюционное событие. Около 3,2 млрд лет назад одна из групп прокариот — *цианобактерии* — выработала современный кислородный механизм фотосинтеза с расщеплением воды под действием света. Образующийся при этом водород соединялся с углекислым газом, образуя углеводы, а свободный кислород поступал в атмосферу. Атмосфера Земли постепенно становилась кислородной, окислительной. Первые фотосинтезирующие организмы — *автотрофы* — были намного проще современных растений, но уже значительно сложнее, чем примитивные гетеротрофы. Для поглощения и использования солнечной энергии потребовалась особая, улавливающая световую энергию *пигментная система* и сопряженная с ней система запасаения этой энергии в связях органических молекул.

Доказательства существования фотосинтезирующих организмов были найдены в породах возрастом 3,4 млрд лет. С появлением автотрофов поток энергии в биосфере приобрел современные черты: лучистая энергия улавливается фотосинтезирующими организмами, а от них передается всем остальным живым существам. Для жизни на Земле это имело важные последствия. Увеличение количества автотрофов, а следовательно, количества газообразного O_2 в атмосфере, изменило облик планеты.

Во-первых, часть кислорода в верхних слоях атмосферы под действием ультрафиолетовых лучей превращалась в озон (O_3). Озоновый экран начал поглощать ультрафиолетовые лучи солнечного света, губительные для живого. Организмы, защищенные слоем озона, смогли существовать у поверхности воды и на суше.

Во-вторых, стало возможным возникновение кислородного дыхания, в процессе которого происходило расщепление и окисление богатых энергией углеродсодержащих молекул, образованных в процессе фотосинтеза. Дыхание энергетически более выгодное, чем брожение и гликолиз, сопровождалось возникновением *первых эукариотных клеток*, имеющих ядерные оболочки, структурно оформленные хромосомы и ограниченные мембранами органоиды. Организмы-эукариоты возникли около 1,5 млрд лет назад, а примерно 1 млрд лет назад они уже были многочисленными и многообразными, вначале одноклеточными, затем многоклеточными.

В Канаде найдены остатки клеток с темными пятнышками внутри (вероятно, ядрами) в слоях возраста 2 млрд лет; упоминается о находке в Гренландии остатков эукариотных клеток в слоях давностью до 3,8 млрд лет. Однако данные эти спорные, не все ученые считают, что эти находки — остатки клеток-эукариот.

Наиболее достоверным путем возникновения эукариот считается симбиоз их предков с какими-то аэробными бактериями. Так, по-видимому, произошли энерговыварбатывающие структуры эукариотной клетки — *митохондрии*.

Кислород сыграл и отрицательную роль в эво-

люции живых организмов, так как им подавляются все механизмы, связывающие азот. Поэтому атмосферный азот до сих пор связывают бактерии-анаэробы и цианобактерии, и от них зависит существование всех остальных организмов, возникших на Земле уже в кислородной атмосфере.

Наряду с бактериями цианобактерии широко распространились на поверхности Земли в конце архея и в протерозое — эре первичной жизни (греч. *proteros* — более ранний и — *zoe* — жизнь). Найдены образованные ими «коллективные постройки», известковые скелеты — *строматолиты* (греч. *stroma*, род. п. *stromatos* — подстилка и *lithos* — камень: «ковровые камни»). В процессе фотосинтеза эти бактерии использовали CO_2 растворимого бикарбоната кальция. При этом нерастворимый карбонат оседал на скоплении цианобактерии известковой коркой. И. Н. Крылов, систематизировавший огромный материал по ископаемым строматолитам (целые горы известковых скелетов), разработал их классификацию, помогающую датировать геологические слои.

Цианобактерии, став на заре эволюции симбионтами каких-то первых эукариот, являются, вероятно, предками хлоропластов. Первые фотосинтезирующие организмы — одноклеточные водоросли и грибы — широко распространились в протерозое. Они плавали под освещенной солнцем поверхностью воды, вода экранировала их, поглощая энергию ультрафиолетового излучения.

Интересную гипотезу эволюции живых организмов предложил И. Н. Крылов (70-е годы 20 в.): эволюция идет в направлении вид (род) → сверхвид (сверхрод, надорганизм). Таким путем древние одноклеточные организмы, объединившись, создали надорганизм — *строматолиты*, рее известные карбонатные, иногда вторично окременные образования (скелеты, известковые домики) цианобактерии, бактерий, сине-зеленых водорослей. Возникло что-то вроде первой сверхиндивидуальности. Это чрезвычайно важный фактор в цепи эволюции, так как постепенно примитивный биоценоз сине-зеленых водорослей (объединенных строматолитами) перерос в докембрий в планетарный биогеоценоз: водоросли стали выделять массу кислорода, начавшего менять лик Земли.

Дальнейший этап эволюции — появление колониальных организмов. У растений, в основном среди одноклеточных водорослей, особи дочерних поколений при бесполом размножении (почковании) остаются соединенными с материнским организмом, образуя сложное объединение — *колонию*. Колониальные организмы, по-видимому, играли роль промежуточного звена в процессе возникновения многоклеточных. Остатки первых организмов — эукариот, колониальных водорослей и простейших — найдены в отложениях протерозойской эры. Они похожи на вольвокс.

По мере размножения простейших одноклеточных и колониальных организмов быстро истощался запас минеральных веществ океана, и жизнь начала более интенсивно развиваться у берегов. Здесь вода пополнялась минеральными

солями и нитратами, которые приносились с суши реками и смывались с нее волнами прибоя.

У скалистого побережья действует гораздо больше экологических факторов, чем в открытом море, поэтому под влиянием новых условий появлялись организмы, все более разнообразные и с все более усложненной структурой. Предположительно около 650 млн лет назад возникли организмы, состоящие из множества клеток, объединенных в многоклеточное тело. Вероятнее всего, многоклеточные организмы произошли из одноклеточных путем закрепившегося симбиоза. Ископаемые остатки примитивных многоклеточных организмов довольно многочисленны и хорошо изучены.

Таким образом, в первичном океане протерозойской эры и раннего кембрия палеозойской эры возникла и развилась группа низших растений (бактерии и водоросли), представленная одноклеточными, колониальными и многоклеточными организмами. Тело низших растений не расчленено на органы, представлено *слоевищем*, или *талломом* (греч. *thallos* — молодая ветка, росток, побег) и не имеет сложного тканевого строения. У наиболее примитивных форм все тело состоит из одной клетки.

Какими путями шла дальнейшая эволюция примитивных низших растений, можно проследить на сохранившихся представителях группы водорослей.

НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПЕРВИЧНЫХ АВТОТРОФНЫХ РАСТЕНИЙ

Водоросли — это низшие, т. е. слоевцовые споровые растения, содержащие в своих клетках хлорофилл и живущие преимущественно в воде.

Первыми растительными организмами после бактерий и сине-зеленых водорослей были *настоящие водоросли*. Очень долго развитие растений происходило только в воде. Время водорослей продолжалось более 2,5 млрд лет, почти в 5 раз дольше, чем все последующие периоды развития мира растений, вместе взятые.

В историческом плане водоросли представляют собой первый этап в развитии всего зеленого ствола растительного мира, а в общем круговороте веществ в природе играют огромную роль как первичное звено всех пищевых связей в водной среде и гигантский поставщик кислорода в атмосферу.

Эволюция водорослей шла, во-первых, путем дифференциации их тела. В пределах слоевцового типа строения они обнаруживают исключительное морфологическое разнообразие. Вместе с тем все это исключительное многообразие имеет несколько хорошо обособленных типов морфоструктуры, являющихся выражением главнейших ступеней морфологической дифференциации тела низших автотрофов в процессе эволюции.

Наипростейшим типом строения одноклеточ-

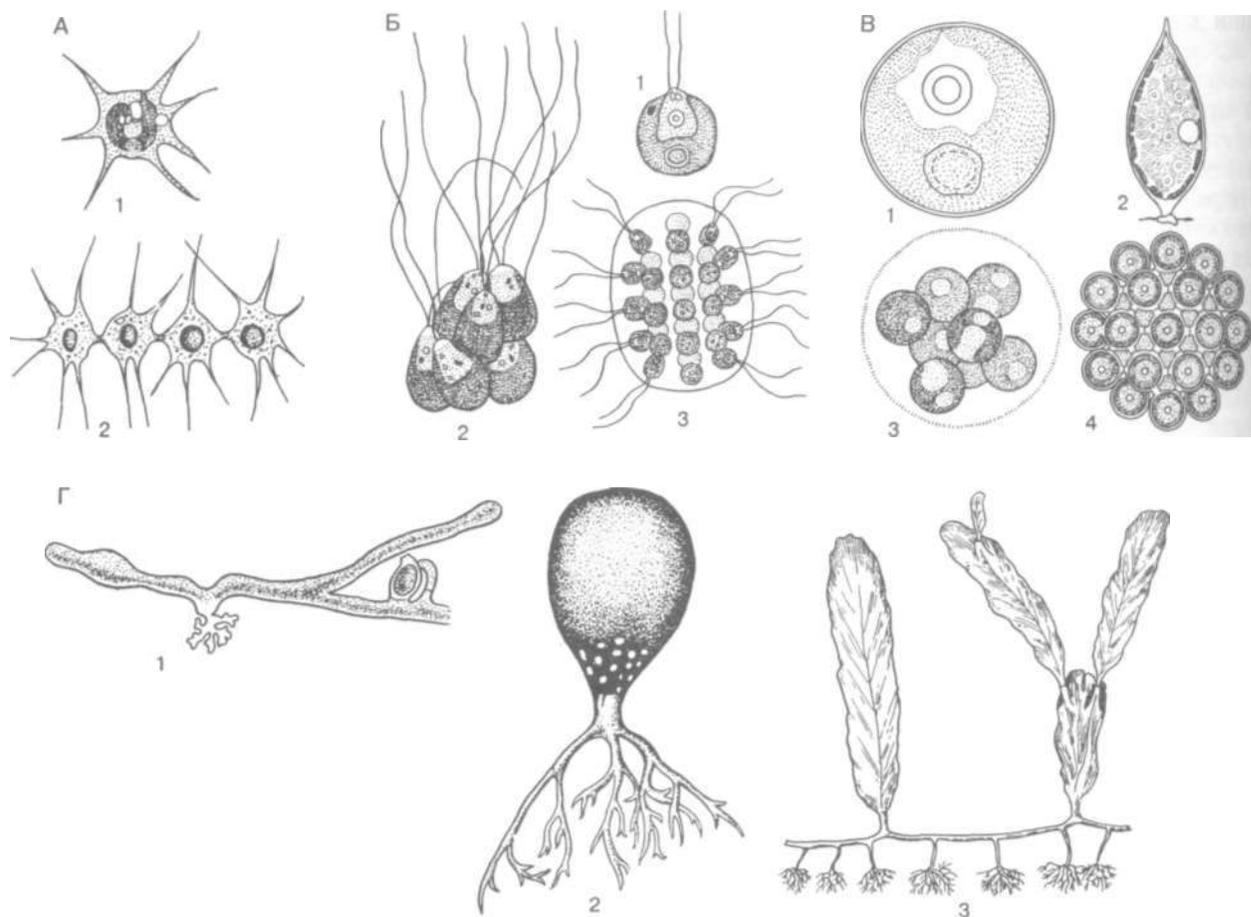


Рис. 306. Эволюция структурной организации тела одноклеточных водорослей:

А — амeboидная структура у золотистых водорослей: 1 — одиночные клетки Chrysamoeba; 2 — рядовое объединение клеток Chrysidium; Б — монадная структура у зеленых водорослей: 1 — одиночная клетка Chlamydomonas; 2 — колония Pyrobotrys, образованная срастанием клеток; 3 — колония Eudonia, образованная слизью; В — коккоидная структура у зеленых водорослей: 1 — одиночная клетка Chlorococcum; 2 — одиночные клетки Characium; 3 — колония Sphaerocystis, образованная слизью; 4 — колония Coelastrum, образованная срастанием клеток; Г — сифональная структура водорослей (неклеточные формы): 1 — Vaucheria sessilis, часть нити; 2 — Botrydium granulatum, отдельная особь; 3 — Caulerpa (часть таллома)

ного организма является *амeboидная структура*, при которой клетка лишена твердой клеточной оболочки и постоянной формы тела (рис. 306, А, 1, 2). Такие организмы способны, выпуская псевдоподии, совершать ползающие движения, подобно амебам. Амeboидная структура свойственна ряду представителей современных пиррофитовых, золотистых и желто-зеленых водорослей. Есть все основания считать, что в процессе эволюции амeboидная структура была самым первым этапом при возникновении клеточного уровня жизни.

Следующий эволюционный шаг одноклеточных организмов — появление у них сплошной эластичной полисахаридной оболочки, образующей наружный скелет клетки. Возникновение такой оболочки обусловлено фототрофным способом питания, в результате которого в клетке образуется избыток растворимых углеводов. Эти продукты фотосинтеза выводятся из клетки и превращаются в нерастворимые углеводы клеточной оболочки. Через оболочку, как мы знаем, идет свободный обмен веществ у растений — поглощение и выделение воды, углекислого газа, растворов минеральных солей. Основные принципы строения оболочки одноклеточных водорослей сохранились в процессе дальнейшей эволюции у всех групп растений.

Среди водорослей с твердой клеточной оболочкой наблюдается большое морфологическое разнообразие. Следует отметить *монадную структуру* — одноклеточные водоросли, обладающие жгутиками и активно передвигающиеся в воде (рис. 306, Б, Г). Монадная структура широко распространена в мире водорослей: она свойственна многим представителям в отделах золотистых, эвгленовых, желто-зеленых и зеленых водорослей, причем у первых двух она преобладает. Эта структура в процессе эволюции водорослей оказалась весьма прогрессивной и сохранилась у них на стадиях размножения вплоть до наиболее сложно организованных форм.

Коккоидная структура клетки с твердой оболочкой отличается отсутствием жгутиков или псевдоподиев в вегетативном состоянии (рис. 306, В, Д). Структура широко распространена у водорослей и наблюдается во всех отделах, где имеются одноклеточные формы. В отделе диатомовых водорослей, очень многочисленных и широко распространенных, она является единственной.

В эволюционном отношении коккоидная структура интересна как такая ступень морфологической дифференциации тела водорослей, на основе которой стало возможным возникновение многоклеточных талломов (см. дальше).

У названных одноклеточных морфологических структур тела водорослей эволюция шла по пути совершенствования оболочки, внутриклеточных образований без существенного увеличения размеров клетки. То, что эти структуры в большей или меньшей степени повторяются в разных отделах водорослей, свидетельствует об известном параллелизме эволюционного развития. Легко понять, что этот путь эволюции имел ограниченные возможности дифференциации тела.

Иной способ дифференциации тела наблюдается у *неклеточных форм*, обладающих *сифональной структурой*. Отличительной чертой таких форм является увеличение размеров организма без деления на дочерние клетки. Поэтому внутри слоевища отсутствуют клеточные перегородки при наличии большого количества ядер и прочих органоидов. Такие слоевища иногда достигают довольно крупных размеров (10—50 см), а внешнее их расчленение может показаться очень сложным. Пресноводные водоросли сифональной структуры имеют вид или слабоветвящихся нитей — вошерия (рис. 306, Г, Г), или шаровидных телец с булавочную головку, снабженных разветвленными ризоидами — ботридиум (рис. 306, Г, 2).

Сифональные представители морских водорослей отличаются большим разнообразием внешнего строения и иногда очень сложным расчленением слоевищ, принимающих у некоторых видов подобие деления на листья, стебли, корни, например зеленая водоросль каулерпа (рис. 306, Г, 3). У таких сложных структур внутри обычно образуются впячивания стенок, придающих слоевищу механическую прочность. Сифональная структура хорошо выражена в отделах зеленых и желто-зеленых водорослей.

Таким образом, при внешней сложности неклеточные формы по строению протопласта представляют собой одну гигантскую многоядерную клетку, чаще всего макроскопических размеров, видимую невооруженным глазом. Повидимому, они являются эволюционным тупиком, возникшим в результате усложнения одноклеточного строения. Существенный их недостаток — невозможность дифференциации отдельных участков тела, появления специализированных тканей и уязвимость при повреждениях, которые приводят к гибели всего слоевища.

Свойственная фитотрофным организмам эволюционная тенденция к увеличению *поверхности соприкосновения с внешней средой*, повышающая интенсивность обмена веществ, четко прослеживается у водорослей. В этой группе растений представлены формы, иллюстрирующие эволюционный переход от одноклеточных подвижных форм к одноклеточным неподвижным, неклеточным, далее к колониальным, затем многоклеточным, нитчатым неразветвленным и сильно разветвленным.

Колониальные организмы можно считать промежуточными между одноклеточными и многоклеточными формами. Они встречаются уже у водорослей монадной структуры (рис. 306, Б, 2, 3) и представляют группу отдельных клеток, объединенных слизью или срастающихся между собой. Форма таких колоний и строение слизи у разных водорослей могут существенно различаться; в некоторых случаях клетки связаны друг с другом плазмодесмами, что обеспечивает координацию движения (эвдорина, вольвокс). У большинства колониальных форм монадного строения клетки внутри колоний не обнаруживают различий (педиаструм), только у немногих из них наблюдается разделение на вегетативные, отличающиеся меньшими размерами, и на более крупные, служащие для размножения (вольвокс и плевдорина из отдела зеленых водорослей). Некоторые водоросли образуют ветвистые колонии, прикрепленные к субстрату студенистыми ножками — род гомфонема (рис. 307).

Образование колоний различной формы со слизью или без нее свойственно многим водорослям коккоидной структуры (рис. 306, В, 3, 4).

Наиболее прогрессивный путь дифференциации тела водорослей — появление многоклеточное™. В бурных прибрежных водах, где, как полагают, возникли первые многоклеточные автотрофы, им легче было противостоять волнам, а взаимодействуя с каменистым дном, они дали начало новым формам. Важной предпосылкой возникновения многоклеточного растения можно считать развитие мощных клеточных оболочек с опорной функцией, появившихся еще у одноклеточных форм и закрепившихся у многоклеточных. Возникли также специализированные структуры для закрепления на твердом субстрате. Когда такие организмы увеличились в размерах,

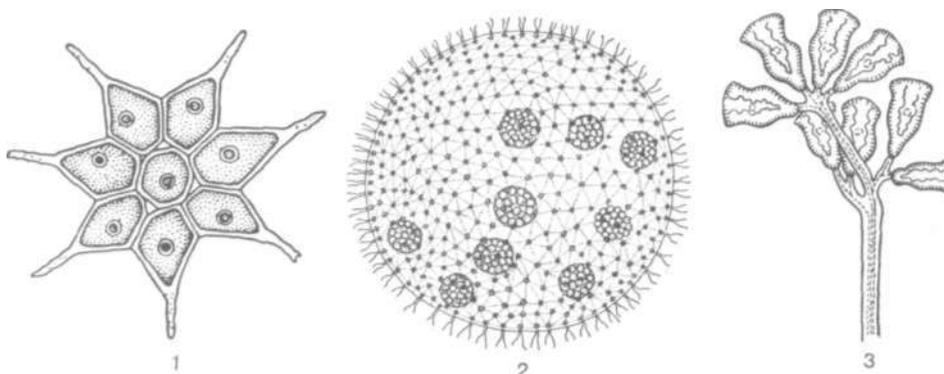


Рис. 307. Колониальные водоросли:
1 — зеленая водоросль *Pediatrum simplex*; 2 — *Volvox aureus*, между вегетативными клетками разбросаны более крупные репродуктивные; 3 — *Gomphonema*

встала проблема снабжения пищей слабоосвещенных, находящихся на большой глубине частей, где фотосинтез отсутствовал. Появились специализированные проводящие питательные вещества ткани, пронизывающие таллом, связывающие его верхние части с нижними нефотосинтезирующими.

Следовательно, характерные признаки многоклеточности—качественная неравноценность клеток, слагающих тело, их дифференцировка и объединение в комплексы различной сложности (ткани, а позднее органы), выполняющие разные функции в целостном организме. Для многоклеточных характерно также индивидуальное развитие (онтогенез), начинающееся в большинстве случаев, исключая вегетативное размножение, с деления одной клетки (зиготы, споры). Тенденции к переходу в многоклеточное состояние возникли в процессе эволюции у водорослей, бактерий, простейших (многоядерность, колониальность и т. д.), но остались до конца незавершенными.

Существуют различные гипотезы происхождения многоклеточности, например теория закрепившегося симбиоза одноклеточных, теория фагоцителлы и ряд других, однако единого мнения по этому вопросу нет. Наиболее вероятно, что многоклеточные организмы возникли впервые в результате усложнения организации некоторых колониальных простейших.

Простейшей формой многоклеточного слоевища у водорослей является *нитчатая структура*. Она представлена талломами, состоящими из нескольких или очень многих клеток, расположенных в виде нити. Нити могут быть простыми и разнообразно ветвящимися, свободноживущими, прикрепленными и объединенными в слизистые колонии (рис. 308, 1—6).

Клетки в нитчатых слоевищах тесно связаны друг с другом, во многих случаях здесь обнаружены поры и плазмодесмы на поперечных стенках. В то же время нити могут распадаться на участки

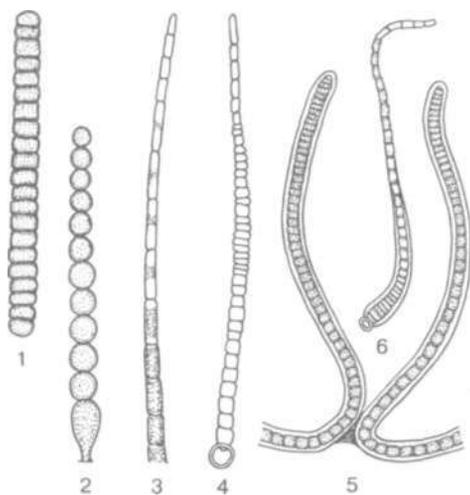


Рис. 308. Нитчатая структура у сине-зеленых водорослей: 1 — простейшее строение нити с диффузным ростом у *Oscillatoria*; 2 — нить с дифференцированным основанием у *Endonema*; 3 — верхушка нити у *Rivulana*, выгнутая в волосок; 4 — интеркалярный рост у *Gloeotrichia*; 5 — апикальный рост на концах ветвей у *Scytonema*; 6 — базальный рост у *Calothrix*

и даже на отдельные клетки, что является обычным способом вегетативного размножения многих нитчатых водорослей.

У более просто организованных нитчатых водорослей талломы слагаются из одного ряда подобных друг другу клеток (рис. 308, 1). Наряду с этим у многих водорослей нити изменяются к концам — утончаются (рис. 308, 3), расширяются или заканчиваются своеобразной по форме клеткой. Наиболее отчетливо различия в строении нитей выражены при прикрепленном образе жизни, определяющем *полярность* таллома. Нередко нижняя клетка превращается в *ризоид*, или *стопу* (рис. 308, 2).

По-разному происходит рост нитчатого слоевища. Если все клетки таллома делятся, рост называют *диффузным* (см. рис. 308, 1). В других случаях рост нити происходит только в определенных, *меристемальных*, зонах. В зависимости от ее расположения различают *интеркалярный* рост — зона роста расположена в средней части нити; *апикальный*, или *верхушечный*, и *базальный* — рост основанием (рис. 308, 4—6).

Нитчатая структура в эволюционном отношении интересна как исходная ступень для образования более сложных многоклеточных структур, присущих многим водорослям.

Некоторые особенности нитчатого таллома (полярность, дифференцировка клеток, типы роста) закрепились в процессе эволюции у более высокоорганизованных водных растений, а впоследствии и у наземных.

Дальнейшим эволюционным шагом дифференциации тела водорослей является *разнонитчатая структура*. Талломы данной структуры, являясь нитчатыми в своей основе, подразделяются на две части: стелющуюся по субстрату, горизонтальную, и прямостоящую, вертикальную (рис. 309).

Разнонитчатая структура представлена в отделах сине-зеленых, зеленых, золотистых, бурых и красных водорослей, где она является или постоянной формой существования, или временным состоянием. Талломы этой структуры у красных и бурых водорослей имеют многометровые размеры и довольно высокую специализацию.

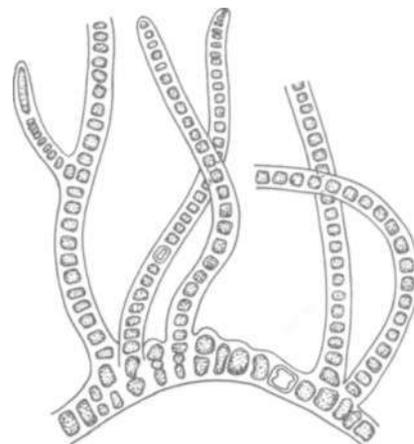


Рис. 309. Разнонитчатая структура у сине-зеленой водоросли *Fischerella*

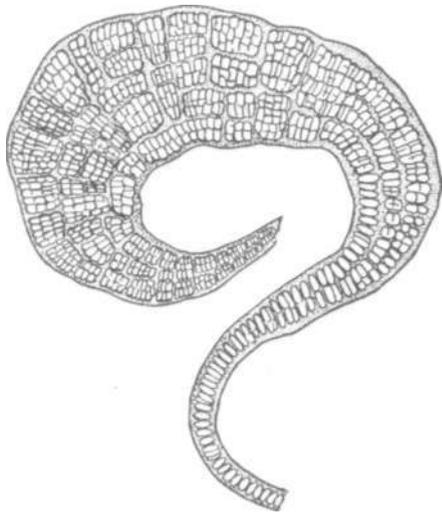


Рис. 310. Пластинчатая структура у зеленой водоросли *Prasiola*: однорядная нить, разрастающаяся в однослойную пластинку

Интересна с точки зрения эволюции *пластинчатая структура* таллома. Она характеризуется многоклеточными слоевищами в форме пластинок, состоящих из одного, двух или нескольких слоев клеток (рис. 310). Образование их всегда начинается с нити и происходит в результате продольного деления клеток.

Пластинчатые водоросли растут либо свободно распростертыми по субстрату, либо прикрепленными к нему в одном месте края пластинки. Они хорошо представлены в отделах зеленых, бурых и красных водорослей, достигая порой значительных размеров.

Таким образом, рассматривая эволюционный путь дифференциации тела у водорослей, нельзя не заметить, что мир водорослей огромен и занимает в растительном царстве особое, исключительное по своему значению место как в историческом аспекте, так и по той роли, которая принадлежит ему во всем последующем развитии растений и в общем круговороте веществ в природе. В общем плане водоросли характеризуются талломным (слоевцовым) строением, наличием хлорофилла, размножением с помощью спор (или вегетативно), т. е. это низшие споровые растения.

Возникновение хлорофилла у первичных бесцветных гетеротрофных организмов было настолько существенным переломным моментом, что только его и можно считать началом той богатейшей эволюции, которая привела к созданию биосферы на Земле в ее современном выражении. И трудно допустить, что такое сложное и уникальное органическое соединение, как хлорофилл, давшее организмам возможность фототрофного питания, т. е. совершенно новой энергетики жизненных процессов, основанной на утилизации солнечной энергии, могло возникнуть многократно на разных этапах эволюции. С этих позиций мир водорослей един и уникален. Морфологическое разнообразие его различных рассмотренных выше ветвей есть следствие эволюционного взрыва, вызванного появлением фотосинтеза, который обеспечил хлорофиллонос-

ным организмам успешное развитие в чисто абиотической среде.

В процессе эволюционного развития в группе водорослей появились и закрепились многие специфические черты структурно-функциональной организации, которые присущи типичным представителям Царства растений, а именно:

- 1) фототрофный способ питания;
- 2) наличие упругой полисахаридной оболочки, образующей опорную систему, наружный скелет клетки;
- 3) специфические черты организации клетки;
- 4) дифференциация тела, появление многоклеточности;
- 5) морфоструктурное разнообразие организации тела (нитчатые, разветвленные, уплощенные талломы, ризоиды, полярность);
- 6) появление специализированных групп клеток (тканей);
- 7) способность к длительному нарастанию за счет образовательных клеток (верхушечный, интеркалярный, базальный рост), т. е. открытая система роста;

8) различные типы ветвления талломы: а) *вилоччатое*, при котором оси подчиненного порядка таллома закладываются на верхушке материнской оси, клетка которой может дать начало сразу двум — дихотомия, трем — трихотомия или нескольким (политомия) осям; б) *боковое*, когда на главной оси, несколько отступив от ее окончания, возникают боковые оси, каждая из которых способна образовывать свои боковые оси. При этом способности ветвления потенциальные возможности формирования новых систем таллома более разнообразны и биологически более выгодны. Возникновение и развитие боковых ответвлений может происходить в направлении от основания к верхушке оси (акропетально) либо от верхушки органа к его основанию (базипетально). Описанные типы ветвления, видимо, возникали многократно и независимо друг от друга в различных линиях эволюции низших растений;

9) вегетативное, бесполое (спорами) и половое (гологамия, изогамия, анизогамия, оогамия) размножение. Органы размножения одноклеточные, но у харовых уже многоклеточные;

10) жизненный цикл водорослей включает чередование спорофита и гаметофита. Наблюдаются самые различные взаимоотношения диплоидной и гаплоидной фаз жизненного цикла¹.

Обобщая изложенное, можно утверждать, что водоросли — одни из древнейших организмов, населяющих нашу планету. Пожалуй, только бактерии могут поспорить с ними в древности происхождения и длительности существования. В прошлые геологические эпохи, как и в настоящее время, водоросли населяли океаны, реки, озера и другие водоемы. Обогатив атмосферу кислородом, они вызвали к жизни разнообразный мир животных и явились *родоначальниками растений*, заселивших сушу. Рис.311 наглядно демонстрирует

¹ В обзоре не рассматривается эволюция размножения у водорослей, так как этот сложный и специфический вопрос требует специального изучения.



Рис. 311. Схема происхождения и эволюционного развития водорослей

эволюционный путь их развития (Ю. Е. Петров И Жизнь растений. М., 1977. Т. 3. С. 353).

Следует отметить, что вопрос происхождения наземных растений сложный и до конца не выясненный. Поэтому существует целый ряд гипотез, в которых наземные формы выводят из разных групп водорослей — зеленых, бурых, харовых и т. д.

ВЫХОД РАСТЕНИЙ НА СУШУ, ВОЗНИКНОВЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ, ТКАНЕЙ

Эволюционные возможности первичных водоемов (океанов, морей и т. д.) не могли сохраняться вечно. Типичные водные растения — водоросли — прекрасно приспособлены к среде обитания. В процессе эволюции они выработали высокоорганизованные признаки внешней и внутренней структуры, питания, размножения, позволяющие в совершенстве использовать условия водной среды. Но в процессе эволюции морских организмов между ними возникала все более сильная конкуренция за место под солнцем (среди животных за пищу и за убежища). Представители многих групп водорослей (а также бактерий, грибов) заселяли реки, озера, однако общая площадь этих пресноводных местообитаний очень мала, а кроме того, они время от времени пересыхали. Рядом с морем была суша, по выражению К. Даддингтона (1972), растениям «необходимо было ее завоевать». Суша в те времена — это бесплодные скалы и пустыни, на которых отсутствовала почва, если не считать рассеянной кое-где пыли. Но и лишенная почвы суша представляла благоприятные возможности для жизни растений: здесь было изобилие света, кислорода и углекислого газа, которые циркулируют в воздухе быстрее, чем в воде; горные породы, образованные из тех же минеральных веществ, которые необходимы растениям. На суше для растений вначале не было конкуренции.

Однако на суше существовали проблемы, из-за которых она долгое время оставалась необитаемой. Самой главной проблемой было *высыхание*, так как в воздушной среде вода легко испаряется. Таким образом, вода явилась критическим фактором при освоении суши живыми организмами.

Другое осложнение, сопряженное с жизнью на суше, обусловлено тем, что ввиду разной плотности воздуха и воды гидростатическая сила, помогающая уравновесить массу организма, в воздухе гораздо меньше, чем в воде. Поэтому организм, находящимся в воздушной среде, необходимы прочные опоры (скелеты), иначе они никогда не «оторвутся» от Земли.

Почему-то заселение суши растениями далеко не всеми исследователями признавалось проблемой. Некоторым казалось, что не над чем ломать голову — растения вышли из моря на сушу, сначала заселив мелководья, а потом двинулись вдоль рек в глубь континентов. Но накопленные палеоботанические данные показывают, что все было не так просто (С. В. Мейен, 1989; В. А. Красилов, 1989).

Считается, что первые растения появились на суше в силурийский период, т. е. более 300 млн лет назад. Однако в отложениях силура найдены остатки *высших наземных растений*. С. В. Мейен (1989), обобщив работы многих современных палеоботаников, считает, что на суше сначала поселились не высшие растения, а различные водоросли, грибы, бактерии, образовав вместе *наземные экосистемы*. Так, американский палеоботаник Г. Реталляк в палеопочве *позднего ордовика* (второй период палеозоя, следует за кембрийским, предшествует силурийскому периоду, 490—435 млн лет назад) в штате Пенсильвания обнаружил ходы животных, уходящие в глубь почвы с поверхности. Скорее всего это были какие-то кольчатые черви. Но раз они жили на суше, значит чем-то питались. Приходится допустить, что растительный покров, поддерживающий наземную фауну, существовал и до силура, т. е. в ордовике. Г. Реталляк считает, что это были какие-то несосудистые растения — водоросли, поскольку в палеопочве нет их подземных частей. Выходит, ордовикская суша была заселена водорослевой наземной флорой, несомненно, продуктивной, так как могла прокормить многоклеточных — довольно крупных животных. С. В. Мейен (а также Г. Стеббинс, Г. Хилл) высказывает предположение *о происхождении высших растений от наземных водорослей*. «Корни» этой предполагаемой наземной несосудистой растительности уходят в конец архея — начало протерозоя: уже с раннего докембрия известны палеопочвы, а в одной из них (возраст около 2,4 млрд лет) обнаружено органическое вещество. В докембрии приливно-отливная зона была заселена микроорганизмами, часть которых похожа на современные формы, живущие в наземных водорослевых корках. В. Райт считает, что в раннем палеозое уже могли существовать *лишайники*. *Аскомицеты*, т. е. те грибы, которые в большинстве случаев образуют симбиотические сообщества с водорослями у со-

временных лишайников, известны по крайней мере с силура.

Этот небольшой экскурс в современную палеоботанику показывает, насколько сложна проблема заселения суши растениями. Пока общей точки зрения у специалистов нет. Но гипотеза о том, что первыми сушу освоили низшие растения, в частности водоросли, приобретает все больше сторонников.

Так или иначе, первыми завоевателями суши были, вероятно, растения (и животные), жившие в приливно-отливной зоне или в периодически пересыхающих водоемах, т. е. организмы, уже приспособившиеся к коротким периодам существования вне воды. Их привыкание к суше шло очень медленно, они постепенно передвигались к берегу, пока не оказались выше границы прилива, где на них попадали только брызги — в сильный шторм или при исключительно высоком уровне воды весной. В настоящее время такую же картину можно наблюдать у водоросли *Pelvetia canaliculata*, которая растет так высоко на берегу, что является почти сухопутным растением. Отсюда был только один маленький шаг до полного отрыва от моря, но включал он в себя серьезную перестройку всей структуры и образа жизни растений, выходящих на сушу, и явился поворотным событием в морфологической эволюции растительного мира.

Приспособление крупных многоклеточных форм к обитанию в почвенно-воздушной среде привело к появлению *высших растений*. Различия между низшими растениями, до этого уже заселившими сушу, и большинством высших растений заключаются в том, что низшие растения обитают в среде, насыщенной парами воды, а при наступлении засухи теряют воду, пересыхают и впадают в *анабиоз* (греч. anabiosis — оживление, возвращение к жизни). У низших наземных растений водный обмен не стабилизирован и интенсивность их жизненных процессов полностью зависит от присутствия влаги в окружающей среде.

Высшие наземные растения стабилизировали содержание воды внутри своего тела и стали относительно независимыми от колебания влажности в атмосфере и почве.

Наземные условия существования резко отличаются от условий жизни в воде. На земле растение живет одновременно в двух существенно разных средах, поэтому его тело оказалось разделенным на две части — подземную и наземную, выполняющие различные функции. Подземная часть обеспечила почвенное питание (всасывание воды и растворенных в ней веществ), но потеряла способность к фотосинтезу, тогда как наземная часть растения осуществляла автотрофный способ питания (фотосинтез), но утратила непосредственную связь с влагой почвы. Разделение функций обусловило появление специализированных групп клеток — тканей, восполняющих многие из тех функций, которые в водной среде выполняет вода. Таким образом, *органы и ткани* появились в группе наземных высших растений в связи с их приспособлением к новым условиям обитания после выхода на сушу.

РАННИЕ ЭТАПЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНОЙ ФЛОРЫ

Морфологическая эволюция первых высших растений Земли довольно достоверно изучена на основе данных палеоботаники.

Интересные свидетельства о первичном растительном населении суши дают остатки спор, которые извлекают как из прибрежных отложений морей, так и из континентальных отложений.

Анализ структуры спор. позволил палеоботаникам выделить три главных этапа развития древней наземной растительности. *Первый* начинается в середине ордовика, когда споровые растения впервые появились на суше. Эти древние споры сохранились в тетрадах, обтянутых общей оболочкой, и напоминают тетрады спор печеночников в мхов. Однообразие и обилие спор указывают на незначительное разнообразие материнских растений и в то же время на быстрое освоение ими суши. На *втором этапе*, в середине или верхней части нижнесилурийских отложений, однообразные тетрады сменяются одиночными спорами, которые напоминают споры высших споровых растений. В начале *третьего этапа* (середина верхнего силура) преимущественно гладкостенные споры сменяются спорами с разнообразным рисунком оболочки. Эти три этапа прослеживаются на достаточно большой площади — в Англии, Африке, Северной и Южной Америке.

В 1859 г. канадский геолог Дж. Досон в девонских отложениях на п-ве Гаспе в Канаде обнаружил остатки примитивного высшего растения, не похожего ни на одно из известных науке в то время. Растение имело дихотомически разветвленные стебли, лишенные листьев, проводящую систему в виде протостелы. Спорангии этого растения были верхушечными: они свисали с верхушек повторно дихотомированных боковых веточек. Подземные органы, к сожалению, обнаружены не были. Дж. Досон дал растению название *Psilophyton princeps* (псилофит), что можно перевести как «голорос первичный» (рис. 312, 7). К сожалению, находка Дж. Досона осталась незамеченной, и ее значение для познания эволюции высших растений не было оценено. Слишком отличался псилофит от известных растений и не укладывался в существовавшие тогда системы классификации. Положение изменилось только в 20-е годы нашего века.

В 1912 г. близ деревни Райни (Шотландия) врач и геолог-любитель У. Макки открыл пласты кремнистой породы чёрта (англ. chert), известного в литературе под названием «райнивого чёрта», а в них хорошо сохранившиеся кремневые растительные остатки. У. Макки передал для изучения все материалы выдающемуся шотландскому палеоботанику Р. Кидстону (1852—1924), который совместно с профессором Манчестерского университета У. Лангом в 1917—1921 гг. опубликовал пять работ, вошедших в историю ботаники как подлинно классические исследова-

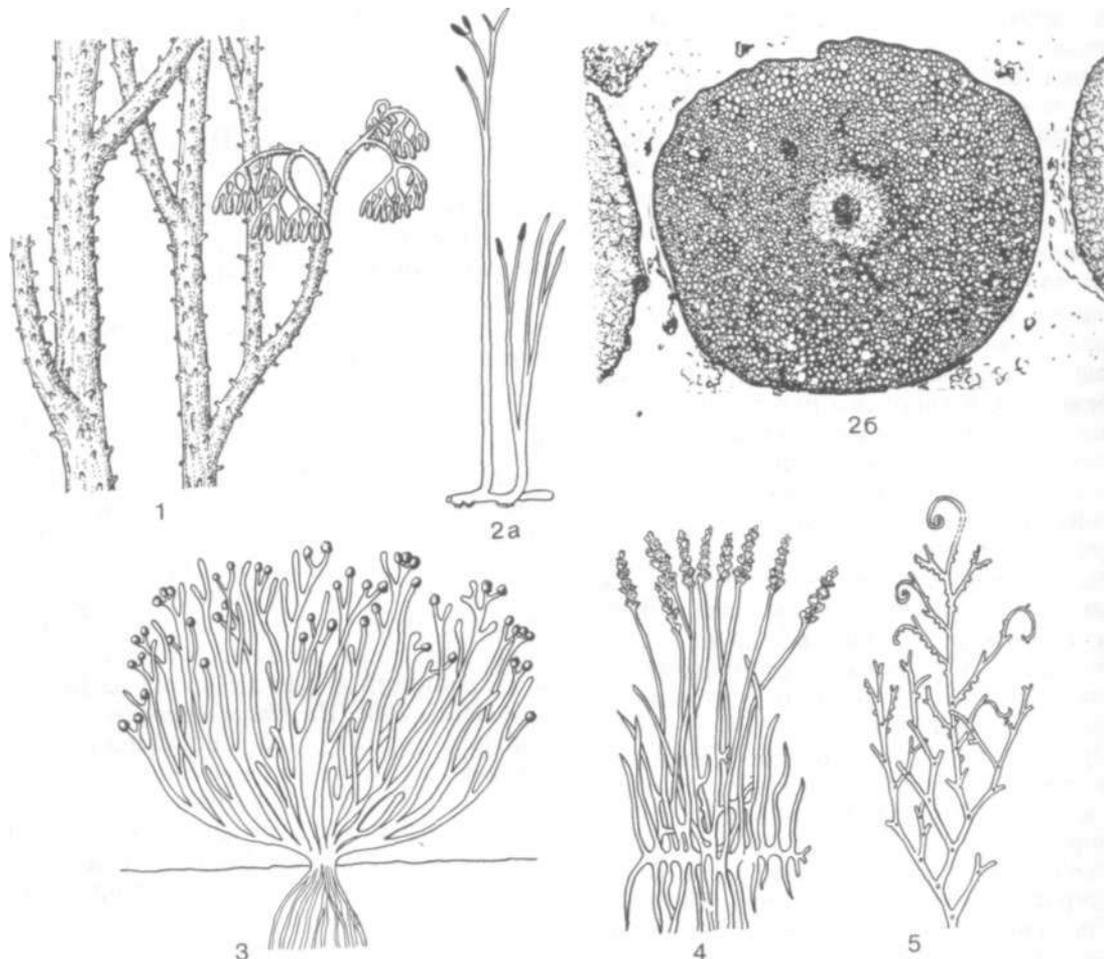


Рис. 312. Первичная наземная флора:

1 — псилофит первичный (*Psilophyton princeps*); 2 — риния большая (*Rhynia major*): а — внешний вид (реконструкция); б — поперечный срез стебля (в центре стебля видна протостела); 3 — куксония (*Cooksonia*); 4 — зостерофиллум (*Zosterophyllum*); 5 — госслингия (*Gosslingia*)

ния, положившие начало систематическому изучению древнейших и наиболее примитивных высших растений.

Окремневшие остатки одних из наиболее древних представителей высших растений, сохранившихся в пластах «райниевского чёрта» в раннем девоне (не ранее 415 млн лет назад), благодаря специфическим условиям сохранились на месте своего произрастания, в вертикальном положении, хорошо демонстрируя внешнюю форму и тончайшие детали внутреннего строения.

Р. Кидстон и У. Ланг установили ряд родов (риния — *Rhynia*, хорнеофит — *Horneophyton* и др.), имевших определенное сходство с псилофитом (рис. 312, 2, а, б).

В 1937 г. У. Ланг в верхнесилурийских песчаниках Уэльса (Великобритания) открыл новый род, названный им куксонией (рис. 312, 3). Позднее куксония была обнаружена в верхнесилурийских отложениях Чехии, США, а также в нижнем девоне Шотландии и Западной Сибири. Куксония — самая древняя из достоверных находок высших растений. Это растение жило более 415 млн лет назад. Его и помещают обычно в основание филогенетического древа всех высших растений.

В результате исследований, начатых Дж. Досоном, Р. Кидстоном и У. Лангом, оказалось, что

риния, хорнеофит, куксония, псилофит и ряд близких родов (тениокрада, хеддея, яравия) составляют наиболее древний и самый примитивный отдел высших растений, геологическая история которого начинается с силурийского периода и заканчивается в позднем девоне. Ранее этот отдел обозначали *псилофитовые* (*Psilophyta*), но в настоящее время многие ученые предпочитают название *риниофиты* (*Rhyniophyta*).

Риниофиты представляли собой небольшие травянистые растения. Например, у ринии, наиболее полно и детально изученного представителя риниофитов, цилиндрические органы ветвились дихотомически и имели апикальное нарастание. Хорошо изучен у этих растений горизонтальный корневищеобразный орган (А. Л. Тахтаджян назвал его «ризомоид»), от которого вверх отходили стебли, а вниз — многочисленные ризоиды, всасывающие воду с растворенными в ней минеральными веществами. В общем риниофиты характеризовались верхушечным расположением спорангиев, отсутствием корней и листьев, дихотомическим или псевдомоноподальным ветвлением спорофита, очень примитивным анатомическим строением и разноспоровостью. Проводящая система была развита слабо и представляла типичную протостелю. Ксилема состояла из трахеид с кольчатым, спиральным или реже лестничным (у

псилофита) утолщением. В отличие от большинства сосудистых растений механические (опорные) ткани отсутствовали. Имелись немногочисленные и просто устроенные устьица, лишенные сопровождающих клеток в эпидермисе (кожице), покрывающем стебель. Под эпидермисом залегала хлорофиллоносная ткань, способная к фотосинтезу. Риниофиты не обладали еще способностью ко вторичному росту (меристема у них была только апикальная). Спорангии были толстостенные, разные по форме и размерам, у ринии они еще слабо отличались от верхушек обычных стерильных веточек. Более того, у хорнеофита они были однажды или дважды вильчатые.

В спорангиях риниофитов развивались многочисленные споры, по строению оболочки типичные для высших растений. Вопрос о гаметофите риниофитов пока не ясен.

Есть основания предполагать, что жили они в теплом или даже жарком климате с сезонными дождями, вероятно, непосредственно у уреза воды, образуя одновидовые заросли по берегам крупных, часто разливавшихся рек, а также в прибрежном мелководье. Некоторые из них, например *теннокрада*, были водными растениями с поднимающимися над поверхностью воды спорносными частями. Но были среди них, несомненно, и вполне сухопутные представители.

Имеются все основания считать риниофиты той исходной предковой группой, от которой произошли моховидные, хвощевидные и папоротниковидные, а среднедевонские растения из родов *зостерофиллум* и *госслингия* отдела *зостерофиллофиты* (*Zosterophyllophyta*), близкого к отделу риниофитов, дали, вероятно, начало отделу плауновидных (рис. 312, 4, 5).

Таким образом, проанализировав этот этап эволюции растений, можно предположительно утверждать, что высшие растения произошли от каких-то водорослей. Об этом говорит прежде всего то, что в геологической истории растительного мира эре высших растений предшествовала эра водорослей. В пользу данного предположения говорят также следующие факты: 1) сходство наиболее древней и уже давно вымершей группы высших растений — риниофитов — с водорослями и, в частности, очень сходный характер их ветвления; 2) сходство в чередовании поколений высших растений и многих водорослей; 3) наличие жгутиков и способность к самостоятельному плаванию у мужских половых клеток многих высших растений; 4) сходство в строении и функциях хлоропластов. Некоторые ученые высказали предположение, что переходу водорослевого предка высших растений в условия наземного существования способствовал симбиоз с грибами.

ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Эволюционное развитие высших растений детально изучается в курсе систематики. Однако основные направления морфологической эволю-

ции растений можно объяснить только с точки зрения общей линии эволюции, которую кратко можно представить следующим образом.

Резкая дифференциация растительных форм произошла в среднем девоне, что привело к возникновению существовавших в дальнейшем основных групп папоротниковидных. На смену низкорослым риниофитам (1—3 м) пришли древовидные высокорослые формы плаунов, хвощей, достигающие в высоту 40 м. В познедевонскую эпоху и в карбоне (каменноугольном периоде) в течение относительно короткого периода появились представители многих *таксономических групп папоротниковидных*, которые стали господствовать на пригодной для расселения растений части суши. Земля начала зеленеть. Это время по праву называют временем папоротниковидных. Остатки древовидных растений, образывавших настоящие леса, обнаружены уже в отложениях познедевонской эпохи. Наиболее пышного развития растительный покров достиг в позднекаменноугольную эпоху. Высокие древовидные плауны, хвощи (некоторые из них размножались семенами), папоротники и семенные папоротники образывали пышные растительные сообщества, напоминавшие растительный мир современных тропиков. В это же время появились хвойные и другие голосеменные растения.

Несколько позже, в пермский период, почти повсюду на суше стали господствовать представители разных *таксономических групп голосеменных растений*, которые вытеснили доминировавших до тех пор представителей папоротниковидных; началось время голосеменных. Эта резкая смена флор, как полагают, в значительной мере связана с изменением климата. Климат стал суше, и голосеменные, которые имели более мощную систему тканей, проводящих воду, оказались лучше приспособленными к наземным условиям. На протяжении всей мезозойской эры, вплоть до раннемеловой эпохи, характер растительности определяли представители разных групп голосеменных: саговниковые, гинкговые, кейтониевые, беннеттитовые, а также хвойные. В настоящее время сохранились лишь немногочисленные остатки этого многообразия; в мезозойскую эру многие из них были распространены почти повсеместно. Сейчас саговниковые насчитывают всего около 90 видов, гинкговые — только один, а из 40 000 видов беннеттитовых не осталось ни одного.

ОСНОВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШЕГО РАСТЕНИЯ

Изучение строения риниофитов и их эволюционных взаимоотношений имеет исключительное значение для эволюционной морфологии и филогении всех высших растений. Оно прежде всего показало, что первоначальным органом высших растений был *телом* (греч. *telos* — конец), являющийся *спорофитом*. Он представлял собой дихотомически ветвящийся стебель, несущий верхушечные спорангии, в то время как корни и листья отсутствовали и произошли, сле-

довательно, позже спорангия и стебля. В ходе дальнейшего приспособления к наземной жизни риниофиты дали начало растениям, обладавшим корнями и побегами. Риниофиты представляют основной объект *теломной теории* происхождения и эволюции спорофита высших растений. Согласно теломной теории, созданной В. Циммерманом (1930, 1965), которой придерживаются многие современные ботаники, высшие растения с настоящими корнями и побегами (стеблями с расположенными на них листьями и почками) возникли из совокупности теломов риниофитов в результате перевершинивания, уплощения, срастания и редукции теломов. Листья папоротников (вайи) и семенных растений возникли из уплощенных и сросшихся между собой систем теломов («плосковетки»). На рис. 313 показано, как,

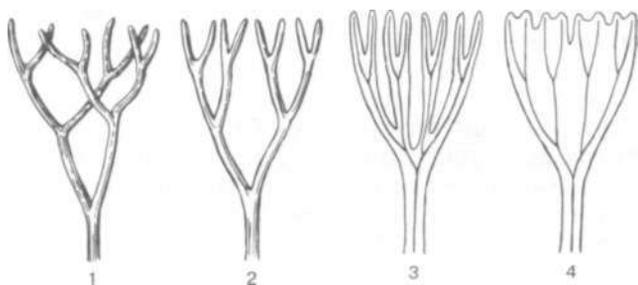


Рис. 313. Схема возникновения плоского листа из группы теломов:
1-4 — последовательные этапы, от более примитивных к более продвинутым группам растений (по А. Е. Васильеву и др., 1978)

по современным представлениям, основанным на изучении ископаемых остатков вымерших растений, плоские ассимилирующие листья в процессе эволюции возникли из групп теломов путем их *расположения в одной плоскости, сгущивания и срастания*. Отражение этого процесса можно видеть в жилковании листьев у многих ископаемых и современных папоротников (рис. 314).

Стебли с их сложной проводящей системой, вероятно, возникли в результате бокового срастания теломов, корни — из систем подземных теломов (ризомоидов).

Таким образом, листостебельный побег образовался в результате объединения групп теломов и постепенной дифференциации их в связи с различными функциями на цилиндрические осе-



лке. 314. Сегмент листа папоротника Адриантум венерин волос (*Adiantum capillus-veneris*) с дихотомическим жилкованием

вые органы (стебли) и плоские боковые органы (листья). В ходе эволюции стебель сохранил способность к длительному верхушечному нарастанию и ветвлению, а листья эту способность утратили (исключение — вайи папоротников).

Успешной колонизации суши высшими растениями способствовало возникновение *почек* — замкнутых влажных вместилищ, защищенных эмбриональными листьями и почечными чешуями, где «работает» апикальная меристема. Благодаря такой защищенности меристем побеги смоги нормально функционировать (нарастать, ветвиться) в условиях резких колебаний температуры и влажности.

Эволюция корня как осевого цилиндрического органа связана с развитием громадной всасывающей поверхности путем многократного ветвления и формирования систем корня.

Спороносные теломы эволюционировали независимо от побегов и корней. Таким образом, в результате усложнения тела растений при выходе на сушу и освоении воздушной и почвенной сред возникли основные органы растений — *вегетативные*.

В современной ботанике под *органами* (греч. organon — орудие, инструмент) понимают части тела высших растений, которые имеют определенное строение и выполняют определенную функцию.

Основными вегетативными органами растений являются *побег* (cotylus) и *корень* (radix).

Основные органы тела высших растений (корень, стебель, лист) заложены уже в зародыше, поэтому классическая морфология выдвинула учение о трех органах тела — корне, стебле и листе. Однако в настоящее время высказывается предположение, что высшие растения имеют два основных органа: корень и побег — совокупность стебля, листьев и почек. При этом стебель является осевой (ортотропной), а листья — боковой (плагиотропной) частью побега.

Такой взгляд логичен при рассмотрении однолетних побегов. Но многолетние необлиственные скелетные оси деревьев и кустарников (стволы и стволыки) трудно отождествить с побегами. В отношении происхождения побега и первенства в его формировании стеблевой или листовой основы существуют три теории.

1. Главная часть побега — стебель; листья — производные стебля, его придатки. Эта теория основывается на структуре первых высших растений риниофитов. Как говорилось выше, наземные части этих растений были представлены безлистными дихотомически ветвящимися осями — теломами. Не имели настоящих листьев и наиболее примитивные виды плауновидных, производных риниофитов (ископаемые: содония украшенная — *Sawdonia ornata*; каулангиофитон иглистый — *Kaulangiophyton akantha* и др.). Их стебли были покрыты мелкими боковыми выростами — шипами.

2. Главная часть побега — лист, а стебель формируется в результате срастания оснований листьев (черешков). Исходными группами растений, среди которых формировался такой исход-

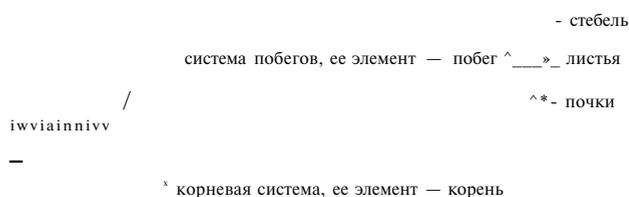
ный побег, были древние папоротниковидные и саговниковые.

3. Среди частей побега нет преимущества. Побег состоит из многократно павторяющихся сходных структур — узлов с междуузлиями, называемых метамерами или фитонами.

В данной книге авторы придерживаются той точки зрения, что все элементы побега (стебель, листья и почки) онтогенетически возникают из единого комплекса меристемы и не функционируют один без другого. Кроме того, побег как единое целое произошел от системы теломов и имеет единую проводящую систему. Поэтому побег (а не его отдельные части — стебель, почки, листья) является универсальным надземным вегетативным органом.

Верно, однако, и представление о расчленении вполне сформированного побега на *стебель* (ось побега) и *листья*, характеризующиеся видоспецифической структурой и функцией. Эти части побега воспринимаются как его органы, т. е. как бы органы второго порядка.

И. Г. Серебряков (1952), К. И. Мейер (1958) предложили и обосновали схему расчленения тела высшего растения, которая вошла в учебники (А. Е. Васильев и др., 1978, 1988).



Система побегов вместе с корневой системой составляет тело плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных и семенных растений. Возникновение побегов (т. е. листостебельности) — крупнейший *ароморфоз* (греч. *airō* — поднимаю и *morphosis* — образец, форма; эволюционное преобразование строения и функции организмов, имеющее общее значение для организма в целом и ведущее к морфологическому прогрессу) в истории растительного мира на Земле. Благодаря плоской форме листьев резко возросла фотосинтезирующая поверхность; связанное с этим увеличение транспирации способствовало развитию настоящих корней как совершенных органов поглощения воды и минеральных солей.

Побеги, несущие органы полового размножения, относятся к *генеративным*. Вместе с органами бесполого и вегетативного размножения они представляют *репродуктивные органы* (лат. *ge* — приставка, обозначающая повторение, возобновление действия и *produco* — произвожу).

ПРОБЛЕМЫ НАЗЕМНОЙ ЖИЗНИ. НАПРАВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Как только растения покинули водную среду обитания, они столкнулись с множеством проблем, требовавших разрешения. *Эволюционная бо-*

таника, изучающая проблемы приспособления растений к сухопутным условиям, выделяет здесь целый ряд аспектов.

Прежде всего это проблема снабжения водой: для нормального функционирования растительный организм должен получать воду, без которой жизнь вообще невозможна. Для водорослей такой проблемы не существует, так как они чаще всего погружены в воду. Наземные животные, как правило, подвижны и могут отыскивать воду так же, как они отыскивают пищу. Грибы неподвижны, но живут в основном под поверхностью почвы или во влажном органическом субстрате, который дает им пищу. Чем ниже уровень эволюционного развития наземных растений, тем в большей степени они еще зависят от воды. У более примитивных растений (например, плаунов, хвощей, особенно мхов) некоторые фазы развития организма происходят только в воде. Но приспособляясь к условиям суши, растения «избрали» альтернативную эволюционную стратегию. Существование наземного растения зависит от почвенной воды, и чтобы эта вода стала доступной, растение должно было развить корневую систему, поглощающую воду из почвы. У водорослей корней нет, так как они им не нужны, некоторые из них имеют «пятки», прикрепляющие их к камням, но ничего не всасывающие. Первые наземные растения не имели корней, у них были волоскоподобные органы — *ризоиды*, которые проникали в почву и всасывали воду. Однако окончательно обосновавшись на суше, растения развили корни.

Корни наземных растений всасывают из почвы не только воду, но и минеральные соли, необходимые для питания растений. У водорослей и в данном случае не возникает проблемы, так как источником минеральных веществ для них служит вода, которая их омывает и представляет своего рода питательный бульон, содержащий все необходимое для жизни. Переселившись на сушу, растения должны были найти какой-то другой способ снабжения минеральной пищей, поэтому их корни стали поглощать не только воду, но и минеральные вещества. Таким образом, *корни* наземных растений закрепляют их в грунте и поглощают воду, необходимую для поддержания формы тела и фотосинтеза, а *стебли* служат опорой основным фотосинтезирующим органам — *листьям*. Вода непрерывно поступает в корневые волоски, движется вверх по корням и стеблям, а затем выводится наружу листьями. Все наземные части растения, в конечном счете участвующие в фотосинтезе, покрыты *кожицей* и *восковидной кутикулой*, снижающей потери воды, но одновременно затрудняющей необходимый газообмен между растением и окружающим воздухом. Эта проблема решается с помощью специальных отверстий — *устьиц*, которые открываются и закрываются, регулируемые внешними и внутренними факторами, помогая таким образом поддерживать нужное соотношение между расходом воды и потребностями в углекислом газе и кислороде.

Возникновение эпидермиса в процессе эволюции наземных растений в конечном счете ре-

шило проблему их выживания: водные растения, оказавшись вне воды, быстро гибнут от высыхания. Эпидермис возник в результате специализации наружных клеток тела растения.

Наличие устьиц является одним из наиболее характерных признаков высших растений, начиная с древнейших известных их представителей — риниофитов.

Наиболее примитивным среди высших растений с эволюционной точки зрения является *ано-моцитарный тип* устьичного аппарата, обнаруженный у риниофитов. Эволюция устьичного комплекса связана со способом происхождения из материнской клетки (онтогенетические типы устьиц) либо с постепенной дифференциацией клеток, окружающих устьичную щель, увеличением их количества (морфологические типы устьиц).

Развитие вокруг устьичных щелей специальных клеток (замыкающих, побочных) разрешило проблему излишнего испарения воды через устьица, так как устьица благодаря этому закрываются на ночь, когда из-за отсутствия света процесс фотосинтеза прекращается.

Основной орган фотосинтеза, лист, стал плоским и тонким, так что клетки, в которых образовывался крахмал, получали весь свет, необходимый для этого процесса. Развилась листовая мозаика, в листьях возникла эффективная система внутренней вентиляции.

У однолетних растений фотосинтезирующим органом является также стебель. У многолетних он часто утолщается, одревесневает и покрывается пробкой, которая, как и кутикула, снижает потери воды.

По мере того как растения «поднимались» над землей, вставала проблема передачи воды и минеральных веществ от корней к самым верхним ветвям, а продуктов фотосинтеза — от листьев к самым нижним частям корней. Так, хвойное дерево *секвойя вечнозеленая* (*Sequoia sempervirens*) достигает в высоту 110—112 м, и так высоко должна подняться вода и так низко должны опуститься пластические вещества. Транспорт разнообразных веществ между фотосинтезирующими и нефотосинтезирующими частями растений происходит по стеблю и особой *проводящей системе тканей*. В зачаточной форме проводящую систему можно наблюдать у некоторых крупных морских водорослей, где специальные клетки образуют как бы трубку, по которой передвигается вода с растворенными в ней питательными веществами.

У высших растений проводящая система состоит из двух основных компонентов: *ксилемы* (древесины), по которой вода проходит вверх по растению, и *флоэмы* (луба), разносящей питательные вещества, образованные в листьях и других фотосинтезирующих органах, по всему его телу. В процессе эволюции высших растений элементы ксилемы и флоэмы претерпели значительные морфологические и функциональные изменения, о чем говорилось в соответствующих разделах книги. Наиболее эффективным водопроводящим элементом является *сосуд*, что и закреплено в названии основной группы растений — *сосудистые*.

Наземные растения столкнулись со многими механическими проблемами, чуждыми водорослям. Главная из них — необходимость стоять прямо, тогда как тело водорослей поддерживает вода. Теоретически предела, которого могут достигать размеры водорослей, не существует, и длина, например, крупной бурой водоросли макроцистис (*Macrocystis pyrifera*) может достигать более 180 м. У наземных растений дело обстоит иначе. Первые наземные растения от земли не отрывались, стелясь по ее поверхности. «Поднимаясь» вверх, растение должно было иметь достаточно прочный стебель, чтобы не только поддерживать ветви, но и противостоять ветру и другим механическим воздействиям. На первых порах эту проблему разрешило возникновение и развитие ксилемы, ее расположение в стебле и корне, позволяющее стеблю сопротивляться изгибу, а корню — противостоять растяжению, сохраняя в то же время максимальную гибкость. У первых наземных растений был простой древесинный цилиндр, проходящий в центре стебля (протостела), он обеспечивал проведение воды и придавал прочность стеблю. По мере увеличения размеров и усложнения строения растений шла эволюция протостелы, появились другие типы стелы, наилучшим способом удовлетворявшие нужды растения. Произошла дифференциация и самих клеток, составляющих древесину: одни из них (трахеиды, сосуды) стали выполнять единственную функцию — проведение воды, другие — *склеренхимные волокна*, с сильно утолщенными и одревесневшими оболочками, приняли на себя обязанность укрепления стебля. В процессе эволюции у наземных растений постепенно возникла группа механических, опорных тканей, придающих прочность органам на изгиб или излом (*древесинные и лубяные волокна*, располагающиеся вдоль осевых органов) либо на растяжение и сжатие (*колленхима, склереиды*, располагающиеся или под эпидермисом, или внутри сочных паренхиматизированных органов).

В отличие от животных растения растут всю жизнь. Их рост обеспечивается *меристемами* — ограниченными участками тканей, постоянно сохраняющих эмбриональное состояние. *Верхушечные (апикальные) меристемы*, расположенные на концах всех корней и побегов, обеспечивают *первичный рост* — удлинение растений. В результате корни все время отыскивают новые источники воды и минеральных веществ, а фотосинтезирующие органы всегда тянутся к свету. *Вторичный рост* обусловлен *боковыми (латеральными) меристемами* — *камбием* и *пробковым камбием (феллогеном)* и приводит к утолщению стеблей, ветвей и корней.

Меристемы обуславливают также *ветвление* растений, обеспечивающее постоянное увеличение фотосинтезирующей поверхности.

Предполагают, что высшие растения произошли от водорослеподобных предков, обладающих *дихотомическим* (изотомия) *ветвлением* талломов. Поэтому такой тип ветвления осевых органов наземных растений считается *первичным*. Он сохранился у некоторых более примитивных выс-

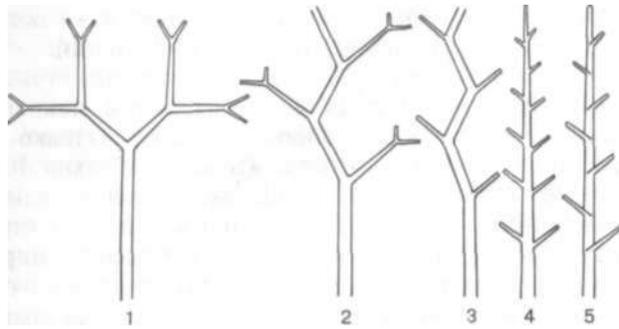


Рис. 315, Схема эволюции ветвления высших растений:
 1 — изогамия (равная дихотомия); 2 — анизогамия (неравная дихотомия);
 3 — дихоподий; 4 — моноподий; 5 — симподий

ший растений — плаунов, некоторых папоротников (рис. 315, 1). В процессе эволюции у высших растений появилось *боковое ветвление*, что можно рассматривать как проявление одной из общих закономерностей эволюции живых существ — дифференциации. При боковом ветвлении главная и боковые оси становятся неравноценными по структуре и функциям.

В результате неравного роста двух боковых ветвей возникла *анизотомия* (греч. *anisos* — неравный и *tomē* — сечение). Она считается переходным типом между дихотомией и боковым ветвлением. Такое перерастание (*переворачивание*) ветвей хорошо выражено у примитивного вымершего девонского рода *хорнеофит* (*Ногпеофитон*; рис. 315, 2).

Дальнейшим шагом в эволюции ветвления является *дихоподиальное ветвление*, при котором две боковые оси развиваются резко неравномерно, одна из них переворачивает другую (А. Л. Тахтаджян, 1978). Дихоподиальное ветвление было характерно для примитивного девонского рода *астероксилон* (*Asteroxylon*); оно имеет место у многих плаунов и селлагинелл, у некоторых древнейших хвощевидных и у многих папоротниковидных (рис. 315, 3). Ряд авторов относят дихоподиальное ветвление к симподиальному.

В результате одного или нескольких ветвлений образуется *система осей* (корней, побегов), находящихся между собой в той или иной степени подчинения.

Большинство ботаников основные типы систем осей при боковом ветвлении относит к *моноподиальным* и *симподиальным*.

В составе моноподиальной системы каждая ось представляет собой *моноподий* (греч. *monos* — один, единый и *pus*, род. п. *podos* — нога), т. е. результат работы одной верхушечной меристемы (рис. 315, 4). Основное отличие моноподиального ветвления от дихотомического и дихоподиального заключается в том, что боковые ветки закладываются под верхушкой главной оси.

Из моноподиального ветвления в процессе эволюции возникает *симподиальное* (греч. *sym* — вместе). В составе симподиальной системы формируются *симподии*, или *составные оси*, как результат переворачивания (рис. 315, 5). У высших растений моноподиальными и симподиальными могут быть и корневые системы, и системы побегов.

У высших растений особенно четко проявился особый аспект дифференциации тела, который называют полярностью.

Полярность (лат. *polus*, греч. *polos* — полюс) — свойственная организмам специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфофизиологических различий на противоположных сторонах (или концах) клеток, тканей, органов и организма в целом. У растений полярность проявляется особенно четко. Так, еще у многих одноклеточных водорослей на нижней (затененной) стороне образуются корнеподобные выросты — ризоиды, а на верхней (освещенной) — органы фотосинтеза, которые, однако, могут быть переориентированы путем затенения верхней и освещения нижней стороны клетки (например, каулерпа). У многоклеточных низших растений полярность выражена сильнее и является более фиксированной. Так, у зеленых водорослей она проявляется в том, что каждая клетка способна при определенных условиях образовывать в своей морфологически нижней части ризоиды, а в верхней — фотосинтезирующий орган.

Наибольшей сложности полярность достигает у высших растений, приспособленных к жизни в воздушно-почвенной среде. В таком случае она проявляется в расчленении тела на корни и побеги, в различии между основанием и верхушкой отдельного органа, в строении и функции разных тканей и клеток, в способности к регенерации.

У спор мхов, хвощей, папоротников полярность возникает после соответствующего внешнего воздействия, когда клетки начинают делиться, и дают начало новому организму. Первая перегородка в прорастающей споре ориентируется перпендикулярно падающему лучу света, разделяя спору на затененную «корневую» и освещенную «заростковую» клетки. У высших семенных растений полярность наблюдается уже в зиготе, где формируются два зачаточных органа — побег с верхушечной почкой и корень. У формирующегося растительного организма полярность проявляется в направлении деления клеток, их роста и дифференциации; ведущая роль в этом процессе принадлежит фитогормонам. Многие вещества синтезируются в определенных тканях и передаются по проводящим путям полярно. Например, синтезируемые в верхушке побега ауксины перетекают к его основанию, возбуждая работу камбия, но подавляя вегетацию боковых почек.

Полярность сформировавшихся органов высших растений, как правило, сохраняется даже при резком нарушении их нормального положения. Это особенно наглядно проявляется при вегетативном размножении. Какой бы стороной мы не поместили черенок смородины, тополя, ивы в почву, корни всегда развиваются на морфологически нижней, а побеги — на морфологически верхней стороне. Однако наблюдались случаи, когда резкие экстремальные факторы (извержения вулканов, морские штормы, землетрясения, высокая радиация) как бы «перетрясают» организм, вызывая сдвиги в проявлении полярности.

С выходом на сушу особенно сильно изменились условия для размножения и растениям пришлось преодолеть ряд трудностей. У водорослей перенос мужской гаметы к женской при половом размножении осуществляет вода. Сперматозоиды водорослей, как правило, имеют жгутики, а яйцеклетка выделяет в воду вещества, привлекающие сперматозоиды. Для размножения более примитивных высших растений (плаунов, хвощей, папоротников и особенно мхов) также нужна вода: для передвижения мужских гамет и часто для развития гаметофита. Однако приспособившись к условиям суши, растения сначала сформировали устойчивые к сухости споры, а затем развили сложные многоклеточные структуры с гаметами внутри. У *семенных растений* зародыш защищен от иссушения и различных других неблагоприятных факторов специальными покровами, образуемыми родительским организмом. Циклы развития высших растений наглядно демонстрируют эволюцию размножения у высших растений, чередования поколений, взаимоотношения спорофита и гаметофита.

Морфологическая эволюция растений является признаком адаптации к автотрофной жизни в воздушно-почвенных условиях. Она характерна в той или иной степени всем высшим растениям: споровым (мхи, плауны, хвощи, папоротники) и голосеменным. Но особенно четко прослеживается морфологическая эволюция у покрытосеменных — цветковых растений, имеющих специфическое эволюционное развитие.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Происхождение цветковых растений — один из наиболее сложных и спорных вопросов современной ботаники. «Где, когда и от кого» — традиционные вопросы, касающиеся происхождения и эволюции любой группы растений, для цветковых растений, видимо, пока не правомочны: нет общепринятой гипотезы об их возникновении и ранней эволюции. Причин несколько. Цветковые растения внезапно появились в геологической летописи новых типов и классов растений, как казалось, «в готовом виде» (среди них различали даже современные роды). Этот факт был серьезным аргументом против теории естественного отбора, недаром Ч. Дарвин назвал происхождение цветковых «проклятой тайной». К сожалению, до сих пор отсутствуют убедительные доказательства палеоботаников об ископаемых предковых формах цветковых. Вероятно, одной из причин можно считать тот факт, что современная ботаника, по словам В. А. Красиловой (1989), представляет собой печальный пример науки, находящейся уже почти 200 лет во власти одной идеи, превратившейся в результате бесконечных повторений в окостенелую догму, далекую от реальной исторической информации. Речь идет о первоначальной гипотезе И. Гёте (см. дальше), которая в той или

иной степени приспособляется почти ко всем теориям происхождения цветковых растений.

В раннем мелу цветковые растения играли лишь ничтожную роль в растительном покрове Земли и встречались довольно редко. Однако в середине мелового периода (приблизительно 100 млн лет назад) наблюдается настоящая «зеленая революция». Происходит одно из наиболее глубоких и резких изменений растительного мира суши: повсюду на Земле появляются самые разнообразные формы цветковых растений. За сравнительно короткий период геологического времени, исчисляемого несколькими миллионами лет, они широко распространяются по всему земному шару и быстро достигают Арктики и Антарктики. Началась кайнозойская эра, которая продолжается по настоящее время.

Одним из основных условий быстрого распространения цветковых была, вероятно, их высокая эволюционная пластичность, что выразилось в огромном разнообразии многочисленных приспособлений к самым различным экологическим условиям. Все другие представители нижнемеловой флоры, видимо, не отличались пластичным разнообразием. Большое значение для быстрой эволюции и широкого массового расселения цветковых имели *насекомые* как опылители и *птицы* как распространители семян, а затем и плодов. В результате высокой адаптивности цветковые растения оказались способными к образованию большого разнообразия сообществ, входящих в состав различных экосистем. В отличие от голосеменных, среди которых не известны настоящие травянистые формы, у цветковых, притом в самых различных линиях эволюции, возникло большое разнообразие трав, особенно бурно развившихся в четвертичный период. Цветковые оказались единственной группой растений, способной к образованию сложных многоярусных сообществ, состоящих главным образом, а иногда почти исключительно из их представителей. Возникновение таких сложных многоярусных сообществ способствовало более интенсивному и полному использованию среды, а также более успешному завоеванию новых территорий и местообитаний.

Поскольку каждый маститый ботаник на протяжении последних 150 лет считал своим долгом высказаться в печати по поводу происхождения покрытосеменных, то литература такого рода практически не обзрима. Поэтому в вопросе происхождения цветковых растений целесообразно рассмотреть основные филогенетические и морфологические идеи. Их обзор дан в работах известного ботаника А. Л. Тахтаджяна (1966, 1970, 1986), а также в книге В. А. Красиловой (1989), предложившего оригинальную концепцию.

Проблема происхождения цветковых растений возникла задолго до появления дарвиновской теории эволюции. Выдвинутая И. В. Гёте *филло- j ная теория* (фолиарная, лат. *pholiaris* — листовая) морфологического строения растений рассматривала происхождение всех органов как результат видоизменения листьев. Цветок, согласно учению

И. Гёте (1890), рассматривался как побег с ограниченным ростом, все части которого, кроме цветоложа, представляют собой производные листьев. В 20-е годы 19 в. теория И. Гёте была развита А. Декандром (1806—1893). В философском плане Гёте был последователем Платона и Спинозы. Для него все растения были отражением единой философской сущности (эйдоса, или архетипа), воплощенной в идеальном «предрастении» — *Urpflanze*. Влияние идеи И. Гёте и А. Декандоля на последующее развитие морфологии растений трудно переоценить. В течение почти двух столетий не только вся репродуктивная сфера объяснялась как совокупность модификаций листа, но и предка цветковых неизменно представляли себе как *Urpflanze*, который обладал всеми признаками в их листовидном состоянии. В соответствии с этим возникли первые представления о *примитивных* и *производных* признаках. Примитивным был признан *моноклиный* обоеполый цветок с большим непостоянным числом ациклически расположенных частей и постепенным переходом от околоцветника к андроцею. Далее эволюция должна была следовать главным образом по пути редукции, так как *архетип* — высшая ступень развития цветка. Цветки с небольшим числом частей, раздельнополые или без околоцветника стали называть редуцированными. Эти представления, именуемые позднее филогенетическими, легли в основу серии классификационных систем, начиная с систем Дж. Бенгтама (1800-1884) и Дж. Д. Хукера (1862-1883).

Концепции Гёте — Декандоля противостояло значительно менее популярное направление морфологии, которое часто называют теорией независимого происхождения органов. Наиболее ярким его представителем на рубеже 19 и 20 вв. был Р. Веттштейн (1863—1931), предложивший *псевдантовую теорию происхождения цветка* (греч. *pseudos* — ложь и *anthos* — цветок). Если предшественники Р. Веттштейна, как правило, ограничивались сравнением цветковых между собой, то он сравнивал цветковые с голосеменными, предшествующими в геологической летописи группе покрытосеменных. Согласно псевдантовой теории, цветок образовался из собрания раздельнополых *стробиллов* (греч. *strobilos* — шишка) голосеменных. Р. Веттштейн полагал, что среди всех покрытосеменных простейшими и наиболее примитивными цветками обладают так называемые однопокровные (*Monochlamydeae*), к которым относятся буковые, березовые, вязовые и другие семейства. Здесь наблюдается раздельнополость цветков, характерная для стробиллов голосеменных. Особенно близки цветки однопокровных к стробилам своеобразного голосеменного растения *эфедры* (класс гнетовых — *Gnetopsida*), располагающимся в собраниях, «соцветиях» (рис. 316, 1—4). Согласно *эфедроидной теории* Р. Веттштейна (так часто называют псевдантовую теорию), процесс сопровождался укорочением оси, на которой располагались стробилы. На первом этапе возникли раздельнополые цветки с простым околоцветником, произошедшим из кроющих листьев стробиллов, на втором — более сложно устроенные

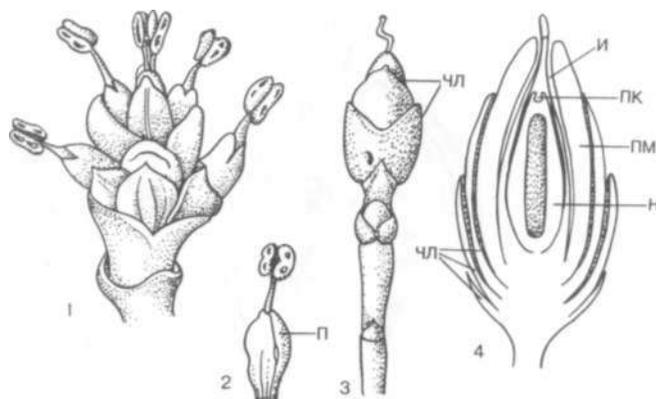


Рис. 316. Стробилы эфедры высочайшей (*Ephedra altissima*): 1 — собрание микростробиллов; 2 — отдельный микростробил (Я — покров микростробила); 3 — собрание мегастробиллов, сведенное к одному мегастробилу (ЧЛ — стерильные чешуевидные листья); 4 — продольный разрез верхней части мегастробила (ЧЛ — стерильные чешуевидные листья; Е — нуцеллус; ПК — пыльцевая камера; И — интегумент, вытянутый наверху микропилярную трубку; ПМ — покров мегастробила)

обоеполые цветки (в связи с приспособлением к опылению насекомыми). Венчик имеет тычиночное происхождение. С позиций данной теории наиболее примитивны казуариновые, гнетовые из голосеменных и однопокровные из покрытосеменных. Поэтому однопокровные Р. Веттштейн располагал в основании системы цветковых растений.

Псевдантовая теория Р. Веттштейна, создавшая противоположный декандолевскому кодекс *примитивности — производности* и организация системы, в настоящее время имеет лишь историческое значение.

Система А. Энглера (1892), получившая широкое признание и не утратившая своего значения до настоящего времени, была построена именно по принципу от простого к сложному, хотя автор не разделял взглядов Р. Веттштейна в отношении происхождения цветковых от гнетовых.

Таким образом, в начале 20 в. существовали две школы систематиков, придерживающихся разных взглядов на происхождение и эволюцию цветковых растений.

В 70-е годы 19 в. были описаны цветковидные органы беннеттитовых (класс Беннеттитопсиды — *Bennettitales*). Это одна из наиболее известных групп голосеменных растений мезозойской эры, ныне вымерших. Как самостоятельная группа, отдельная от саговниковых, с которыми их долгое время смешивали, они утвердились в первом десятилетии 20 в. (Г. Томас, 1913).

На основе изучения палеоботанических остатков беннеттитовых Н. Арбером и Д. Паркином (1907) была создана *стробилиарная теория* происхождения цветковых растений, или *эвантовая* (греч. *εἶ* — хорошо, полностью и *anthos* — цветок). Среди вымерших голосеменных беннеттитовые — единственная известная науке группа, у большинства представителей которой стробилы были обоеполые (рис. 317).

Согласно стробилиарной теории, цветок — особый репродуктивный побег, первично обоеполый, возникший в результате преобразования энтомофильного стробила древних голосеменных

й

п

Рис. 317. Реконструкция стробила беннеттита *Cycadeoidea etrusca* (незаштрихованные части стробила показаны в разрезе): С — семязложе с семенами (семязачатками) и межсеменными чешуями; М — микроспорофиллы со спорангиями; П — покроволистки

(проантостробила). На удлинённой конической оси проантостробила (рис. 318) спирально располагались покроволистки, микроспорофиллы сложного строения, напоминающие спороносные вайи современных папоротников, и мегаспорофиллы, соответствующие органам некоторых саговников. Модификация проантостробила привела к образованию антостробила — примитивного цветка. Наиболее отчетливо сходство со стробилом заметно в цветках некоторых многоплодных (магнолиевые, нимфейные), у которых тычинки и плодолистки считаются листового происхождения.

Идеи примитивности цветка многоплодных в свое время оказали заметное воздействие на систематику и отразились прежде всего в системах Г. Галлира (1912) и К. Бесси (1897, 1915) с многоплодными как первичной группой, от которой происходят все остальные.

Модель антостробила укрепила позиции школы А. Декандоля, появилась целая серия разработанных систем, наиболее совершенные из которых были выдвинуты в 60—70-е годы нашего века

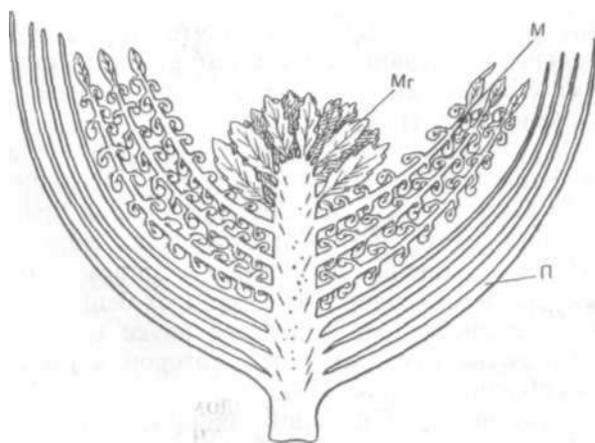


Рис. 318. Проантостробил:
Я — покроволистик; М — микроспорофиллы; Мг — мегаспорофиллы

(А. Л. Тахтаджян, 1966; А. Кронквист, 1968, Р. Торн, 1976).

В настоящее время положение беннеттитов как предков цветковых растений в значительной степени поколеблено. Несмотря на поверхностное сходство между обоеполым стробилом беннеттитовых и цветком магнолии и родственных ей растений, имеются глубокие различия, которые свидетельствуют, что эволюция цветка и стробила беннеттитовых с самого начала шла в разных направлениях (А. Л. Тахтаджян, 1980). По словам Н. А. Буша (1959), беннеттиты не были прямыми предками покрытосеменных; они представляют коротенькую боковую ветвь развития, отошедшую от вымерших предков покрытосеменных.

Однако нельзя считать, что стробилиарная теория окончательно утратила свое значение, она поддерживается многими современными ботаниками. В основе этой теории лежат выдвинутые впервые И. Гёте представления о цветке как побеге с ограниченным ростом (т. е. цветок — это стробил, обладающий осью-цветоложем и различными органами листового происхождения). Однако, с точки зрения многих современных ботаников, тычинки и плодолистки не являются видоизмененными вегетативными листьями, а происходят от соответствующих мегаспорофиллов древних голосеменных — предков покрытосеменных. Черты сходства в строении споролистиков и вегетативных листьев объясняются параллелизмом развития.

В начале 20 в. произошло одно из наиболее сенсационных палеоботанических открытий, приблизившее филогенетику растений к историческим фактам. Были найдены *птеридоспермы* — «семенные папоротники». Это древнейший класс голосеменных (класс лигиноптеридосиды, или семенные папоротники — *Pteridospermae*, или *Lyginopteridopsida*), геологическая история которого начинается с конца девона и заканчивается в раннем мелу; временем расцвета являются каменноугольный и пермский периоды. Листья наиболее примитивных представителей еще более или менее папоротниковидного типа, дважды- или триждынеристые, с наклоном к дихотомическому ветвлению, но в процессе эволюции они упрощаются и у пермо-карбонового порядка *гlossоптерисовых* (*Crossopteridales*) становятся цельными. Проводящая система представляет собой простую или рассеченную протостелу, или сифоностелу. Семязачатки с пыльцевой камерой; они часто окружены особым плоскообразным покровом — *купулой*, представляющей собой видоизмененные дольки листа. Стробилы отсутствовали. Такое удивительное сочетание признаков семенных растений и папоротников, впервые установленное в 1904 г. английскими палеоботаниками Ф. Оливером и Д. Скоттом (*Жизнь растений*. М., 1979. Т. 4. С. 263), и дало повод назвать эту группу растений *семенными папоротниками* (рис. 319).

Ботаники, занимающиеся происхождением цветковых растений, пришли к заключению, что не известные пока еще нам непосредственные предки цветковых были, вероятно, тесно связаны

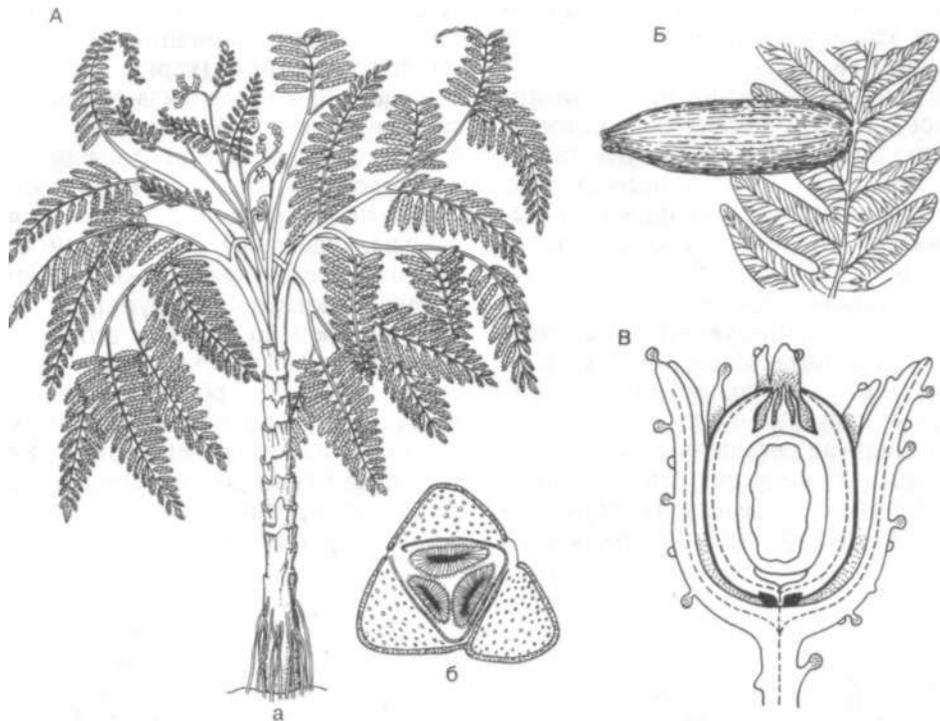


Рис. 319. Семенные папоротники (Pteridospermae): Л — медуллоза Ноэ (Medullosa poei); а — общий вид, реконструкция; б — схема поперечного среза через стебель с тремя меристемами; Б — алептоперис Норина (Alethopteris norinii). Семязачаток, сидящий на листе папоротникового типа; В — калимматотека Хёнингхауса (Calymmatotheca hoeninghausii), строение семязачатка

с семенными папоротниками и, возможно, представляли собой одну из ветвей этой примитивной группы. Одним из веских доводов в пользу этой гипотезы является так называемый внешний интегумент семязачатков, который, по мнению ряда ботаников, скорее всего произошел из купулы.

Со времени открытия птеридоспермов и до настоящего времени идет дискуссия о природе *плодолистика* цветковых растений.

Морфологи декандолевской школы прототипом плодолостика считают спорофилл папоротника с сорусами, от индустиев которых произошли покровы семени; тычинки и плодолостики в таком случае — спорофиллы. Теория *происхождения цветковых от папоротников* продержалась до середины нынешнего века (А. Имс, 1964). Однако изучение птеридоспермов постепенно склонило чашу весов в пользу примитивных голосеменных в качестве предков (А. Л. Тахтаджян, 1970). Их малоизмененные листья, несущие семяпочки, безусловно, более подходящая основа для формирования плодолостика, чем спорофилл папоротника. Правда, птеридоспермы — весьма гетерогенная и неясно очерченная группа, появившаяся и достигшая расцвета в палеозое, за сотни лет до цветковых, так что, по словам В. А. Красиловой (1989), «в промежутке оставалось сколько угодно времени для всех мыслимых морфологических преобразований».

В 1925 г. Г. Томас опубликовал детальное описание вымершего порядка кейтониевых (Cautioniaceae) из класса семенных папоротников, представлявшего, по его мнению, боковую ветвь эволюции предковой группы цветковых. Г. Томас выдвинул морфологическую гипотезу развития плодолостика на основе купул кейтониевых.

Плодолистик покрытосеменных, считает он, — это орган сложной природы: стенки плодолостика образованы двумя сросшимися купулами, между которыми заметны следы осевой ткани, плаценты же — верхушки фертильных ветвей. Была обоснована *кейтониевая теория происхождения покрытосеменных*, которая, однако, серьезно критиковалась и отвергалась морфологами того времени. Купулярная модель плодолостика вновь стала предметом обсуждения в связи с более детальным изучением птеридоспермов в работах А. Ланга (1966, 1968), В. А. Красиловой (1968), описавшего новую группу мезозойских голосеменных — чекановские, и в связи с морфологической ревизией современных цветковых (А. Мёузе, 1965; Р. Хил, 1981). Начиная с серии публикаций Р. Кидстона и У. Ланга (1917—1921), описавших древнейшие безлистные сосудистые растения — риниофиты, фолиарная теория происхождения цветка (а следовательно, и цветковых растений) начала сдавать свои позиции, отступая перед появившейся теломной теорией.

Теломная теория возражает против основных понятий классической морфологии о природе частей цветка как метаморфизированных листьев. Возражения настолько значительны, что говорят даже о новой классической морфологии.

Теломная теория, разработанная немецким ботаником В. Циммерманом (1930, 1965), рассматривает не только все вегетативные органы, но и части цветка как производные теломов риниофитов/чВ процессе эволюции теломы срастаются в *синтеломы*, стерильные и фертильные. В дальнейшем стерильные синтеломы дифференцируются на листья и оси побега, а фертильные дают начало спорофиллам. Формирование побега и

V

цветка шло параллельно, основные части цветка — тычинки и пестики — возникли из спорных теломов и эволюционировали независимо от вегетативных листьев.

Поскольку первичные растения не имели листьев, то казалось логичным принять в качестве элементарной структурной единицы голый побег, а не лист. Как листовые, так и осевые органы, вегетативные и генеративные, развились из недифференцированной системы теломов, т. е. имеют теломное происхождение.

Взгляды сторонников теломной теории на природу цветка вполне согласуются со стробильной теорией. Подчеркивается, что еще у предков голосеменных, т. е. у папоротниковидных, уже сформированы листовые органы — вегетативные листья и спорофиллы, подвергающиеся в процессе эволюции (у голо- и покрытосеменных) трансформации. Предполагаемый путь формирования спорофилла папоротников показан на рис. 320.

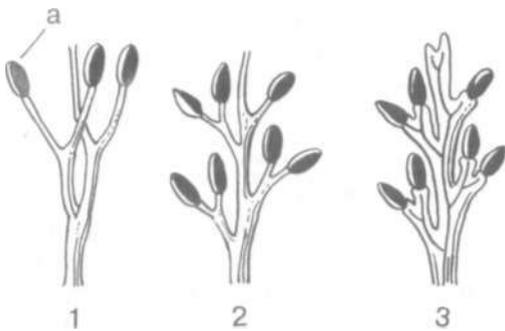


Рис. 320. Схема возникновения спорофилла папоротника из теломы типа ринии (1—3); а — спорангий

В отечественной ботанике к убежденным сторонникам теломной теории относится Л. М. Кречетович. Однако, по его мнению и мнению некоторых других «теломистов», тычинки и плодолистики возникли в результате редукции и срастания из дихотомически ветвящихся осей с конечными спорангиями, т. е. непосредственно из системы ветвления псилофитовых предков. С этой точки зрения, тычинки цветковых являются непосредственным производным спорангиеносной системы риниофитов и никогда не имели филломного облика. Основное доказательство этих авторов — морфология тычинок мальвовых, некоторых молочайных, высокоспециализированных, часто вторично ветвящихся.

В защиту изложенных взглядов выдвигаются также следующие положения: 1) в пазухе тычинки никогда не закладываются почки, как это могло бы наблюдаться, если бы тычинка была листовым органом; 2) проводящая система тычинки ветвится дважды во взаимно перпендикулярных плоскостях, а не в одной плоскости; 3) тычинка имеет, как и риниофиты, протостелу.

В историческом плане теломную теорию можно соотносить с концепцией *независимого происхождения органов*, поскольку теломы в их реальном воплощении как конечные веточки вильчатых побегов (синтелом) существовали лишь у риниофитов.

Помимо решения спорного вопроса о происхождении и эволюции всей группы цветковых растений, постоянно дискутируется проблема плодолистика (карпелла, карпель, пестик). В начале 40-х годов была разработана на примере сем. винтеровых (*Winteraceae*) из порядка магнолиевых (*Magnoliaceae*) модель *кондуликатного плодолистика*. Так, у Тасмании, буббии плодолистики не дифференцированы на завязь, столбик, рыльце, снабжены ножкой или сидязью. Плодолистик представляет собой сложенную вдоль средней жилки (кондуликатную) пластинку, края которой ко времени опыления не сросшиеся, а только сближены (рис. 321). Края плодолистика усажены с обеих сторон сосочковидными волосками, улавливающими пыльцу (см. также плодолистик рода *дегенерия*). Кондуликатный тип примитивного, не вполне замкнутого плодолистика противопоставлялся классическому *инвалютному типу* (свернутый лист), хотя и тот,

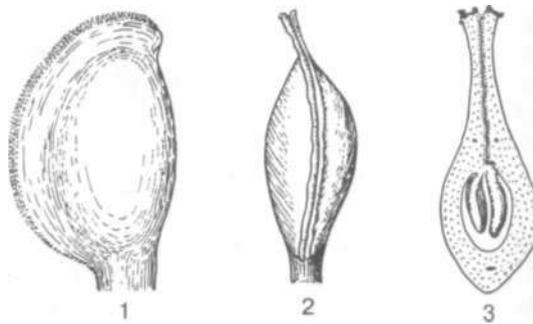


Рис. 321. Кондуликатный плодолистик Тасмании (*Tasmania* sp.):

1 — вид сбоку, 2 — вид со стороны шва; 3 — продольный разрез

и другой являются вариантами филломной модели.

Появление теломной теории выдвинуло ряд других интерпретаций гинецея: появились полиморфная (комбинированная), пельтатная и другие версии плодолистика. Они интересны с той точки зрения, что показали принципиальную возможность строения гинецея с помощью разнообразных структурных единиц, таких, например, как «плотная» карпелла, которая в ходе морфологических преобразований может оказаться внутри полой карпеллы, и т. д.

В 50-е годы нашего века были открыты репродуктивные органы *глоссоптерид* (порядка глоссоптерисовых — *Glossopteridales*) из семенных папоротников, которые послужили прототипом *гонофима* — основной структурной единицы гинецея по теории Р. Мельвилла (1960, 1963). Работы этого английского ботаника предлагают новый оригинальный взгляд на цветок покрытосеменных. Согласно теории Р. Мельвилла, цветок является *гонофиллом* или собранием нескольких гонофиллов. Гонофилл состоит из листовидной брактей (*стегофилла*) и фертильного побега (*гоноклада*), дихотомически ветвящегося.

Глоссоптериды имели мужские гонофиллы — *андрофиллы*, женские — *гинофиллы*, обоеполые — *андрогинофиллы* и стерильные — *тегофилмы*. Завязь плодолистика возникает в результате ассо-

циации ветвей, несущих семязачатки, с теофилами. Для определения в цветке различного типа гонофиллов Р. Мельвилл использовал детальное исследование сосудистой системы (ход пучков и связи между ними). С этой целью он применил метод целых просветленных препаратов гинецея, а не традиционных объемных реконструкций по серийным срезам. Согласно этой теории, цветок крестоцветного, например, представляет комбинацию двух андрогинофиллов, двух андрофиллов и четырех теофиллов (рис. 322, 1). Мужской цветок орешника — результат срастания трех андрофиллов и т. д.

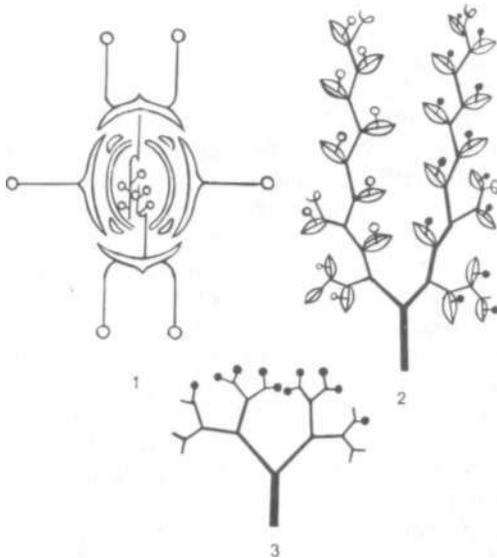


Рис. 322. Схемы, иллюстрирующие гипотезу гонофилла (по Мельвиллу, 1963)
/ — диаграмма цветка крестоцветного согласно гипотезе гонофилла; 2, 3 — формирование первичного гонофилла

Филогенетически в качестве исходной формы для гонофиллов предполагается дихотомическая система с конечными спорангиями типа риниофитов, из которой далее формируется так называемый первичный гонофилл, включающий и осевые, и листовые образования (рис. 322, 2, 3). Далее Р. Мельвилл намечает эволюцию андроцея и гинецея у цветковых и родственные отношения семейств исходя из отношений их гонофиллов. При этом многоплодниковые с их большим числом органов цветка, несомненно, обладают наиболее сложными комбинациями гонофиллов и должны рассматриваться как развитая группа, а цветки ивы, орешника, крушины — как очень простые.

Позднее под некоторым влиянием Р. Мельвилла разработал свою теорию антокорма голландский фитоморфолог А. Мёузе (1965, 1972).

Антокорм — это многократно ветвящийся репродуктивный побег, несущий брактеатные гоноклады, который целиком трансформируется в «настоящий» цветок (*голоантокормоид*), или же его боковые гоноклады превращаются в *антоиды* (брактеатный единичный репродуктивный орган). Примитивная карпелла, по А. Мёузе, представляет собой слегка модифицированную купулу мезозойских голосеменных, тогда как более сложные

типы гинецеев могли формироваться путем срастания гонокладов с брактеями, с осью или между собой.

Из более поздних исследований нельзя не отметить работы отечественного палеоботаника В. А. Красилова, обобщившего материалы изучения ископаемой флоры. В. А. Красилов стоит на позициях неклассической морфологии (фитоморфологии), являясь приверженцем работ Р. Мельвилла, А. Мёузе. Это направление морфологов предлагает нетрадиционную, довольно сложную терминологию, которая пока не нашла достаточного признания.

На основании многолетних исследований раннемеловых и нижнемеловых отложений Приморья, мезозойской флоры р. Бурей, Цагаянской флоры Амурской области, меловой флоры Сахалина, Малой Курильской гряды, В. А. Красилов открыл и описал новую группу мезозойских голосеменных — *Chekanowskiales*, предложил свой подход к решению проблемы происхождения и эволюции цветковых растений (антофитов).

Концепции Р. Мельвилла, А. Мёузе, В. А. Красилова, в русле так называемой «новой морфологии», представляют, по мнению ряда авторов (Н. Н. Капанова, 1987), варианты псевдантовой теории, основательно критикуются в зарубежной и отечественной литературе. Однако считается, что теория «антокорма» А. Мёузе содержит рациональное зерно и некоторые ее идеи интересны.

В настоящее время взгляды на происхождение цветковых весьма различны. Часто они, как и изложенные выше гипотезы, отражают односторонние представления, выражающие крайние взгляды авторов, и не могут объяснить отдельные факты палеоботанических открытий.

Однако огромную массу научных данных, сравнительных исследований, гипотез и догадок условно можно свести к двум крайним направлениям — традиционной, современной морфологии (неоклассической) и фитоморфологии.

Наиболее полно взгляды первого направления обобщены в трудах А. Л. Тахтаджяна и многотомном издании «Жизнь растений» (1974—1982) под его редакцией. По мнению современных систематиков этого направления, цветковые растения произошли от одного общего корня (*монофилетическое происхождение*), вопрос о пределах цветковых все еще дискуссионный. Наиболее вероятной областью формирования и первичным центром расселения цветковых является территория юго-восточной части материка Лавразия, которая соответствовала юго-восточной части Китая, полуостровам Индокитай и Малакка, Филиппинским островам и части Больших Зондских островов. Ни одно из нынерастущих цветковых не обладает всеми примитивными признаками. Однако, суммируя все наиболее архаические признаки, рассеянные среди наиболее примитивных семейств (магнолиевые, винтеровые, дегенериевые), можно с определенной степенью вероятности воссоздать некоторые черты ранних цветковых растений. Очевидно, это были древесные растения, небольшие деревья или кустарники. Такие

жизненные формы наиболее вероятны в условиях экологического стресса, который, согласно современной гипотезе, обусловил появление цветковых. Ксилема была лишена сосудов. Листья были вечнозеленые (как почти у всех голосеменных), очередные — более или менее ксероморфные, с перистым жилкованием и паразитными устьицами. Цветки ранних цветковых, возможно, были в примитивных верхцветных соцветиях, обоеполые, с умеренно удлинненным цветоложем, на котором в спиральном порядке располагались чашелистики, тычинки и плодолистики. Первоначально цветки были лишены лепестков, которые возникли позднее, главным образом из тычинок. Цветки опылялись насекомыми, скорее всего жуками. Пыльцевые зерна имели однобороздную структуру, гладкую экзину. Семена с сильно развитым слоем из живых паренхимных клеток, распространялись птицами. Плоды представляли собой многолистовку. Если бы этот вообразимый первичный тип цветкового растения сохранился или был найден в ископаемом состоянии, то ботаники отнесли бы его скорее всего к порядку магнолиевых.

Данные *фитоморфологии*, обобщенные в книге В. А. Красиловой (1989), не дают такой стройной гипотезы о происхождении и строении ранних цветковых, но приводят серьезные возражения и новые воззрения на многие аспекты проблемы, основанные на конкретных научных доказательствах. Прежде всего указывается на недоказанность монофилетической природы *антофитов* (цветковые, термин фитоморфологии, греч. *anthos* — цветок и *phyton* — растение), так как их систематическое единство преувеличено за счет ложных гомологий и недостоверных семофилетических связей (семофилия — эволюция органа или свойства). Сведение всего многообразия антофитов к одному архетипу основано на поверхностных аналогиях и не подтверждается ни современной сравнительной морфологией, ни данными кариологии и биохимии. Так, утверждает В. А. Красилов, ни один из архетипических признаков (гистологическое деление апекса на корпус и туннику, сосуды, клетки-спутники ситовидных элементов, многопорядковое сетчатое жилкование, циклический исходно моноклиный цветок, карпеллятная завязь, двойное оплодотворение и т. д.) не свойствен всем без исключения антофитам, что может свидетельствовать об отсутствии этих признаков у предка (предков) и их параллельном развитии в разных эволюционных линиях. Сравнение антофитов с другими семенными растениями показывает, что прототипические состояния признаков могут быть найдены за пределами класса, и притом в разных неантофильных (нецветковых) группах. В качестве примера приводятся такие признаки, как сосуды, ангиоспермия, ядерный зародышевый мешок, двойное оплодотворение, которые наблюдаются в других группах семенных растений.

Ботаники нового морфологического течения считают, что «проклятая тайна» происхождения цветковых искусственно усугубляется преувеличением морфологического единства антофитов и

их обособленного положения в системе высших растений (в частности, возведением их в ранг типа), необоснованным общим зачислением антофитных признаков других групп (сосудов у *Gnetum*, двойного оплодотворения у *Ephedra* и *Sphenocladus* в отделе голосеменных) в разряд ложных гомологий. Сравнительный анализ морфологического строя антофитов, сделанный В. А. Красиловым на основании экспериментальных данных многих отечественных и зарубежных ботаников и палеоботаников, позволил ему дать нетрадиционную оценку строения и эволюции вегетативной и репродуктивной сферы. «Названия «покрытосеменные» и «цветковые», — пишет В. А. Красилов, — обычно считают синонимичными, подразумевая, что растения, семязачки которых укрыты в пестике, должны быть наделены также и цветком. Если пестик не сопутствует никакие другие цветочные органы, то предполагается, что они утрачены. Таков типологический образ мысли, привитый классической морфологией. Оправданной точкой служит «типичное» цветковое (покрытосеменное) растение с сосудами, ситовидными трубками, многопорядковым сетчатым жилкованием листьев, обоеполым дихламидным цветком, восьмиядерным зародышевым мешком, двойным оплодотворением. Морфологическое исследование, в сущности, сводится к тому, чтобы распознать этот архетип за всеми вторичными изменениями, которые он претерпел в каждом конкретном случае. Если сравнить его с «типичным» голосеменным растением, то неизбежно развернется морфологическая пропасть, на дне которой «проклятая тайна». Более перспективный путь, по-видимому, заключается в том, чтобы, отказавшись от мысли, будто оправданная точка нам известна заранее — ведь мы ее только ищем, — сопоставить все многообразие цветковых со всем многообразием голосеменных».

Фитоморфологи считают, что почти не существует признаков, которые были бы свойственны только антофитам и не встречались хотя бы в видоизмененной форме у голосеменных. Причем *ангиоспермные* и *проангиоспермные признаки* (ангиоспермы — растения, характеризующиеся *ангиоспермией*, т. е. развитием семязачек внутри органов, имеющих приспособления для восприятия, селекции и прорастивания пыльцы; в случае неполного развития ангиоспермии — проангиоспермы; термины новой морфологии), а также эволюционные тенденции, ведущие к ангиоспермии, цветку; характерные для антофитов признаки вегетативных органов, появились в различных группах голосеменных, что указывает на широкое распространение эволюционного параллелизма и возможность выхода на проангиоспермный уровень нескольких эволюционных линий. Окрытие большого числа таксонов с промежуточными признаками среди современных и ископаемых растений делают границу между антофитами и голосеменными довольно размытой.

Несмотря на значительный прогресс фитоморфологии, в систематике антофитов пока сохраняются традиционные установки, попытки

пересмотреть которые предпринимают лишь немногие исследователи (В. Н. Тихомиров, 1972, 1986; А. П. Хохряков, 1975).

Так, В. Н. Тихомиров считает, что в названиях «Angiospermae», «Anthophyta» отражается единственный внешний признак покрытосеменных — наличие цветка и замкнутой завязи. Между тем покрытосеменные как монофилетический по происхождению таксон характеризуются совокупностью принципиальных особенностей жизненного цикла, которые могли возникнуть еще до образования цветка. Происхождение цветка и происхождение цветковых растений — проблемы совершенно разные. Объяснить наблюдаемый у современных таксонов полиморфизм цветка невозможно ни с позиций стробилиарной теории Н. Арбер и Д. Паркина, ни исходя из классических вариантов псевдантовой теории в духе Р. Ветштейна и Г. Карстена. Цветок как морфологическая структура мог сформироваться разными путями в пределах общей для всех современных цветковых растений группы Palaeoangiospermae. Единой общей модели цветка, исходной для всех Antophyta, не существовало.

Новую гипотезу в отношении морфологии предков покрытосеменных растений высказали американские ботаники Т. Д. Виншип, Х. Лео (1990). Они считают, что это были мелкие, корневищные лианоподобные многолетние травы. Гипотеза основана на структурном и филогенетическом анализе 14 семейств и расчете неэквивалентности их поляризованных и неполяризованных морфологических признаков.

Предпринимаются попытки решить проблему с помощью современных технических средств. Так, П. Крейн (1989) и другие авторы излагают результаты анализа последовательностей одного из ферментов у 9 видов покрытосеменных. Основываясь на предположении о примерно постоянной скорости замены нуклеотидов, авторы пришли к выводу, что покрытосеменные разделились на однодольные и двудольные еще в карбоне, а в перме произошло расщепление двудольных на основные подклассы. П. Крейн и другие отмечают, что, согласно данным кладистического анализа, покрытосеменные связаны с Bennettiales и с Gnetales, что допускает существование покрытосеменных уже в триасе.

Проведенный анализ последовательностей ДНК, хлоропластов и ядра подтверждает предположение о более раннем возникновении покрытосеменных.

Таким образом, проблема происхождения цветковых растений все еще не вышла за рамки более или менее правдоподобных гипотез, она находится в стадии острых дискуссий, поисков и пока еще не решена. В настоящем учебном пособии авторы придерживались взглядов традиционной морфологии, наиболее признанных и утвердившихся в отечественной ботанике (это относится и к терминологии, и к морфоструктуре, и к эволюционным аспектам), излагая в то же время в отдельных разделах дискуссионные вопросы в целях более полного представления о состоянии и проблемах ботанической науки.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Те направления морфологической эволюции растений, которые свойственны высшим растениям как результат адаптации к разнообразным условиям суши, несомненно, характерны для цветковых растений. Многие особенности морфоструктуры именно в этой группе проявились наиболее ярко, нашли свое эволюционное завершение. Эволюция цветковых с самого начала происходила путем широкой адаптивной радиации и шла очень быстрыми темпами, что объясняется как экологическими, так и генетическими, цитогенетическими факторами (в частности, большой ролью хромосомных перестроек и полиплоидизации). В результате уже к середине мелового периода цветковые достигли очень большого разнообразия форм и оказались приспособлены к самым различным экологическим условиям, к возрастающему разнообразию экологических ниш (табл. 3).

Табл. 3. Последовательность развития растительного царства в различные геологические эры

Эра, ее продолжительность, млн лет	Период	Этапы развили растительного мира
Кайназойская, 87	Четвертичный	Растительный мир близок к современному, господство современных видов покрытосеменных. Появление человека
	Третичный	Расцвет флоры покрытосеменных
Мезозойская, 170	Меловой	Бурное развитие покрытосеменных, вымирание беннеттитовых, сокращение голосеменных
	Юрский	Расцвет голосеменных (саговниковые, гинкговые и др.) и папоротников. Появление покрытосеменных
	Триасовый	Развитие флоры голосеменных, появление беннеттитовых
Палеозойская, около 350	Пермский	Появление голосеменных и вымирание семенных папоротников
	Каменно-угольный	Расцвет плауновых и папоротниковидных, появление мхов
	Девонский	Развитие псилофитов, первичных папоротниковидных и грибов
	Силурийский	Следы наземной жизни. Первые наземные растения-псилофиты. Господство бактерий и водорослей
Протерозойская, 2000	Кембрийский	Распространение водорослей и бактерий
	Архейская	Появления водорослей и бактерий'
		Возникновение жизни на Земле

К этому времени уже возникли все основные систематические группы цветковых растений. Начиная с середины мелового периода цветковые

заняли господствующее положение во флоре Земли.

Изучение морфологических направлений развития цветковых растений (а часто и всех низших и высших растений) создало особое научное направление ботаники — *эволюционную морфологию*, изучающую проблемы приспособления растений к наземной жизни, закономерности эволюционного преобразования морфологических структур на разных уровнях организации (клеточном, тканевом, организменном и т. д.).

Морфологические структуры у организмов разных таксонов, обусловленные характером и направлением эволюционных преобразований конкретными признаками, дают возможность составить *морфогенетические ряды*. Анализируя общее направление эволюции органов растений — фототрофов, нельзя было не заметить, что морфогенетические ряды не всегда совпадают с филогенезом конкретных таксонов. Морфологическая эволюция протекала сложно, шла во многих направлениях, имеющих свои особенности.

В своих исследованиях эволюционная ботаника использует: 1) данные палеоботаники; 2) сравнительный анализ нынеживущих организмов; 3) изучение онтогенетического развития организмов.

Палеоботаника, к сожалению, пока не обнаружила (и вряд ли найдет) остатки всех видов растений, заселявших Землю в течение сотен миллионов лет. Поэтому «древо эволюции растений» на самом деле не стройное дерево, где указаны все предки и потомки, а груда ветвей со многими неизвестными промежуточными таксонами, и составить полную и достоверную эволюцию отдельных органов и различных систематических групп по отрывочным данным палеоботаники невозможно.

Сравнительное изучение нынеживущих растений дает возможность лишь косвенно воссоздать их эволюцию, поскольку исходные формы, давшие начало современным видам, вымерли, а из нынеживущих видов ни один не сохранил полностью все черты своих предков.

Не останавливаясь детально на всех направлениях исследований эволюционной морфологии (это задача специальных курсов), кратко рассмотрим те из них (дополнительно к вышеизложенным), которые связаны в основном с изучением цветковых растений.

Симметрия (соразмерность). Это пропорциональность в расположении одинаковых предметов в группе или одинаковых частей в предмете, определяемая одной или несколькими воображаемыми зеркальными плоскостями (плоскости симметрии), так что симметрично расположенные предметы или их части относятся друг к другу, как предмету своему изображению в зеркале. У растений симметрия проявляется в закономерностях расположения боковых (по отношению к оси) частей; она видна как во внутреннем, так и во внешнем строении органов. Явление симметрии можно понимать, например, как симметричное расположение листьев относительно стебля, боковых корней — относительно основного кор-

ня, а также более широко, как повторяемость структур вдоль органа (например, метамеры побега, которые можно считать проявлением его продольной симметрии).

В зависимости от того, сколько плоскостей симметрии можно провести через растение или его часть, различают типы симметрии. Они наблюдаются и у вегетативных, и у генеративных органов. Осевые органы (стебли, корни), через которые можно провести три или более плоскостей симметрии, имеют *радиальную* (или *полисимметрическую*) структуру (чаще всего в форме цилиндра); цветки с радиальной симметрией называются *актиноморфными*.

Через ось некоторых растений или их частей можно провести только две плоскости симметрии. В таком случае говорят о *билатеральной* (*двусторонней*) симметрии. Это лентовидные слоевища многих водорослей, плоские стебли кактусов опунций, мечевидные листья касатика, зародыш двудольных растений.

Если через ось растения или какую-нибудь его часть можно провести лишь одну плоскость симметрии, строение называют *моносимметрическим*. Чаще всего такой тип симметрии наблюдается при *дорсовентральном* строении, когда различают *дорсальную* (спинную) и *вентральную* (брюшную) стороны. Таковы листья многих растений, у которых верхняя и нижняя стороны отличаются по ряду внешних и внутренних признаков. Моносимметричны также побеги с *плагитропным* ростом, тогда как *ортотропные* побеги чаще всего обладают *радиальной симметрией*. Моносимметричные венчики многих цветков (анютины глазки, львиный зев, шалфей, горох, бобы и т. д.) называют обычно *зигоморфными*. Моносимметрическими могут быть зародыши однодольных растений.

Довольно редко у высших растений встречается асимметричное строение, когда через растение или его часть нельзя провести ни одной плоскости симметрии. Таковы, например, неравнобокие листья вязов, некоторых бегоний, цветки канны, валерианы и др.

Между всеми указанными типами бывают переходные формы. Один и тот же орган может быть по-разному симметричен; например, стебли злаков с двурядно расположенными листьями по внутренней структуре полисимметричны, а по расположению листьев билатеральные.

Гетеробатмия. Редукция. Атавизм. У каждого вида растений наряду с признаками примитивными (архаичными) можно найти признаки прогрессивные, далеко уклонившиеся от предковых, т. е. *эволюционно продвинутые*. Явление, когда у одного вида сочетаются признаки примитивные и продвинутые, относится к так называемой *мозаичной эволюции*. В 1954 г. А. Л. Тахтаджян ввел термин *гетеробатмия* (греч. heteros — иной, другой и bathmos — степень, ступень), т. е. неодинаковый уровень развития и специализации различных органов, достигнутый в развитии разных частей растительного организма в процессе эволюции. Органы и части растения функционально связаны между собой в различной степени. Меж-

ду признаками стебля и листьев наблюдается тесная связь (корреляция), так как побег эволюционирует как единое целое. Приспособительная эволюция цветка или плода может идти независимо от эволюции вегетативных частей, даже типы эволюции этих органов могут быть неодинаковы. В результате у одного органа сохраняются черты примитивной структуры, тогда как у другого — высокой специализации.

В процессе эволюции растений параллельно с *усложнением* и дифференциацией одних структур идет *упрощение* других. Причина упрощения конкретной структуры не всегда может быть выяснена совершенно бесспорно. *Редукция* (лат. *reductio* — возвращение, отодвигание назад) многих структур связана с потерей тех функций, которые они ранее выполняли. Редуцированы, например, листья у многих паразитных и сапрофитных семенных растений (заразиха, подбельник, гнездовка), превратившиеся в маленькие желтоватые или буроватые чешуйки; редуцирован главный корень у многих однодольных. В течение длительного филогенеза вида или группы видов органы претерпели обратное развитие, из хорошо развитых и сложноструктурных стали недоразвитыми, недифференцированными, потерявшими свои функции.

В результате упрощения орган может стать *рудиментом* (лат. *rudimentum* — зачаток, начальная ступень), потерявшим свое значение. Например, в цветках некоторых растений рудиментарные тычинки имеют вид бесплодных *стаминодиев*. У многих растений наблюдается полная утрата, или *абортирование* (лат. *abortivus* — выброшенный, недоношенный), того или иного органа, что можно установить сравнением с другими близкими видами. Например, у норичниковых можно проследить редукцию и абортирование тычинок от 5 до 2, у злаков — от 6 до 1, у крестоцветных абортированы кроющие листья в соцветиях и т. д.

Во многих случаях упрощение можно объяснить своеобразной «экономией строительного материала», т. е. переходом к таким структурам, которые формируются с меньшими количественными и энергетическими затратами, но в полной мере выполняют свои функции. Так, во многих эволюционных линиях цветковых растений несомненно доказано сокращение числа частей цветка при одновременном повышении гарантии опыления и образования семян.

Вторичное упрощение невзрачных цветков злаков и осок связано с переходом от насекомоопыления к ветроопылению.

Во многих случаях трудно установить, имеем ли мы первично простое, примитивное строение или вторично упрощенное, редуцированное. Поэтому сложность строения и высота эволюционного развития не всегда совпадают, особенно у высших растений. Видимая простота строения не всегда означает архаичную примитивность. Наоборот, она часто возникает в результате *вторичного упрощения*, поднимающего организм на более высокую ступень адаптации.

Сильное упрощение целых систем тканей и органов иногда бывает связано с *морфофизиологическим регрессом* (общей дегенерацией) в резуль-

тате перехода, например, к паразитизму или к жизни в воде. У паразитов редуцируются корни, зеленые листья, у цветковых растений, погруженных в воду, упрощенное строение внутренних тканей.

Иногда у растений появляются признаки, не свойственные данному виду, но имевшиеся у его отдаленных предков. Такое явление носит название *атавизма* (лат. *atavus* — предок). Например, в нормально однополых цветках появляется орган другого пола, в цветке, имеющем нормально 5 тычинок (например, у первоцветов), развиваются 10 тычинок, свойственных предкам данных растений. Явление атавизма у отдельных видов растений — частный пример так называемого *биогенетического закона* (Ф. Мюллер, 1864; Э. Геккель, 1866; Б. М. Козо-Полянский, 1937). Он заключается в том, что во время *онтогенетического развития* происходит в сокращенном и более или менее измененном виде повторение филогенетического развития вида. Например, проростки многих видов растений имеют листья, не похожие на листья взрослых организмов, но сходные с листьями других близких к ним видов и их предполагаемых предков. Некоторые растения имеют плоские листовидные стебли, несущие функции листьев, а листья превращаются у них в чешуйки (*Phyllocladus*, *Phyllanthus speciosus*). В начальных стадиях развития у некоторых из них стебли бывают цилиндрическими и несут более или менее нормальные типичные листья, что, несомненно, наблюдалось у их предков. Проростки папоротников имеют протостелу, характерную для риниофитов. Начальная стадия развития многих неподвижных водорослей представляет подвижную зооспору в связи с происхождением их от подвижных, снабженных жгутиками предков. Примеры проявления биогенетического закона дает также изучение полового размножения высших споровых и голосеменных растений.

В связи с этим морфологическая эволюция может быть выяснена особенно полно, если изучаются не только взрослые, вполне сформированные структуры в их законченном, *дефинитивном* (лат. *definitivus* — окончательный) состоянии, но и те возрастные изменения, которые претерпевают структуры в онтогенезе растения.

Метаморфоз. Гомологии. Аналогии. Эти понятия — одни из основных понятий эволюционной морфологии. *Теория метаморфоза растений* (греч. *metamorphosis* — превращение) была впервые разработана И. В. Гёте. В работе Гёте «Опыт объяснения метаморфозы растений» (1790) метаморфоз трактуется как постепенное закономерное изменение форм листьев от семядолей до прицветников и далее до частей цветка в ходе развития одного побега от прорастания до образования органов полового размножения. При этом один и тот же боковой орган — «лист» в широком смысле слова («филлом» по более поздней терминологии) — принимает разные облики, метаморфозизируется. Таким образом, по теории Гёте, метаморфоз — это проявление всех потенциальных возможностей морфогенеза листа в ходе индивидуального развития растения, и все видоизменения

листьев на побеге следует считать проявлением метаморфоза. Работы Гёте и его последователей О. П. Декандоля и А. Декандоля стали основой для классической (фолиарной) концепции происхождения цветка, согласно которой чашелистики, лепестки, тычинки и плодолостики представляют собой видоизмененные (метаморфозированные) вегетативные листья. Но мы уже знаем, если чашелистики действительно представляют собой видоизмененные верховые листья, то, по неоклассическим представлениям, тычинки и плодолостики произошли из спороносных структур предковых форм, т. е. никогда, ни на одной стадии эволюции не были вегетативными органами.

И. В. Гёте, предлагая теорию метаморфоза, имел в виду видоизменения листовых зачатков только в ходе онтогенеза побега, включая и образование частей цветка как непосредственного продолжения вегетативной части побега. В дальнейшем проблема метаморфоза была объяснена с эволюционной точки зрения. *Метаморфозированными* считаются органы, достаточно резко уклонившиеся от типичной исходной формы в связи с изменением функций в ходе приспособительной эволюции. Усики у одних растений (например, гороха, вики) — это видоизмененные части листа или его частей; у других, например винограда, — видоизмененные побеги; колючки барбариса — метаморфозированные листья; боярышника, терновника — побеги и т. д. Этот факт легко прослеживается, если среди ближайших родственников вида с метаморфозированными органами есть такие, у которых на месте усиков, колючек обнаруживаются нормальные листья, побеги.

В некоторых случаях природу видоизмененного органа определить трудно (например, листья насекомоядных растений). В таких случаях говорят о многофункциональности и высокой специализации органов в процессе длительной эволюции. У некоторых растений преобразование и смену функций органа можно наблюдать непосредственно в ходе онтогенеза особи или отдельного побега. У дикой груши колючка проходит стадии почки, укороченного облиственного фотосинтезирующего побега и наконец собственно колючки. Но часто метаморфоз понимается в фигуральном смысле, он произошел где-то в далеком прошлом, на определенном этапе эволюции родственной группы растений. В онтогенезе особи никакого фактического превращения не наблюдается, виден лишь своеобразный ход развития того или иного органа (морфогенез). Так, усик винограда закладывается сразу как усик, и лишь его полное сходство с соцветием (гомология, см. дальше) дает возможность предполагать, что в ходе приспособительной эволюции какая-то предковая форма, осваивая лазящий образ жизни в условиях недостатка света, потеряла способность формировать соцветия на сильно затененных частях скелетных осей; вместо этого этиолированные кончики побегов стали дольше сохранять способность к росту и обвивать опору. Вследствие перестройки генетического кода предковых форм такое изменение закрепилось как наследственный признак в ходе естественного от-

бора. Несомненно, что таким путем произошли многие типы метаморфозов.

С понятием метаморфоза неразрывно связано понятие о гомологичных органах. Под *гомологичными органами* (греч. homologia — соответствие, согласие) понимают органы, имеющие одинаковое происхождение и расположение, но различные по форме и функциям. Все листовые органы, заложившиеся в виде боковых бугорков на конусе нарастания побега, гомологичны, независимо от того, как они будут выглядеть во взрослом состоянии. Гомологичны, например, лист, колючка барбариса, усик гороха, чашелистик, бурые почечные чешуи, так как все это видоизменения листа. Гомологичными являются видоизменения побега — усик винограда, колючка боярышника, клубень картофеля, корневище ландыша, луковица чеснока, хотя гомология здесь не видна явно. В таких случаях требуется углубленный анализ онтогенетического развития, критериями которого являются способ и место заложения органа, ход онтогенеза, пространственные отношения с другими органами. Этими критериями пользуются очень широко, особенно после появления классических работ немецких морфологов середины 19 в. (А. Брауна, Т. Ирмиша и др.), для выявления «морфологической природы» органов растений, иногда метаморфозированных до полной неузнаваемости. На ранних стадиях онтогенеза зачатки чашелистика или усика ничем, как правило, не отличаются от зачатка зеленого листа, которому они гомологичны; зачаток ареолы кактуса не отличается от зачатка обычной пазушной почки и т. д. Если колючки располагаются на стебле в определенном порядке, соответствующем листорасположению, и имеют в пазухах почки, то можно с уверенностью говорить о листовой природе этих колючек; и наоборот, если колючка сама сидит в пазухе листа и иногда несет на себе листья и почки, она гомологична стеблю пазушного побега. Однако бывают случаи переходного характера, когда трудно установить границы гомологии метаморфозированных органов (филлокладии, семенные чешуи хвойных и др.).

Органы или их части с различной морфологической природой (эволюционное происхождение от различных основных органов, от различных структур), но выполняющие сходные функции и имеющие сходное внешнее строение, называют *аналогичными* (греч. analogia — сходство, подобие). Например, шипы и колючки, выполняющие у растений функцию защиты, могут иметь различное происхождение: у барбариса — это видоизмененные листья; у боярышника и гледичии — побеги целиком; шипы розы и крыжовника — выросты наружных тканей стебля. Аналогичными являются корзинки многих сложноцветных и отдельный цветок груши или колокольчика. Корзинка сложноцветных (подсолнечник, например) лишь по видимости похожа на цветок, в действительности — это соцветие, внутренние цветки которого дают семянки, а краевые — имитируют чашечку. Определения гомологии и анало-

гии были введены Р. Оуэном (1843). Эволюционный смысл гомологии стал понятен после создания Ч. Дарвином (1859) теории естественного отбора.

Если растения из различных, не близких между собой по происхождению систематических групп в связи с обитанием в сходных условиях имеют сходный внешний облик, то говорят о *конвергенции* (лат. *convergo* — приближаюсь, схожусь). Таковы, например, очень сходные по внешнему виду американские кактусы и многие африканские молочаи, живущие в сходных условиях засушливого климата, и только совершенно различное строение их цветков указывает на отсутствие между ними близкого родства.

Конвергенциями или аналогичными конвергенциями нередко называют также случаи сходства отдельных органов или групп органов, имеющих различную морфологическую природу (аналогичных). Таковы, например, «ягоды» различных

растений, у которых мясистая сочная часть образована или разросшимися Шишковыми чешуями (можжевельник), или цветоложем (шиповник, земляника), или стенкой завязи (брусника, виноград). В общих чертах сходство признаков, возникающее в результате конвергенции, называют *аналогией* в отличие от *гомологии* — схождения, основанного на происхождении разных групп от общего предка путем *дивергенции* (ср.-век. лат. *divergo* — отклоняюсь, отхожу; расхождение признаков организмов в ходе эволюции разных линий, возникших от общего предка). Термины введены Ч. Дарвином (1859).

В заключение следует отметить, что общая схема возникновения и развития жизни, происхождения и морфологической эволюции всех групп растений, в том числе цветковых, изложенная в данной главе, весьма правдоподобна, но ее никак нельзя считать окончательно утвержденной.

Литература

ОСНОВНАЯ

- Александров В. Г.* Анатомия растений. 4-е изд. М., 1966.
Бавуто Т. А. Лабораторный практикум по анатомии и морфологии растений. Мн., 1985.
Биологи: Биогр. справ. Киев, 1984.
Биологический энциклопедический словарь. М., 1986.
Васильев А. Е., Воронин П. С., Еленевский А. Т., Серебрякова Т. И., Шорина Н. И. Ботаника: Анатомия и морфология растений. М., 1988.
Грин К., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3 т.: Пер. с англ./Под ред. Р. Сопера. М., 1990.
Жизнь растений: В 6 т./Под ред. чл.-корр. АН СССР А. А. Федорова. М., 1974-1982. Т. 1-6.
Жуковский П. М. Ботаника. 5-е изд. М., 1982.
Имс А. Д. Морфология цветковых растений: Пер. с англ. М., 1964.
Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2 т.: Пер. с англ. М., 1990.
Хржановский В. Г., Пономаренко С. В. Ботаника. М., 1982.
Эсау К. Анатомия семенных растений: В 2 кн.; Пер. с англ. М., 1980.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ

- Алеев Ю. Г.* Экоморфология. Киев, 1986.
Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Семя. Л., 1990.
Атлас по ультраструктуре растительных тканей/Под ред. М. Ф. Даниловой, Г. М. Козубова. Петрозаводск, 1980.
Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Метаморфоз подземного побега, его адаптивное значение. Львов, 1987.
Буш П. А. Систематика высших растений. М., 1959.
Вермель Е. М. История учения о клетке. М., 1970.
Кемп П., Арме К. Введение в биологию: Пер. с англ. М., 1988.
Киселевский А. И. Латино-русско-белорусский ботанический словарь. Мн., 1967.
Козловская П. В. Загадки белорусской флоры. Мн., 1986.
Козловская Н. В. Флора Белоруссии, закономерность ее формирования, научные основы использования и охраны. Мн., 1978.
Козловская Н. В., Парфенов В. И. Хронология флоры Белоруссии. Мн., 1972.
Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. М., 1937.
Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М., 1989.
Кристиан де Дюв. Путешествие в мир живой клетки. М., 1987.
Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М., 1977.
Купревич В. Ф. Академия наук Белорусской ССР: Очерк истории и деятельности. Мн., 1968.
Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987.
Мейер К. И. Морфология высших растений. М., 1958.
Михайловская И. С. Строение растений в связи с условиями их жизни. М., 1977.
Никитин А. А., Панкова И. А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л., 1982.
Одум Ю. Экология; Пер. с англ. М., 1986.

- Парфенов В. И.* Проблемы использования и охраны растительного мира Белоруссии. Мн., 1978.
Первухина Н. В. Теломная теория и ее роль в развитии взглядов на цветок покрытосеменных//Бот. журн. 1955. Т. 40. № 6.
Первухина Н. В. Околоцветник покрытосеменных Л., 1979.
Положий А. В. Основы морфологии высших растений. Томск, 1991.
Природа Белоруссии: Попул. энцикл. Мн., 1989.
Радкевич В. А. Экология: Краткий курс. М., 1997.
Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952.
Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе. М., 1972.
Серебрякова Т. И. Жизненные формы растений // Жизнь растений: В 6 т. М., 1974. Т. 1.
Сим Э. Биохимия мембран: Пер. с англ. М., 1985.
Смирнов А. В. Мир растений: В 2 т. М., 1981. Т. 1; 1982. Т. 2.
Сравнительная анатомия семян: В 2 т. Л., 1985. Т. 1.
Старостенкова М. М., Гуленкова М. А., Шафраново Л. И., Шорина Н. И. Учебно-полевая практика по ботанике. М., 1990.
Тахтаджян А. Л. Теломная теория и «новая морфология» // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 5.
Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных М.; Л., 1964.
Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966.
Тахтаджян А. Л. Плод // Жизнь растений: В 6 т. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1980. Т. 5(1). С. 91-96.
Тихт А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. М.; Л., 1970.
Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., 1977.
Тихомиров В. Н. Об отражении некоторых особенностей эволюции покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. М., 1972. Т. 77. Вып. 3. С. 73-87.
Тихомиров В. Н. Гипноз цветка в проблеме происхождения покрытосеменных растений. // Совр. пробл. филогении растений. М., 1986. С. 31-33.
Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. М.; Л., 1956; Стебель и корень. 1962.
Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. Л., 1975; Соцветие. 1979; Плод. 1989.
Федорук А. Т. Интродуцированные деревья и кустарники Западной части Белоруссии. Мн., 1976.
Федорук А. Т. Ботаническая география: Полевая практика. Мн., 1976.
Хохлаков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975.
Чырвоная кніга Беларускай ССР. Мн., 1981.
Шарова И. Х., Свешников В. А. Проблемы экологической морфологии. М., 1988.
Шенников А. П. Экология растений. М., 1950.
Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964.
Яценко-Хмельевский А. А. Краткий курс анатомии растений, М., 1961.

- Завязь 278
Зародыш 268, 269, 281
Зародышевый мешок 281, 282
Заросток 265
Зигота 263, 289
Зона камбиальная 214
— перимедулярная 209
— проведения 169
— растяжения (роста) 169
Зооспоры 262
Зоохория 305
- Идиообласты 95, 133, 153, 157
Изогамия 263
Изотомия 196
Инициали Ю9, ПО, 190
— веретеновидные 146, 214
— лучевые 146, 214
Интегумент 268, 280, 289
Интерфаза 80
Интина 264, 276
Исторический метод 9
- Каллус 111
Кальцефилы 326
Кальцефобы 326
Камбий 145, 146, 205
— межпучковый 149, 215
— пробковый 123
— пучковый 149
Камеди 103
Каролема 74
Кариолимфа 74
Кариоплазма 72
Кариотип 83
Каротин оиды 63
Катаболиты 91
Катафиллы 236
Каудекс 255, 256
Каулофлория 187
Кладодии 247
Клетка(и) 48
— антеридиальная 268
— апикальная 191
— базальная 289
— гаплоидные 82
— генеративная 276
— замыкающие 118
— инициальные ПО
— моторные (двигательные) 242, 321
— опорные 133, 241
— паренхимная 48, 135, 140, 224
— париетальная 281
— побочные (сопровождающие) 118
— прозенхимная 48
— проталиальные 268, 276, 277
— ситовидные 141
— сифогенная 268, 279
— склеренхимные 129
— слизевые 222
— сопровождающие 143
— спорогенная 281
— Страсбургера 223
— терминальная 289
—, тотипотентность 112
— эпидермальные 115, 117
— эукариотные 49, 69, 71, 107, 338
Клеточная оболочка 13, 95, 96
—, вторичная 100, 138
—, кугинизация 102
—, минерализация 103
—, одревеснение 101, 102
—, опробковение 102
—, ослизнение 103
—, первичная 99
—, пластинка 98
Клеточный сок 89
Клон 258
Клубень 352, 353
Клубнелуковица 254
Калеоптиль 307
Колленхима 128, 129, 350
Колумелла 168
Кольца годичные 214, 217
— ложные 217
— утолщения 226
Колочки 245, 246
Комплекс Гольджи 59
Конвергенция 363
Конус нарастания 190
Копулировка 261
Кора 174, 205, 206, 208, 218, 222
—, возрастные изменения 223
—, первичная 174, 222
Корень(ни) 162, 172, 175, 177, 178, 348, 349
— боковые 164, 177
— водяные 164
— воздушные 164, 182, 184
— втягивающие 182
— главный 164
— досковилые опорные 183
— дыхательные 184
— запасные 179
—, зоны 168
—, метаморфозы 179
— первичный 163
— подземные 167
— ползучие 199
— придаточные 164
— скелетные 167
— ходульные 182, 183
Корка (ритидом) 114, 126, 127, 223
Корневая мочка 167
— шейка 164
Корневище 250
— гипогоегенное 251
— чешуйчатое 250
— эпигоегенное 251
Корневые системы 161, 164, 167
— шишки 180
Корнеплоды 170
Корпус 192
Крахмал 52, 92, 93
Крахмальные зерна 92, 93
Кребса цикл 62
Криофилы 314
Криптофиты 333
Крипты 239
Кристаллы 94, 95
Крона 196, 199
Ксеногамия 289
Ксерофиты 121, 318, 319
Ксилема 135, 350
—, состав 135
Кутикула 102, 115, 116, 349
Кутин 52, 102, 115, 116
Кугинизация 102, 115
Кущение 198, 199
- Лакуна 208
— протоксилемы 210
Ламелла 57, 129
Лейкопласты 63, 67
Лианы 312
Либриформ 131, 132, 139, 220, 225
Лигнин 101
Лигнификация 101, 102
Лизосомы 70, 107
Липидные капли 94
Липиды 10, 51
Лист(ья) 184, 226, 349
— амфистоматический 238
— бифациальный 227
— гипостоматический 238
—, жилкование 241
—, онтогенез 231
— перистосложные 231
—, продолжительность жизни 234
—, простые 229
—, размеры 229
— световые 242
— сидячий 228
— сложные 230, 231
— срединные 236
—, старение 235
— теневые 242
— тройчатосложные 231
— унифициальные 227
—, форма 229, 230
— цилиндрические 227
— черешковые 228
— эквивациальные 227, 240
— эпистоматический 238
Листовая мозаика 193
— пластинка 228, 229, 230
Листовой бугорок 231
— прорыв 208
— рубец 186, 235
— след 205, 207, 208, 240
— цикл 191
— черенок 261
Листопад 235
Листорасположение 193
— двурядное 193
—, диаграмма 194
— мутовчатое 193
— спиральное (очередное) 193
— супротивное 193
Литотрофы 18
Литофиты 327
Лишайники 20—22
Луб 141, 214, 218
Луковица 253, 254
Луковички 254
Лучи сердцевинные 207, 220
- Макромолекулы 10
Макрофибриллы 97
Матрикс 56, 61, 62, 73, 97
Матрица 7
Мацерация 104
Мегагаметогенез 282
Мегаспорангий 266, 278
Мегаспорогенез 281
Мегаспоры 262
Междуозлие 185
Межклетники 104
Мезогамия 288
Мезоплазма 56
Мезотония 199
Мезотрофы 327
Мезофилл 238, 239
Мезофиты 322
Мейоз 85
Мейоспоры 262
Мембрана(ы) 55, 64
— биологические 53
— пограничные 55
Меристема(ы) ПО, 111, 113, 350
— боковые (латеральные) Ю, 350
— верхушечные (апикальные) ПО, 113, 177
— вставочные (интеркалярные) 111
— колончатая 113
— маргинальные 231
— основная 113, 192
— периклиальные 113
— периферическая (фланговая) 192
— пластинчатая ИЗ
— раневые (травматические) 111
— сердцевинная 192
— стержневая (колончатая) 192
Метаболизм 7
Метамерность 161
Метаморфоз 179, 361
— побега 243
Микоплазма 18, 83
Микориза 180
Микропиле 268, 280
Микросомы 58, 71
Микроспора(ы) 24, 262, 276
Микроспорангий 266, 268
Микроспорогенез 275, 276
Микростробилы 268
Микротельца 69, 70
Микротрубочки 54, 56
Микрофибриллы 97
Микрофиламенты 54, 56
Минерализация 103
Минеральные соли 91

- Миофилия 287
 Мирмекофилия 287
 Митоз 81, 83, 84
 Митоспоры 262
 Митохондрии 49, 61, 69, 338
 Мицеллы 97
 Млечники 159
 Монохазий 294
 Морфогенез 112
 Мхи 22, 23
- Нейтрофилы 327
 Нектарники 156, 273
 Нуклеиновые кислоты 51
 Нуклеола 73
 Нуклеоплазма 72, 73
 Нуцеллус 268, 280, 281
- Обтураторы 281
 Околоплодник (перикарпий) 296
 Околоцветник 270, 272
 Олиготрофы 324
 Омброфиты 318
 Омброфоры 318
 Онтогенез 40, 68, 362
 Оогамия 263
 Оогоний 264
 Описательный метод 8
 Оплодотворение 263, 287—289
 Опыление 285
 Органические кислоты 89
 Органоиды 49, 56, 57
 Органотрофы 18
 Орган(ы) 348
 —, абортирование 361
 — аналогичные 362
 — вегетативные 26, 161, 348
 — генеративные 26, 349
 — гомологичные 362
 — репродуктивные 349
 Орнитофилия 287
 Оси(ь) листа 231
 — составные 351
 Ослизнение 103
 Осмофоры 157
 Отбор 8
 Отводки 260
 Отпрыски 260
- Папоротниковидные 23—25
 Парамуральные тельца 71
 Парастихи 193
 Паренхима 108, 149
 — апотрахеальная 225
 — вазицентрическая 220, 225
 — губчатая 150, 240
 — диффузная 220
 — древесинная 220
 — контактная 140
 — коровая 218
 — лубяная 131, 144
 — межпучковая 206
 — метатрахеальная 220
 — паратрахеальная 220, 225
 — складчатая 150
 — скудновазицентрическая 220
 — столбчатая 150, 240
 — терминальная 220
 — тяжевая (древесинная) 140
 —, элементы 140
 Партенокарпия 290
 Партикула 256
 Партикуляция 256
 Пектиновые вещества 98
 Перидерма 114, 123, 124, 218, 222
 — однодольные 127
 Перисперм 303
 Перичикл 175, 209
 Перфорация 106, 136, 138
 Пестик 269, 277, 278
 Пигменты 90, 91
 Пиреноиды 65
- Плазмалемма 55, 106
 Плазмодесмы 49, 104, 105, 106
 Пластиды 49, 63, 68, 69
 Пластохрон 190
 Плауновидные 23
 Плацентация 278, 280
 Плейохазий 294
 Плектостела 212
 Плерома 170
 Плетви 250
 Плод(ы) 295
 —, вскрывание 296
 —, значение 306
 —, классификация 296, 297
 — костянковые 298
 —, морфогенез 301
 — ореховидные 299
 —, распространение 305
 — сочные ягодовидные 297, 298
 —, строение 296
 — сухие 298
 Плодолистик 355, 356
 Побег(и) 161, 184, 187, 348
 — боковые 198
 — вегетативный 184
 — восходящие (приподнимающиеся) 199
 — главный 185
 — годичные 190
 — листостебельные 161
 — надземные 243
 — обогащения 189
 — ортотропный 199, 360
 — плагиотропный 199
 — подземные 250
 — ползучие 311
 — придаточные 187
 — репродуктивный 184
 — розеточные 189
 — ростовые 189
 — удлиненный 189
 — укороченный 189
 — элементарные 190
 — этиолированные 311
 Покой почек 188
 — семян 304
 Полиплоидия 87
 Полирибосомы 58
 Поллиний 276
 Полупаразиты 328, 329
 Полярность 162, 351
 Порогамия 288
 Поры 105
 — окаймленные 106
 — простые 106
 Почка(и) 185
 — адвентивные (придаточные) 187
 — биколлатеральная 186
 — боковая 185, 186
 — вегетативная 185
 — верхушечная 185, 186, 190
 — возобновления 188, 333
 — выводковые 188, 253, 258
 — генеративная 185
 — голая 186
 — закрытая 186
 — зимующие 188, 259
 — коллатеральная 186
 — мутовчатая 186
 — обогащения 189
 — одиночная 186
 — пазушные 185
 — сериальная 186
 — спящие 186, 187
 Пояски Каспари 174
 Прививки 261
 — черенком 261
 Прилистники 228, 229
 Примордии 177, 190, 205, 231
 Прицветнички 269
 Прозенхима 108
 Прокамбий 113, 145, 205
 Прокариоты 16, 18, 58, 65
 — жароустойчивые 315
 Пролиферация 271
- Проросток 161, 306, 307
 Протодерма 113, 170, 191, 192, 231
 Протоксилема 135, 205
 Протомеристема 113
 Протонема 23
 Протопласт 49, 50
 Протостела 175, 212
 Псаммофиты 326
 Пучки биколлатеральные 147
 — коллатеральные 147
 — концентрические 148
 — общие 147
 — проводящие 135, 145, 146, 240
 — простые 146
 — радиальные 148
 — сосудисто-волоконистые 147
 Пыльник 274, 275
 Пыльцевая трубка 268
 Пыльцевые мешки 268
- Размножение 7
 — бесполое 257
 — вегетативное 257
 —————естественное 258—260
 —————искусственное 260—262
 — клональное 262
 — корневищами 259
 — корневыми отпрысками 260
 — клубнями 259
 — луковичами 259
 — надземными ползучими побегами 259
 — половое 257, 263
 — семенное 267, 262
 Растения вечнозеленые 234
 — высшие 13, 22, 26, 28, 344, 347
 — гекситотермические 310
 — гидромегатермические 309
 — голосеменные 24, 25
 — гомойогидрические 316
 — двудольные 118
 — длиннокорневищные 250
 — древесные 331
 — каучуконосы 160
 — клубненосные 252
 — короткокорневищные 250
 — космополиты 167
 — ксерофитные 309
 — лазящие 312
 — листопадные 234
 — луковичные 253
 — мезотермические 310
 — микротермические 310
 — монокарпические 284
 — морозоустойчивые 315
 — насекомоядные 248—250
 — низшие 19, 22
 — однодольные 118
 — паразиты 328
 — подушки 325
 — поликарпические 284
 — полудревесные 332
 — полупаразиты 328, 329
 — равноспоровые 262
 — разноспоровые 262
 — светлюбивые (гелиофиты) 310
 — семенные 26, 352
 — скальные 166
 — теневыносливые (гелиофиты факультативные) 313
 — тенелюбивые (сциофиты) 311
 — травянистые 332
 — хвойные 24
 — цветковые (покрытосеменные) 26, 352
 Раструб 229
 Рафиды 94
 Регенерация 258
 Редукция 361
 Редуценты 27
 Репликация 7, 80
 Рибонуклеиновая кислота (РНК) 75
 Рибосома 49, 58, 59
 Ризодерма 152

- Ризодермис 172
Ризоиды 22, 265, 342, 349
Ризом 250
Ризосфера 180
Риниофиты 346
Рост 7
— апикальный корней 169
— базальный (верхушечный) 342
— вторичный 111, 350
— диффузный 342
— интеркалярный 342
— интрузивный 113
— оболочки 98
— первичный 111, 350
— плагиотропный 360
— поверхностный 234
— путем натяжения 49, 234
— симпластический 113
— усиления 211
Рубчик 280, 302
Рудимент 361
Рыльце 278, 279
- Самоопыление 285
Самостерильность (автостерильность) 285
Сапрофиты 328
Связник 274
Семя 269, 301, 305, 306
Семядоли 227, 235
Семязачаток (семяпочка) 278, 280
— типы 280, 281
Сердцевина стебля 206 209
Симбиогенез 69
Симбиоз 180, 181
Симбиотрофы 328
Симметрия 113, 161, 360
Симпласт 113, 176
Синергиды 282
Система главного корня 164
— побегов 185, 195
— придаточных корней 164
Ситовидные клетки 141
— клетки-пластинки 142
— поля 141, 223
— трубки 141-143, 218
— элементы 141, 144
Сифоногамия 268
Сифоностега 212, 213
Склерейды 132, 350
Склеренхима 129, 130
Склерофиты 320
Слизи 103
Слоевые 20, 161, 339
Смоляные ходы 158
Соломина 201
Сорус 264
Сосуды (трахеи) 136, 137
—, гистогенез 137
Соцветия 291
—, классификация 292
—, признаки 291, 292
—, происхождение 295
— сложные 293
— составные (агрегатные) 294
— тирсоидные 294
— цимозные 293
Сперматозоид 264
Спермин 264, 277
Спора 18, 262
Спорангий 262
Спородерма 103
Спороношение 262
Спорофиллы 264
Спорофит 265, 347
Сравнительный метод 9
Стаминодии 275, 361
Стебель 184, 200-203, 204, 206-208, 211, 213, 214, 216, 217, 221, 226, 348, 349
Стега 211, 205
— корня 213
-, форма 201, 207
- Стерины 51
Стилодий 278
Стилоиды 94
Стипаксерофиты 321
Столбик 278
Столоны 250, 252, 311
Стробил 353
Строматолиты 339
Суберин 102
Суккуленты 243-245, 319
Сферосомы 71, 94
Сциофиты 311
- Таксономия 14, 34
Таллом 19, 21, 161, 339, 342
Таннины 89
Тапетум 72
Текстура 100, 106, 226
Телом 347
Теория апикальной клетки 191
— штогенов 170, 191
— кейтониювая 355
— клеточная 39
— псевдантная 353
— стелярная 38, 211
— стробилирная (эвантовая) 353
— сцепления (когезии) 138
— теломная 348, 355, 356
— туники 192
— физиологических цепей 195
— — множественных листовых спиралей 195
— филломная 352
— цитологической зональности 192
— — апекса побега 192
Термофилы 314
Терофиты 333
Терпены 51, 152
Тила 140
Тилакоиды 64
Ткани 108, 109, 303
— арматурные 128, 241
— ассимиляционные 141
— водоносные запасающие 151
— воздухоносные 151
— всасывающие 152
— выделительные 152
— — внутренние 157
— — наружные 153
— выполняющая 125
— запасающие 150
—, классификация 108, 109
— механические 128, 133
— образовательные 109
— паренхимные 149, 207
— пограничные 114
— покровные 114
— проводящие 134, 207
Тонoplast 55, 88
Торус 106, 224
Тотипотентность 262
Транспирация 139
Трансплантация 261
Трахеиды 136, 139
— волокнистые 219
— лучевые 224
Трихобласты 173
Трихомы 121
Туника 192
Тычинка 269, 273
Тычиночная нить 274
- Углеводы 10, 52, 89
Угол расхождения 194
Узел 185
Уровни организации живого 10--12
Усики 247
Устьица 118-120, 349
Усы 250
Утолщения стебля 211
- Факторы среды 308
- — абиотические 309
— — климатические 310—324
— — эдафические 324
Фанерофиты 333
Феллема (пробка) 123
Феллоген (пробковый камбий) 123-125, 350
Феллодерма 123, 124
Филлодии 247
Филлокладии 247
Филлотаксис 193
Фикобилины 63
Фитоценоз 34
Флоэма 141, 144, 145, 350
— вторичная 218, 223
— первичная 205
Фотосинтез 63, 65, 66
Фрагмопласт 84, 98
Фрета 64
Фуникулус 280
- Халаза 268, 280
Халазогамия 288
Хамефиты 333
Хвошевидные 23
Хирофтерофилия 287
Хитин 97
Хлоренхима 150, 239
Хлоропласты 63
Хлорофилл 64
Хологамия 263
Хроматин 73, 80, 81
Хроматофоры 63
Хромопласты 63, 66, 67
Хромосома 81
- Цветение 284
Цветок 269, 278, 282, 353
—, диаграмма 283
—, махровость 271
—, онтогенез 283
—, покровы 270
—, происхождение 271
—, раздельнополость 285
—, типы 270
—, формула 282
—, эволюционные линии 359
Цветочная трубка 269
Целлюлоза (клетчатка) 61, 96, 97
Цианобактерии 338, 339
Цикл воспроизведения 265, 266
— гидрологический 316
Цилиндр центральный 39, 174, 175, 205, 207, 209
Цистолиты 95, 103
^Цитокinesis 106
Цитоплазма 49, 53, 106
- Чашечка 272
Чередование поколений 264, 265
— ядерных фаз 264
Черенки корневые 261
Черенкование 261
Черешок листа 228
Чехлик корневой 163, 168
Чехол слизистый 174
Чечевички 125
Чешуи почечные (кроющие) 186, 253, 254
Чешуйка 121
- Шипы 246
Шишки женские 268
— мужские 268
Шпорцы 273
- Щиток 303
- Эвгалофиты 325

Эвстела 207, 213
Эвтрофы 327
Экзина 264, 276
Экзодерма 174
Экспериментальный метод 9
Эмергенцы 121, 123
Эндодерма 174
Эндомитоз 88
Эндоплазматический ретикулум 49, 57,
58
Эндосперм 268, 303
—, формирование 288, 289

Эндотеций 275
Энтомофилия 285
Эпиблема 172
Эпидермис 114, 115, 207, 222, 238, 349
Эпикотиль 307
Эпистиль 278
Эпитема 155
Эпифиты 23, 184, 311, 312
Эукариоты 58
— жаровыносливые 315
Эуксерофиты 321
Эумеристема 112

Эфемероиды 322
Эфемеры 204, 321, 322

Ядерная оболочка 72, 74
Ядро 49, 71, 72, 80, 221
Ядрышко 72, 73
Язычок 228
Яйцеклетка 263, 282
Ямки устьичные 239

Именной указатель*

Адамов В. В. 45
Адерихо В. С. 45
Айххорн С. 16, 18, 44
Алеев Ю. Г. 334
Александров В. Г. 42, 43, 66, 68, 72, 109, 123, 131, 147, 217, 251
Альтман Р. 61
Амичи Д. Ж. 41
Арбер А. 43, 198
Арбер Н. 353, 359
Аристотель 14, 35, 36
Армс К. 18
Арнольди В. М. 43

Бавтуго Г. А. 46, 88
Бахаева Г. 3. 46
Баранецкий О. В. 43
Баранов В. И. 43
Баранова М. Е. 45, 46
Бари А. де 38, 108
Бауэр Ф. 42
Бейкер Дж. 60
Бейли И. 295
Бекетов А. Н. 38, 43
Белл П. 63, 68
Белоусов Л. 112
Бельке Г. 44
Беляев В. И. 43
Бенда К. 61
Бентам Дж. 353
Бернал Дж. 337
Бернард В. 57
Бессер В. Г. 44
Бесси К. 354
Богданов М. П. 46
Боке 281
Болдырев А. А. 54
Боннье Г. 206
Бородин И. П. 43
Браун А. 362
Бреннер С. 77, 80
Броун Р. 39, 71
Буртыс Н. А. 45
Буткевич В. С. 43
Буш Н. А. 43, 354
Былова А. М. 314, 321
Бэжон Ф. 9
Бюва Р. 91

Вавилов Н. И. 28, 43, 46, 88
Вальдейер В. 81
Варминг И. 310, 330
Васильев А. Б. 50
Васильев А. Е. 106, 109, 114, 122, 133, 155, 186, 222, 237, 349
Вернадский В. И. 11, 26, 43
Ветштгейн Р. 353, 359
Вечер А. С. 46
Викторов С. В. 324

Вильямс В. Р. 198
Винберг Г. Г. 46
Виншип Т. Д. 359
Вирхов Р. 40
Войков А. И. 44
Волков Л. И. 43
Воллах Д. 54
Вольф К. Ф. 38, 191
Воронин М. С. 181
Воронин Н. С. 109, 114, 164, 225
Высоцкий Г. Н. 334

Габерландт Г. 38, 42, 108, 123, 191
Гален 35
Галлер А. 9
Галлир Х. 295, 354
Гамалей Ю. В. 122, 222
Гаммерман А. Ф. 45
Ганштгейн Дж. 50, 58, 71, 191
Гарвей У. 9
Гаррисон Р. 42
Гартиг Т. 141
Гебель К. 281
Гей Х. 74
Гейле С. 37
Геккель Э. 16, 40, 308, 361
Гельмонт Ян ван 36
Гельтман В. С. 45
Генкель П. А. 321
Генко Н. К. 44
Герасимов И. И. 71
Гёте И. В. 38, 256, 277, 352, 353, 354, 361, 362
Гиляров М. С. 44
Гиппократ 35
Гиффорд Е. 192
Гмелин И. Г. 43
Годнев Т. Н. 41, 46, 66
Голенкин М. И. 43
Головский К. 44
Голод Д. С. 45
Гончарик М. Н. 46
Горлягин А. Я. 41, 43
Горовец В. К. 46
Горожанкин И. Н. 41, 43, 104
Горянинов П. Ф. 39
Гофмейстер В. 38, 40, 81, 282
Грамов Г. 77
Грю Н. 37, 108, 133
Губер Б. 38
Гудмен Х. 78
Гук Р. 37, 39, 96, 133
Гумбольдт А. 41, 42, 330
Гюнтер Э. 91

Далдингтон К. 344
Данжард П. 91
Данилова М. Ф. 122
Дарвин Ч. 9, 11, 40, 256, 336, 352, 363

Даунс А. 77
Декандоль А. 309, 310, 353, 362
Декандоль О. П. 362
Делоне Л. Н. 43
Дерюгина Т. Ф. 45
Джефри Э. 42
Дилс 287
Диоскорид 35
Доббе 284
Доктуровский В. С. 44
Докучаев В. В. 41, 324
Дорожкин Н. А. 45, 46, 47
Досон Дж. 345, 346
Дулио А. 211
Дютроше А. 39

Езубчик А. А. 46
Еленевский А. Г. 114
Еремин В. М. 46, 222, 223

Жакоб Ф. 80
Железнов Н. 87
Жилинский И. И. 44
Жуковский П. М. 24, 43

Заленский В. Р. 38, 42, 43
Зернов С. А. 334
Зефиоров Б. М. 45
Зингер С. 53
Зиновьева А. Д. 46
Зозулин Г. М. 334
Зубкевич Г. И. 46
Зуев В. Ф. 43

Иби Сина 36
Иванов А. Ф. 45
Иванов Л. А. 43
Иванов Н. П. 43
Иванова Е. В. 45
Ивановский Д. И. 17, 41, 43
Ильин М. М. 45
Имс А. 295, 355
Инген-Хауз Дж. 63
Иоганзен Б. Г. 5
Ирмиш Т. 362

Каден Н. Н. 42, 295
Калишевнич С. В. 46
Камерариус Р. 40
Капранова Н. Н. 357
Каролинская Х. М. 87
Карстен Г. 359
Касаткин В. Г. 45
Катгяр Э. 42
Кахнович Л. В. 46
Келлер Б. А. 43

* Указатель составлен Л. В. Рутковской

- Кемп П. 18
 Кемпфе Л. 91
 Кельрейтер Й. 40, 43, 284
 Килстон Р. 345, 346, 355
 Ким Г. А. 45
 Кирпичников М. Э. 42
 Киселева Н. С. 46
 Клаузиус Р. 8
 Клейтон Р. 66
 Клод А. 57, 58, 71
 Ковалевский А. А. 40
 Козловская Н. В. 45
 Козо-Полянский Б. М. 69, 361
 Козубов Г. М. 122
 Комаров В. Л. 43
 Компаретти А. 63
 Кондратьева Е. А. 192
 Конев С. В. 54
 Корсон Г. 192
 Коршиков А. А. 43
 Костычев С. П. 42
 Кравченко Л. В. 45
 Красилов В. А. 349, 352, 355, 357, 358
 Красильников Н. А. 18
 Краснов А. Н. 41, 43
 Крашенников С. П. 43
 Крашенников Ф. Н. 43
 Крейн П. 359
 Кремянский В. И. 12
 Кречетович Л. М. 356
 Крик Ф. 41, 75, 77, 80
 Кронквист А. 354
 Крутанова Е. А. 43, 45
 Крылов И. Н. 339
 Крылов П. Н. 43
 Крюденер А. 44
 Кудинов М. А. 45
 Кудряшова З. Н. 46
 Кузнецов Н. И. 45
 Купревич В. Ф. 45, 46
 Курсанов А. Л. 183, 222
 Курсанов Л. И. 43, 109
 Куш Г. 118
- Дамарк Ж. Б. 5, 39
 Ланг А. 355
 Ланг У. 345, 346, 355
 Лапчинский К. 44
 Лархер В. 312
 Левенгук А. 290
 Левина Р. Е. 42, 297
 Левитский Г. А. 43
 Ледебур К. Ф. 44
 Лемеза Н. А. 46
 Лео Х. 359
 Леонардо да Винчи 36
 Лепехин И. И. 43, 44
 Лешина А. В. 46
 Лёб Ж. 336
 Либберт Э. 91
 Ликополи Газтано 155
 Линдеман Э. 44
 Линк Г. 108
 Линней К. 14, 16, 38, 246, 274
 Лосицкий К. Б. 45
 Лотова Л. И. 222
 Лукнер М. 90
 Лушпов М. Т. 46
 Любименко В. Н. 38, 41
 Ляхнович Я. П. 46
- Мажуль В. М. 54
 Мак-Даниэль Л. 42
 Макки У. 345
 Максимов Н. А. 41, 43, 318
 Малеев В. П. 45
 Мальпиги М. 37
 Маркс К. 35
 Мартыненко В. П. 46
 Маршант Р. 71
 Мачадо Р. 74
 Мевес Ф. 61
 Мейен С. В. 344
- Мейер А. 68
 Мейер К. И. 42, 43, 349
 Мельвилл Р. 356, 357
 Мендель Г. 9, 41
 Мережковский К. С. 69
 Меткаф К. Р. 42, 118
 Мёузе А. 355, 357
 Миллер В. В. 43
 Миллер С. 336
 Мирон К. Ф. 45
 Мирославов Е. А. 123
 Михайловская В. А. 45, 46
 Мишенин И. Д. 45
 Мишер Ф. 51
 Моль Х. (Г.) 39, 211
 Морозов Г. Ф. 41
 Мюлеталер К. 58, 68, 74
 Мюллер К. 91, 284
 Мюллер Ф. 361
- Навашин М. С. 43
 Навашин С. Г. 41, 43, 288
 Наст Ш. 295
 Насыров Ю. С. 66
 Негели К. В. 135, 141
 Нестерович Н. Д. 45, 46
 Никитин А. А. 44
 Никитин Н. 44
 Николаев В. Н. 45
 Никольсон Г. 53
 Ниренберг М. 77, 78
 Ничипорович А. А. 66
 Новикова А. А. 45
- Оливер Ф. 354
 Опарин А. И. 336, 337
 Оуэн Р. 363
 Очоа С. 77
- Пабо Р. 44
 Павлов В. С. 46
 Павлов И. П. 9
 Павловский Е. Н. 308
 Палладе Г. 58
 Палладин В. И. 43
 Паллас П. С. 43
 Панкова И. А. 44
 Паркер П. 16
 Паркин Д. 353, 359
 Паркин Дж. 230, 295
 Парфенов В. И. 44, 45
 Пастер Л. 9
 Патау К. 80
 Пачоский И. К. 44
 Пашина Г. А. 45
 Пашкевич В. В. 44
 Пернер Е. 71
 Петр I 30, 36, 40
 Петров Ю. Е. 344
 Петровский П. Я. 45
 Петухова М. И. 46
 Пешков М. А. 87
 Пивоварова Р. М. 46
 Пидопличко А. П. 45
 Плантефоль Л. 42, 195
 Платон 36, 353
 Плиний Старший 35, 36
 Полянская О. С. 45
 Пономарева А. В. 45
 Портер К. 57, 74
 Прат А. 198
 Прянишников Д. Н. 43
 Прякин М. А. 45
 Пуркине Я. 39, 50
 Пэттел Дж. 118
- Радкевич О. Н. 42
 Раздорский В. Ф. 42, 134, 220
 Раменский Л. Г. 324
 Рао К. В. 66
 Раункиер К. 42, 333, 334
- Рахтеенко Л. И. 45
 Рейвн П. 16, 18, 173, 233
 Реталляк Г. 344
 Рич А. 79
 Робарде А. 71
 Робертис Е. де 57
- Сабинин Д. А. 43
 Савич Е. П. 45
 Савич-Любицкая Л. И. 45
 Савченко А. И. 45
 Савченко М. И. 123
 Сакс Ю. 38, 108, 149, 211, 227
 Сассекс А. 42
 Свиренко Д. О. 43
 Свифт Х. 80
 Селянинова-Корчагина М. В. 42
 Семенов-Тянь-Шанский П. П. 44
 Серавин Л. Н. 39
 Серебряков И. Г. 42, 190, 236, 330--332, 349
 Серебрякова Т. И. 42, 114, 234, 324, 330
 Сеченов И. М. 9
 Смелов С. 198
 Смирнов А. В. 44
 Смольский Н. В. 45
 Смоляк Л. П. 45
 Собкевич Р. 44
 Совинский В. 44
 Солерлер Х. 121
 Спиннота Э. 42
 Спиноза 353
 Спирин А. С. 79
 Станюкевич Х. В. 42
 Старостенкова М. М. 309
 Стеббинс Дж. Л. 42, 43, 230
 Стеббинс Г. 118, 344
 Страсбургер Э. 38, 40, 41, 81, 83, 85, 104, 140
 Суворов В. В. 109
 Судейная С. В. 46
 Судник Н. С. 46
 Сукачев В. Н. 11, 43
 Сумневич Г. М. 43
- Талиев В. И. 43
 Танглем Э. 104
 Танфильев Г. И. 44
 Тахтаджян А. Л. 16, 34, 42, 43, 44, 225, 231, 295, 346, 351, 352, 354, 355, 357, 360
 Твардовская М. 44
 Теофраст 35, 36, 330
 Терехин Э. С. 328
 Тигем Ф. ван 38, 42, 108, 211
 Тимирязев К. А. 27, 41, 43, 66, 94
 Тихомиров В. Н. 359
 Томас Г. 353, 355
 Томин М. П. 45
 Торн Р. 354
 Троль В. 43, 295
 Тутаяк В. Х. 109, 121, 164
 Тюремнов С. Н. 45
 Тюрпен П. 39
- Уилкинс М. 75
 Уилсон Э. 53
 Уолкер П. 80
 Уордло К. 42, 195
 Уотсон Дж. 41, 75, 80
 Упхоф Дж. 121
 Уткина Л. А. 43
 Утыро Л. Б. 46
- Фаворский В. И. 43
 Фаминцын А. С. 43, 69
 Федоров Ал. А. 44, 255
 Федорук А. Т. 321, 322
 Федченко Б. А. 45
 Фишер А. Ф. К. 44
 Флемминг В. 61, 73, 81, 83, 85

Флеров А. Ф. 44
Фогель С. 157
Фокс С. У. 336, 337
Фостер А. 192
Франклин Р. 75
Фрей-Висслинг А. 58
Фулман Е. 57

Хикки Л. Дж. 230
Хил Р. 355
Хилл Г. 344
Ходасевич Э. В. 46
Холдейн Дж. Б. С. 336
Холл Д. О. 66
Холодный Н. П. 249
Хохряков А. П. 359
Хржановский В. Б. 164
Хукер Дж. Д. 353
Хульт Р. 42

Цвет М. С. 41
Цеттерман Н. О. 45

Циммерман В. 295, 348, 355
Цингер Н. В. 43

Чаргафф Э. 76
Чекалинская Н. И. 45
Чекаловский Л. 38
Червяков П. Д. 45
Чернова Н. М. 314, 321
Четвериков С. С. 11
Чистяков И. Д. 40, 41, 83
Чок Л. 118

Шабельская Ж. Ф. 46
Шванн Т. 39
Швенденер С. 38, 42, 108, 133, 134
Шелухин Н. В. 46
Шенников А. П. 319, 322
Шёстранд Ф. 57
Шимпер А. 63, 68, 69
Шишкин Б. К. 43, 45
Шлейден М. 39

Шлык А. А. 46
Шмальгаузен И. Ф. 44
Шмидт А. 42, 192
Шпренгель К. К. 284
Шуканов А. С. 46

Эверт Р. 16, 18, 44
Эдвард Дж. 66
Эйхлер А. 38
Энгельс Ф. 8, 9, 10, 36, 37, 38, 39
Энглер А. 353
Эсау К. 42, 48, 50, 57, 61, 90, 99, 109, 112, 123, 156

Юзенчук С. В. 45
Юндзилл И. 44
Юри Г. 336
Юркевич И. Д. 45, 46

Якобсон А. Х. 44
Яценко-Хмельевский А. А. 42

Предис

Введение

Классик
Биологи
систем
Методы
Уровни

Глава

Ботаника

Царство
органом
Понятие
организм
Неклеточный
Прокариоты
Низшие
Высшие
Значение
Значение
Охрана
Разделение
Краткая
История

Глава 2

Растения

Общие понятия
Формы
Микроскопические
клетки

Оглавление

Предисловие

Введение в биологию

Классификация биологических наук. «Древо» биологии
Биология — наука о живых системах. Признаки живых систем
Методы изучения живых систем
Уровни организации живого



Глава 1

Ботаника как биологическая наука

Царство растений. Особенности растительных организмов
Понятие о классификации. Разнообразие живых организмов
Неклеточные формы жизни
Прокариоты
Низшие растения
Высшие растения
Значение растений в природе
Значение растений в жизни человека
Охрана растительного мира
Разделы ботаники
Краткая история развития ботаники
История ботанической науки в Беларуси



Глава 2

Растительная клетка

Общее понятие о клетке
Форма и размеры клеток
Микроскопическая и субмикроскопическая организация клетки

3	Химические компоненты и физические свойства протопласта	50
5	Белки	51
5	Нуклеиновые кислоты	51
5	Липиды	51
7	Углеводы	52
8	Цитоплазма	53
10	Органоиды	57
	Эндоплазматический ретикулум	57
	Рибосомы	58
	Комплекс Гольджи	59
	Митохондрии	61
	Пластиды	63
	Онтогенез и взаимопревращение пластид	68
	Симбиогенез. Филогенез митохондрий и пластид	69
	Микротельца	69
13	Лизосомы	70
	Сферосомы	71
13	Парамуральные тельца	71
	Ядро	71
14	Метаболический цикл ядра (рабочее ядро клетки)	73
17	Интерфазное ядро	80
18	Митотический цикл ядра	81
19	Вакуоли и клеточный сок	88
22	Углеводы	89
26	Белки	89
28	Органические кислоты и их соли	89
29	Таннины	89
33	Алкалоиды	90
35	Гликозиды	90
44	Пигменты	90
	Минеральные соли	91
	Внутриклеточные включения	91
	Крахмальные зерна	92
	Белковые включения	93
	Липидные капли	94
	Кристаллы	94
	Оболочка растительной клетки	95
48	Общие сведения	95
	Химический состав и структура оболочки	96
48	Заложение и рост оболочки	98
48	Изменение химического состава и физических свойств оболочки	101
	Мацерация. Межклетники	104
49	Межклеточные связи	104



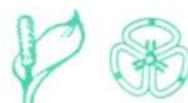
Глава 3

Растительные ткани

Общее понятие о тканях, принципы их классификации	108
Образовательные ткани	109
Понятие, местонахождение в теле растения, классификация	109
Цитологическая характеристика меристем, основные моменты ее дифференциации	111
Покровные ткани	114
Общая характеристика, классификация	114
Эпидермис	114
Перидерма	123
Корка (ритидом)	126
Перидерма однодольных	127
Механические ткани	128
Колленхима	128
Склеренхима	129
Склерейды	132
Принцип расположения механических тканей в теле растения	133
Проводящие ткани	134
Ксилема (древесина)	135
Флоэма (луб)	141
Проводящие пучки	145
Паренхимные ткани	149
Ассимиляционные, или хлорофиллоносные, ткани (хлоренхима)	149
Запасные ткани	150
Воздухоносные ткани (аэренхима)	151
Всасывающие ткани	152
Выделительные ткани	152
Наружные выделительные ткани	153
Внутренние выделительные ткани	157
Глава 4	
Вегетативные органы растений	161
Общее понятие о вегетативных органах	161
Корень	162
Эволюционное происхождение корня	163
Морфологическое строение корня. Корневые системы	163
Формы корней. Экологические особенности роста корня	165
Методы изучения корневых систем	167
Микроскопическое строение корня	168
Первичное анатомическое строение корня	172
Корень как орган поглощения и передвижения веществ	175
Вторичное анатомическое строение корня	177
Основные видоизменения корня (метаморфоз)	179
Побег	184
Общая характеристика	184
Почка	185
Строение и деятельность апекса побега	190



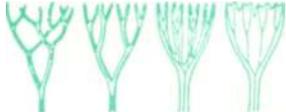
Листорасположение	193
Ветвление побега	195
Стебель	200
Морфология стебля	200
Особенности развития постоянных тканей в стебле	204
Первичное анатомическое строение стебля	206
Понятие о стеле. Стелярная теория	211
Вторичное анатомическое строение стебля	213
Стебель древесного растения (общий план строения)	216
Стебель древесных однодольных растений	226
Лист	226
Морфологические части листа	228
Классификация листьев	229
Онтогенез листа	231
Разнообразие листьев	235
Анатомическая структура листа	238
Основные видоизменения побега	243
Наземные побеги	243
Подземные побеги	250



Глава 5

Размножение растений

Общее понятие о размножении и его формах	257
Вегетативное размножение растений	258
Естественное вегетативное размножение	258
Искусственное вегетативное размножение	260
Размножение растений спорами. Половой процесс. Цикл воспроизведения	262
Половой процесс и половое размножение растений	263
Чередование ядерных фаз и поколений	264
Циклы воспроизведения	265
Семенное размножение	267
Цикл развития и семенное размножение голосеменных	267
Цветок	269
Части цветка и их расположение	269
Морфологическое значение частей цветка	271
Распределение полов	271
Околоцветник	272
Андроцей	273
Микроспорогенез и мужской гаметофит	275
Гинецей	277
Мегаспорогенез и женский гаметофит	280
Формула и диаграмма цветков	282
Закономерности в строении цветка. Онтогенез	283
Цветение и опыление растений	284
Общие представления о цветении	284
Общая характеристика опыления	284
Оплодотворение и развитие семени	287
Развитие частей цветка после оплодотворения	288
Отклонения от нормального оплодотворения	289
Соцветия	291
Общая характеристика	291
Морфологические признаки соцветий	291
Классификация соцветий	292
Происхождение соцветий	295

193	Плоды	295	Эдафические факторы среды	324
195	Общая характеристика	295	Жизненные формы растений	329
200	Строение плода	296		
200	Вскрытие плодов	296		
204	Принципы классификации плодов	297		
206	Характеристика основных видов плодов	301		
211	Морфотенез плодов	301		
213	Семя	302	Глава 7	
216	Общая характеристика семян	302	Происхождение и важнейшие	
226	Анатомическое строение семени	304	направления эволюции растений	
226	Покой семян	304	(краткий обзор)	335
228	Распространение плодов и семян	306		
228	Значение плодов и семян	306	Возникновение жизни на Земле	335
229	Проросток	306	Развитие жизни. Возникновение и эволюция растений	337
231	Условия прорастания семян	307	Направления морфологической эволюции первичных автотрофных растений	339
235	Типы прорастания семян	307	Выход растений на сушу, возникновение вегетативных органов, тканей	344
238	Проростки и их развитие	308	Ранние этапы морфологической эволюции наземной флоры	345
243		308	Эволюция высших растений	347
	Глава 6	308	Основные органы высшего растения	347
	Растения и окружающая среда	308	Проблемы наземной жизни. Направления морфологической эволюции	349
	Понятие о среде обитания растений, экологических факторах и группах	309	Происхождение и эволюция цветковых растений	352
	Абиотические факторы среды	310	Эволюционная морфология растений	359
	Климатические факторы	310	Литература	364
	Свет	314	Предметный указатель	365
	Тепло	316	Именной указатель	370
	Влага	323		
	Воздух			

I

II



Ботаника как биологическая наука



Растительная клетка



Растительные ткани



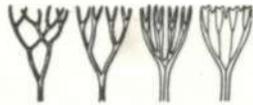
Вегетативные органы растений



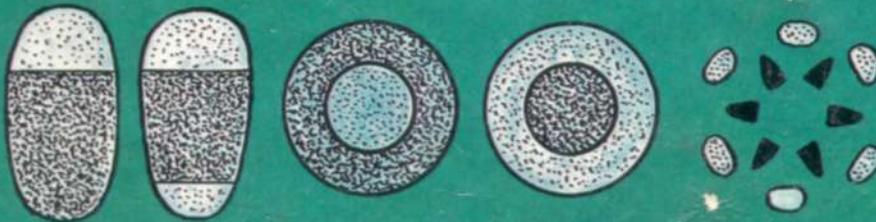
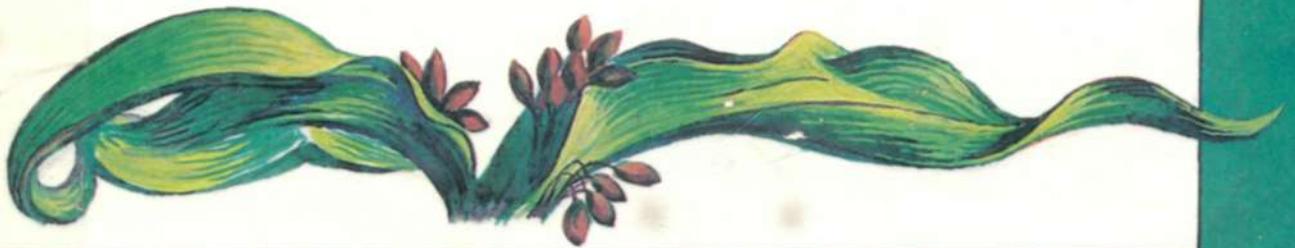
Размножение растений



Растения и окружающая среда



Происхождение и важнейшие направления эволюции растений



ISBN 985-06-0139-6

Издательство
"Вышэйшая школа"