

БОТАНИКА  
С ОСНОВАМИ  
ФИТОЦЕНОЛОГИИ  
анатомия и морфология  
растений



**УЧЕБНИК ДЛЯ ВУЗОВ**



# БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ анатомия и морфология растений

*Допущено Министерством образования и науки  
Российской Федерации в качестве учебника  
для студентов высших учебных заведений,  
обучающихся по специальности «Биология»  
в области образования и педагогики*



МОСКВА  
ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»  
2006

УДК 58  
ББК 28.58я73  
Б 86

Авторы:

**Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.Б. Батыгина,  
Н.И. Шорина, Н.П. Савиных**

Рецензенты: Заслуженный деятель науки РФ, д-р биологических наук Т.И. Пузина;  
д-р биологических наук П.Ю. Жмылев

**Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений:** Учеб.  
для вузов / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. — М.: ИКЦ  
«Академкнига», 2006. — 543 с: ил.

ISBN 5-94628-251-4

В учебнике представлены современные научные знания о внешнем и внутреннем строении растений, их жизнедеятельности, способах размножения, взаимоотношениях с внешней средой. Материал изложен в онтогенетическом, эволюционном и экологическом аспектах. Освещены новейшие достижения морфологии растений, особенно в областях биоморфологии (учения о жизненных формах) и эмбриологии. Учебник имеет натуралистическую и природоохранную направленность.

Для студентов вузов, обучающихся по специальности «Биология» в области образования и педагогики, может быть полезен для аспирантов и преподавателей педагогических вузов и университетов.

ISBN 5-94628-251-4

© Коллектив авторов, 2006  
© ИКЦ «Академкнига», 2006

## Предисловие

---

Настоящий учебник представляет собой кардинально обновленное и переработанное переиздание учебного пособия «Ботаника. Анатомия и морфология» для педагогических вузов, написанного авторским коллективом в составе А.Е. Васильева, Н.С. Воронина, А.Г. Еленевского и Т.И. Серебряковой. Это пособие дважды выпускало в свет издательство «Просвещение» (в 1979 и 1988 гг.). Изначально пособие имеет четкую натуралистическую направленность и ориентировано на широкое использование в обучении наблюдений за растениями, экскурсий в природу, опытов и экспериментов с живыми растениями. Основателем пособия и создателем его научно-методической базы была профессор, доктор ботанических наук Т.И. Серебрякова (1922–1986). Она по праву вошла в число ученых-ботаников, создавших во второй половине XX в. отечественную школу экологической морфологии растений. Центральным объектом исследований этой научной школы стали жизненные формы (биоморфы) растений. С 80-х годов XX в. это оригинальное направление современной ботаники называют биоморфологией, и ему в созданных под руководством Т.И. Серебряковой учебных пособиях уделено много внимания.

За двадцать лет, прошедших после последнего издания вышеупомянутого пособия, существенно изменились организация и содержание учебного процесса в вузах. Значительно обновилась фактологическая база ботаники, возникли новые научные концепции. Изменены учебные планы, разработаны новые Учебные стандарты, многие педагогические вузы стали университетами. Предмет, который раньше называли ботаникой, теперь называется «Ботаника с основами фитоценологии». Студенты изучают его два года (на первом и втором курсах). Появилась в учебном плане новая дисциплина «Цитология», которая подробно знакомит студентов с ультраструктурой и молекулярной организацией клеток.

Авторы настоящего учебника постарались учесть все эти обстоятельства при обновлении и переработке текста учебника, но одновременно сохранить его научно-методическую композицию и стилистику изложения, предложенную профессором Т.И. Серебряковой. Почти без изменений сохранен оригинальный материал по морфологии вегетативных органов и экологической ботанике, включая биоморфологию. Эти разделы, отражающие достижения отечественной школы экологической морфологии растений, на наш взгляд, особенно полезны для практики обучения.

Издаваемый учебник «Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений» рассчитан на первый год обучения. Он знакомит студентов, прежде всего, с общей ботаникой, изучающей внешнее и внутреннее строение растений в связи с их функциями. Экологический раздел учебника дает студентам представление об анатомо-морфологических особенностях растений разных экологических групп, о разных классификационных системах жизненных форм, о периодизации онтогенеза растений и принципах выделения онтогенетических состояний у растений. Содержание этого раздела учебника тесно переплетено с такими вопросами фитоце-



нологии, как закономерности популяционной жизни растений, их демография, состав фитоценозов, их функциональная организация и т.п.

Основные переработки текста и иллюстраций, по сравнению с учебным пособием «Ботаника», свелись к следующему:

- написан заново и сильно сокращен раздел «Растительная клетка», что объясняется введением в учебный план вузов курса «Цитология»;
- усилены исторические аспекты изложения, что выразилось в более подробном по сравнению с предыдущими изданиями вводном очерке об истории ботаники и в конкретных исторических справках по тексту учебника;
- введены современные представления о модульной организации растений, их архитектурных моделях и типах побегообразования;
- значительно обогащен новыми современными данными раздел «Структура репродуктивных органов и размножение растений». Сюда вошли новейшие достижения эмбриологии покрытосеменных, включая концепцию эмбриоидогении, разработанную членом-корреспондентом РАН, профессором Т.Б. Батыгиной, современные представления об апомиксисе, генетической гетерогенности семян и т.д.;
- усилены экологические аспекты большинства разделов в связи с актуальностью проблемы биоразнообразия и охраны биосферы.

В авторском коллективе материал учебника распределен следующим образом:

*глава 1. «Введение в ботанику»* написана Т.И. Серебряковой (1.3) и Н.И. Шориной (1.1, 1.2);

*глава 2. «Основы анатомии растений»* написали Н.С. Воронин (ткани) и Н.П. Савиных (клетка);

*глава 3. «Семена и проростки. Морфология и анатомия вегетативных органов»* написана Т.И. Серебряковой, кроме разделов «Корень» (написал Н.С. Воронин, он же написал разделы по анатомии листа и стебля), «Соцветия – особый тип побеговых систем» (автор Н.И. Шорина), «Растение как модульный организм» (автор – Н.П. Савиных);

*глава 4. «Репродуктивные органы и семенное размножение»* написана А.Г. Еленевским, кроме разделов «Апомиксис», «Эмбриоидогения – новый тип вегетативного размножения», «Генетическая гетерогенность семян», написанных Т.Б. Батыгиной и «Общие сведения о размножении и воспроизведении растений», написанного Т.И. Серебряковой;

*глава 5. «Экологическая ботаника»* написана Т.И. Серебряковой, кроме материала об анатомии листьев, автор которого – Н.С. Воронин.

Общую редакцию учебника при подготовке его к переизданию провела Н.И. Шорина.

Авторы выражают глубокую благодарность аспирантам кафедры ботаники Московского государственного педагогического университета Н.А. Поскальнюк, О.В. Сидоровой, Ю.А. Сташевской, И.В. Перевозчиковой, оказавших большую техническую помощь при подготовке учебника к переизданию.

## ВВЕДЕНИЕ В БОТАНИКУ

---

### 1.1 ПОЛОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ В ЦАРСТВАХ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ, ИХ РОЛЬ В БИОСФЕРЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА

**Царства живой природы, изучаемые ботаникой.** Ботаника (от греч. *botane* – растение, трава) – это комплекс биологических наук о растениях. Объем понятия «растение» и положение растений в системах царств природы пересматривались в истории науки неоднократно. Со времен Аристотеля (IV век до н. э.) мир живых существ делили на растения и животные. К. Линней (XVIII в.) в своей системе присвоил им наивысший таксономический ранг царств и дал латинские названия *Vegetabilia* и *Animalia*. Естественно, что долгое время ботаники изучали все, что не относили к царству *Animalia*, то есть соответственно растения, грибы, а начиная с XVIII в., – бактерии. Все эти группы относили тогда к царству *Vegetabilia*.

Однако, к XIX в. по мере развития естественных наук ученые начинают пересматривать систему двух царств. В первой половине XIX в. шведский ботаник Е. Фриз (1794–1878) обратил внимание на существенные различия растений и грибов и предложил выделить грибы в самостоятельное царство. С этим предложением довольно быстро согласились многие ученые. К концу XIX в., когда идеи эволюционизма получили всеобщее признание, ученые приходят к мысли, что грибы и растения в процессе эволюции возникли независимо друг от друга. Наиболее вероятными предками грибов стали считать гетеротрофных амeboидных простейших животных. Об этом писал в 1884 г. профессор Петербургского университета Х. Гоби (1847–1919).

Успехи биологии, биохимии и появление электронной микроскопии в XX в. показали существенные отличия метаболизма и структуры клеток бактерий от всех остальных групп организмов. Это побудило ученых в 70-х годах XX в. (Dodson, 1971) разделить живую природу на два надцарства: прокариоты (*Procaruota* – доядерные, греч. *prótos* – первый и *káruon* – ядро), куда вошли все бактерии, включая синезеленые, и эукариоты (*eucaruota* – ядерные, греч. *eú* – хороший), куда вошли все остальные группы организмов.

Клетки прокариот не имеют морфологически оформленного ядра. Молекула ДНК у них часто кольцевой формы и погружена в так называемую нуклеоплазму, не отделенную от цитоплазмы ядерной мембраной. У прокариот нет настоящих хромосом, их ДНК не ассоциирована с белками-гистонами, и следовательно, отсутствуют

процессы митоза и мейоза, а также типичный половой процесс. Нет у них и пластид, и митохондрий, жгутики устроены много проще, чем у эукариот. Клеточная оболочка состоит из гетерополимера муреина, который не обнаружен ни в какой другой таксономической группе. Прокариоты — очень древняя группа, появившаяся на Земле 3,0–3,5 млрд лет назад в архейскую геологическую эру.

Эукариоты обладают по сравнению с прокариотами противоположными признаками: в их клетках хорошо выражено ядро, имеются хромосомы, происходят митоз, мейоз, половой процесс, содержатся пластиды и митохондрии. Эукариоты почти вдвое моложе прокариот — их остатки найдены в геологических отложениях, возраст которых 1,8 млрд лет (протерозойская эра).

Исследование физиологии и биохимии прокариот во второй половине XX в. показало их значительное разнообразие и привело к выводам о необходимости разделить их на три царства (или подцарства): архебактерии (*Archaeobacteria*, или *Archeobacteriobionta*); настоящие бактерии (*Bacteria*, или *Bacteriobionta*); оксифотобактерии (*Oxyphotobacteria*, или *Oxyphotobacteriobionta*).

Современные биохимические данные подтвердили и правильность выделения грибов как самостоятельного царства в составе эукариот. У них оказалось значительное сходство с животными по многим признакам: химизму клеточной оболочки, которая содержит хитин, участвующий в образовании кутикулы и скелетных структур у беспозвоночных животных; многим чертам азотного обмена; сходству транспортной РНК и структуры цитохромов — сложных белков, участвующих в процессе клеточного дыхания.

Таким образом, современная система живой природы допускает существование по меньшей мере четырех царств (животные, растения, грибы, бактерии). Если учесть новейшее подразделение прокариот, это число возрастает до шести, а если добавить выделяемое иногда еще одно царство — *Protista*, куда относят наиболее древние группы одноклеточных эукариот, то — до семи (рис. 1). Некоторые ученые выделяют 10 и более царств.

Современная система царств живой природы включает, следовательно:

**I. Надцарство Прокариоты (*Procaryota*).** Организмы, не имеющие оформленного клеточного ядра.

1. *Царство Архебактерии.* Сюда относятся метанообразующие анаэробные бактерии — хемосинтетики
2. *Царство Бактерии.* Различные группы анаэробных и аэробных гетеротрофных прокариот, реже автотрофных хемосинтетиков и бактерий, способных к анаэробному (без выделения кислорода) фотосинтезу.
3. *Царство Оксифотобактерии.* Автотрофные аэробные прокариоты, способные к оксигенному фотосинтезу (с выделением кислорода). К ним относятся цианобактерии (синезеленые) и хлороксибактерии.

**II. Надцарство Эукариоты (*Eucaryota*).** Организмы, имеющие оформленное клеточное ядро.

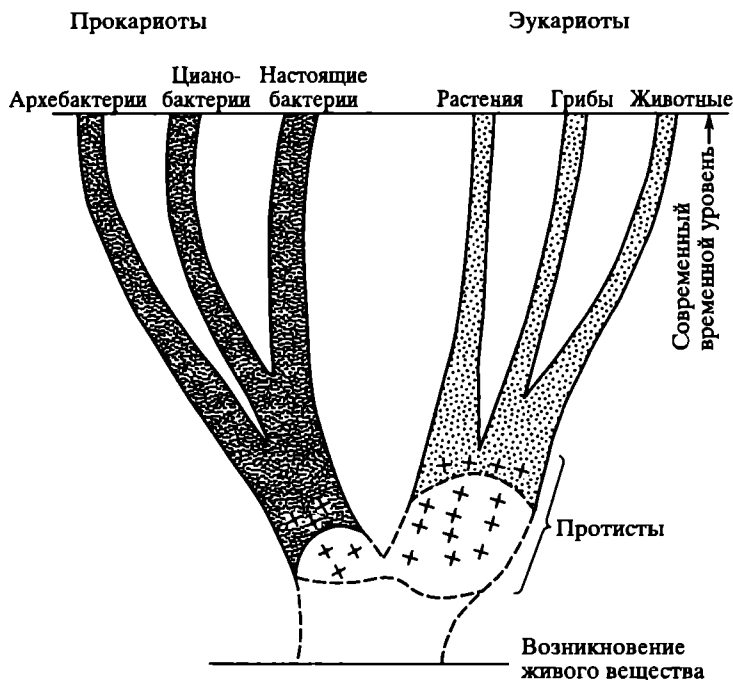


Рис. 1. Схема филогенетических отношений крупнейших групп организмов, масштаб времени не соблюден (по Яковлеву и Челомбитко, 1990, с изменениями)

1. *Царство Животные*. Гетеротрофы; питание преимущественно голозойное (путем заглатывания твердой пищи), реже — путем адсорбции (всасывания жидкой пищи). Плотная клеточная оболочка отсутствует. Обычно диплоидные организмы.
2. *Царство Грибы*. Гетеротрофы; пищу поглощают путем всасывания. Обычно имеется твердая клеточная оболочка. Гаплоидные или дикариотические (двуядерные) организмы.
3. *Царство Растения*. Автотрофы; питаются, осуществляя синтез органических веществ из неорганических за счет энергии солнечного света. Фотосинтез оксигенный (выделяется кислород). Имеется плотная клеточная оболочка. Характерно чередование поколений, чаще преобладают диплоидные организмы.

Итак, ученые-ботаники долгое время наряду с растениями исследовали еще два царства живой природы — Грибы и Бактерии. В таком широком понимании слово «ботаника» вошло в науку и используется до сих пор как в научной, так и в учебной литературе. При новейшем более узком подходе круг объектов, изучаемых ботаникой, сужается до единственного царства Растения. В таком узком понимании термин

«ботаника» принят в школьном обучении. В этой связи в названиях школьных учебников он обычно заменен выражением: «Биология. Растения. Грибы. Бактерии. Лишайники».

**Важнейшие признаки растений.** Большинство современных ученых полагают, что царство Растения характеризуется семью основными признаками.

**1. Способ питания.** Наиболее существенная особенность растений — *автотрофное питание* (греч. *autos* — сам и *trophe* — пища), т.е. способность синтезировать из неорганических веществ органические, которые растения используют для своей жизнедеятельности (питания, дыхания, роста, размножения). Образно говоря, растения сами себе готовят пищу. Автотрофное питание растений осуществляется путем фотосинтеза (греч. *photos* — свет и *synthesis* — соединение) — процесса образования растворимых сахаров из диоксида углерода и воды с поглощением энергии солнечного света (поэтому питание растений называют также фототрофным — греч. *фотос* — свет). Энергию солнечного света улавливает зеленый пигмент хлорофилл. Он располагается в хлоропластах на мембранах гран и придает им (а также и всему растению, в первую очередь, его листьям и молодым стеблям) зеленую окраску. В процессе фотосинтеза растения выделяют кислород, иначе говоря, они обладают оксигенным (греч. *охус* — кислый и *геппао* — производить) фотосинтезом.

К автотрофному питанию способны не только растения, но и некоторые прокариоты. Однако этот способ питания реализуется у них чаще всего в форме хемосинтеза (новогреч. *chemeia* — химия), при котором углерод усваивается за счет энергии окисления неорганических веществ (азота, серы, соединений железа) без участия солнечного света. Ряд автотрофных прокариот (например, пурпуровые бактерии) способны и к фотосинтезу, но он происходит у них без выделения кислорода, аноксигенно (греч. *а*, *ап* — отрицание). И только представители Оксифотобактерий (циано- и хроооксидобактерии) способны к оксигенному фотосинтезу.

**2. Клеточная оболочка.** В процессе фотосинтеза клетки растений могут накапливать избыток растворимых сахаров, которые начинают ингибировать (тормозить) реакции фотосинтеза. От этих «излишков» растение избавляется, удаляя сахара за пределы протопласта. Здесь с помощью ферментов, находящихся на внешней поверхности плазмалеммы, растворимые сахара полимеризуются в нерастворимые полисахариды: клетчатку (целлюлозу); полуклетчатку (гемицеллюлозу); пектин. Таким путем снаружки от протопласта формируется *жесткая углеводная оболочка*. Она придает клеткам растений определенную форму и прочность.

Жесткие оболочки имеют также клетки грибов и прокариот, но у них другой химический состав: у грибов в клеточных оболочках содержится хитин (полиацетилглюкозамин), а у прокариот — муреин (гликопептид или мукопептид), в состав которого входят аминоксахара и 4–5 аминокислот, с необычной, редко встречающейся в природе формой молекул (Д-стереоизомеры).

**3. Способ поглощения пищи.** Клетки с жесткой оболочкой могут поглощать из внешней среды только жидкие и газообразные питательные вещества путем *всасывания*

(адсорбции). Это — так называемый осмотротрофный способ поглощения пищи, свойствен растениям, грибам и прокариотам. Ему противостоит фаготрофия, или голозойное питание — поглощение твердой пищи путем заглатывания. Голозойный способ питания характерен для большинства животных.

**4. Образ жизни.** Прикрепленный образ жизни, неспособность к быстрому активному перемещению — одна из наиболее ярких черт многоклеточных растений. Она стала следствием затруднения межклеточных контактов из-за жестких массивных клеточных оболочек, отсутствия у осмотротрофных организмов нервной системы и их слабой реактивности (способности быстро реагировать на внешние воздействия).

**5. Полярность.** Прикрепленный образ жизни усилили проявление *полярности* растений, т.е. различий между противоположными точками (полюсами) организма, органа или отдельной клетки. Полярность проявляется как во внешнем строении, так и в физиологических функциях, например, в интенсивности синтеза, передвижения и накопления веществ. Формы проявления полярности многообразны, но наиболее хорошо она выражена у высших наземных растений, приспособленных к жизни в воздушно-почвенной среде. Она проявляется в расчленении тела на побеги и корни, в различии между основанием и верхушкой отдельных органов, в строении и работе тканей и клеток, в разной способности к восстановлению утраченных частей (регенерации). Например, при укоренении отрезков побегов ив, традесканций, толстянок и других растений корни всегда образуются на их нижних концах.

**6. Открытый рост.** Другое следствие прикрепленного образа жизни растений — *незавершенный открытый рост*, т.е. способность расти в течение всей жизни. Русское слово растение, происходящее от глагола расти, отражает эту характерную особенность. В отличие от животных и человека растения сохраняют способность к росту всю свою жизнь — от прорастания до смерти. Даже самые старые деревья с полусгнившими стволами каждую весну образуют хотя бы несколько молодых побегов. Если растение перестало расти, значит оно погибло.

Рост многоклеточных растений обычно сосредоточен (локализован) в определенных местах, называемых точками роста (например, в почках, на кончиках корней). Здесь располагаются образовательные ткани (меристемы). Их клетки способны делиться. Рост как правило ритмичен, он то ускоряется, то замедляется или даже вовсе прекращается, а затем возобновляется снова. Благодаря росту увеличиваются размеры и усложняется форма тела растения, образуется множество органов (листьев, побегов, корней, цветков, плодов). Все это ведет к увеличению наружной поверхности растений и благоприятствует их фототрофному и адсорбционному питанию, в процессе которого растение поглощает своей поверхностью солнечный свет,  $\text{CO}_2$  и элементы минерального питания, рассеянные во внешней среде.

Рост — это также способ перемещения растений и захвата ими нового жизненного пространства. В отличие от животных, растения перемещаются с помощью растущих побегов и корней очень медленно и на сравнительно короткие расстояния (ползучие травы, например, живучка, до 80–100 см в год). Оказавшись на новом месте, растения неспособны подобно животным вернуться назад.



Рис. 2. Метамерия побега

**7. Метамерия и модульность.** Открытый рост приводит к новообразованию органов: распускаются молодые листья, отрастают молодые побеги и корни. Одновременно отмирают и опадают старые, отмершие части (засохшие листья, ветки, корни). Таким путем происходят смена органов и омоложение растений. Открытый рост ведет к нарастанию одних частей над другими. В результате возникает повторяемость строения вдоль продольной оси, называемая *метамерией* (от греч. *meta* — после и *meros* — доля, часть). Метамерия четко выражена у побегов, которые состоят из члеников-метамеров. Каждый из них включает узел с листом (или листьями), лежащие ниже междоузлие и пазушную почку (или почки) (рис. 2). Метамерию можно считать проявлением продольной симметрии побегов.

Метамерия растений иерархична и проявляется не только на уровне единичных побегов, но и их совокупностей — побеговых систем, например, ветвей в кронах деревьев, которые отходят от стволов друг за другом, сменяющих друг друга стволиков у кустарников, кустов у кустарничков и многолетних трав. Растение, таким образом, состоит из

множества повторяющихся частей — блоков, которые в современной ботанике принято называть *модулями* (от англ. *module* — модуль, блок), см. подробнее подразд. 3.3.4.7. Организмы с открытым ростом и модульным строением называют модульными (рис. 3). Они характерны, кроме растений, также для грибов и некоторых беспозвоночных животных (губок, гидроидных полипов, кораллов). Модульные организмы противопоставляют унитарным (англ. *unit* — единичный, целый) с закрытым ростом и немногими постоянно существующими органами. Унитарные организмы типичны для большинства животных.

Перечисленные выше наиболее существенные для растений признаки взаимосвязаны и вытекают один из другого. В табл. 1 кратко указаны проявления этих признаков в разных царствах живой природы. Из таблицы видно, что полный набор из семи признаков характерен только для растений, хотя отдельные из них встречаются и у бактерий, грибов, и даже у некоторых животных. Неудивительно, что ученые-ботаники долгое время считали грибы и бактерии растениями. До сих пор по традиции микологию (науку о грибах) и частично бактериологию включают в учебники ботаники. Даже сейчас, когда концепция множества царств живой природы получила



Рис. 3. Модульный — грушанка (*a*) и унитарный — кошка (*б*) организмы (цифры обозначают годы и прирост побегов)



Таблица 1. Сходство и различие организмов разных царств

Надцарства	Прокариоты	Эукариоты		
Царства	Бактерии	Растения	Грибы	Животные
Способ питания	Гетеротрофный, автотрофный (хемосинтез, анаэробный и анаэробный фотосинтез)	Автотрофный кислородный фотосинтез	Гетеротрофный	
Клеточная оболочка	Жесткая			Отсутствует
	Из муреина*	Из углеводов	С хитиновым скелетом**	
Способ поглощения пищи	Всасывание (адсорбция или осмотическое питание)			Заглатывание (фаготрофия или голозойное питание), редко адсорбция
Образ жизни	Подвижный или прикрепленный	Прикрепленный		Подвижный, редко прикрепленный
Рост	У одноклеточных закрытый, или завершённый, у колониальных – открытый, незавершённый	Открытый, или незавершённый		Преобладает закрытый, или завершённый
Число органов	Органы отсутствуют	Множество однотипных органов, их число непостоянно и зависит от условий среды		Число органов ограничено и постоянно
Структура организмов	Унитарная (одноклеточные), реже модульная (у колониальных)	Модульная		Преобладает унитарная

\* У мико- и спироплазм жесткая оболочка отсутствует.

\*\* Жесткой оболочки нет у клеточных и плазмодиальных слизевиков.

признание, ученые подчеркивают, что слово растение употребляют в двух смыслах: филогенетическом – как таксон, имеющий общее эволюционное происхождение, и экологическом – как растительную форму жизни, возникшую у неродственных организмов, представляющих разные эволюционные ветви.

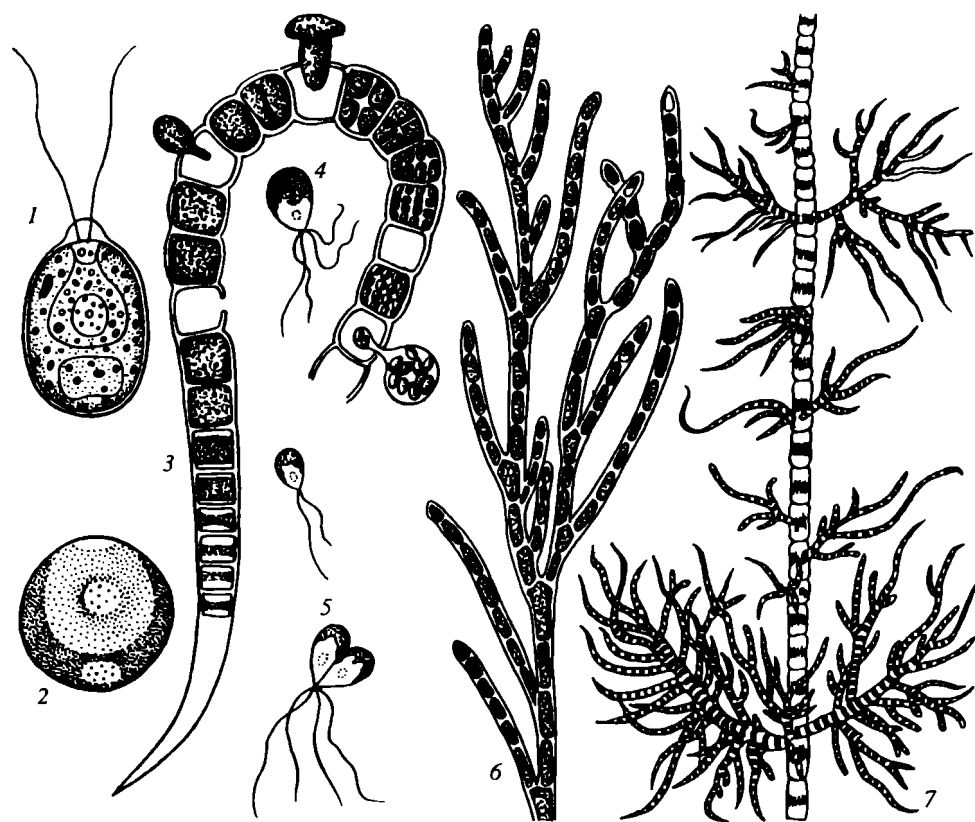


Рис. 4. Разнообразие слоевищ водорослей:

1 – хламидомонада; 2 – хлорококк; 3 – улотрикс; 4 – зооспора улотрикса; 5 – гамета и слияние гамет у улотрикса; 6 – кладофора; 7 – драпарнальдия

**Разнообразие растений.** По типам морфологической организации растения можно разделить на две большие группы – *низшие* и *высшие*. Низшие растения называют также водорослями. Их тело не расчленено на органы, а представлено или одиночной клеткой, или колонией клеток, или многоклеточным слоевищем – талломом (греч. tallos – отросток). Внешний облик слоевищ разнообразен (рис. 4). Они бывают нитчатыми, пластинчатыми, неветвящимися лентовидными, обильно ветвящимися древовидными, некоторые напоминают стебли с листьями. Тело наиболее примитивных водорослей состоит из одной клетки.

Водоросли обитают в воде морей и пресных водоемов, в почве, реже – в воздушной среде на влажных местах (на поверхности камней, скал, стволов, стен зданий).

Тело высших растений (мохообразных, папоротникообразных и семенных) расчленено на вегетативные органы — листостебельные побеги и корни (у мхов корней нет). Вегетативными (лат. *vegetare* — расти) называют органы, выполняющие функции питания и обмена веществ с внешней средой, т.е. обеспечивающие индивидуальную жизнь растения. Органы, служащие для размножения, включая вегетативное, называют репродуктивными (лат. *ge* — возобновление, повторение и *produco* — создавать), а обеспечивающие половое размножение — генеративными (лат. *generare* — рождать, производить).

Высшие растения в основном наземные, хотя среди них есть виды, живущие в пресных водоемах и даже в морях.

Водоросли в филогенетическом эволюционном смысле — группа полифилетическая (от греч. *polys* — многочисленный, обширный, *phylon* — племя, род), т.е. происходящие от разных предковых форм. К такому выводу ученые пришли, изучая биохимические и физиологические признаки водорослей. Разные группы водорослей отличаются друг от друга наборами пигментов (хлорофиллов А, В, С, Д; разным составом каротиноидов — желтых и оранжевых пигментов; наличием или отсутствием встречающихся только у водорослей пигментов фикобилинов). В зависимости от состава пигментов водоросли имеют разную окраску: зеленую, бурую, желтую, красную. Разнообразны запасные вещества водорослей — это не только крахмал, но и гликоген (животный крахмал), специфические углеводы (ламинарин, хризоламинарин, парамилон и т.п.) и жиры. Подвижные одноклеточные водоросли различаются по числу, строению и размерам жгутиков. Оболочка клеток некоторых водорослей наряду с клетчаткой содержит хитин. Одноклеточные эвгленовые водоросли вообще не имеют жесткой клеточной оболочки и заключены в белковую пленку (пелликулу).

Все эти особенности водорослей затрудняют распределение их по таксонам крупного ранга. Число отделов, т.е. высших таксономических единиц водорослей, варьирует у разных авторов от 6 до 18. Отделы водорослей часто называют по их окраске — Зеленые, Бурые, Красные, Золотистые. Эти названия отражают особенности пигментного состава и типы экологии. Например, Зеленые живут в поверхностных хорошо освещенных слоях воды, а Красные — на глубине, в полумраке. Большинство отделов представлено одноклеточными и колониальными формами, не имеющими плазмодесм. Только в трех отделах — у Зеленых, Бурых и Красных (багрянки) имеются настоящие многоклеточные организмы, с хорошо выраженными межклеточными связями в виде плазмодесм.

Существенные затруднения в систематике водорослей неизбежно приводят к разногласиям в понимании объема царства Растения. В самом широком смысле оно включает все высшие растения и все водоросли. Если же придерживаться строго монофилетического подхода, т.е. происхождения от одной предковой группы, то Растениями следует считать только те группы высших, монофилетичность которых подтверждена палеоботанически. Однако лишь немногие (в основном американские) ученые придерживаются столь узкой трактовки царства Растения. Большинство ботаников, и в их числе академик А.Л. Тахтаджян, считают, что к Растениям нужно при-

числать не только высшие, но часть низших, а именно, Зеленые, Бурые, Красные водоросли.

Одноклеточные же водоросли с 70-х годов XX в. стали относить к царству Протисты, куда включают также низшие грибы и простейших животных. Протисты охватывают наиболее примитивные одноклеточные (и колониальные) фото- и хемоавтотрофные, а также гетеротрофные организмы, находящиеся в основаниях главных ветвей филогенетического древа эукариот (см. рис. 1). Иногда Протисты рассматривают как отражение того этапа эволюции жизни на Земле, когда только едва намечалось разделение живых существ на растения и животные.

Таким образом, последовательный монофилетический подход к пониманию царства Растения неприемлемо сужает его объем и тем заводит исследователей в тупик. В последнее время ученые все чаще возвращаются к мысли, что к выделению объектов, изучаемых ботаникой, нужно использовать не филогенетический, а экологический подход. Иными словами, следует считать объектами этой науки все организмы, ведущие растительный образ жизни, т.е. собственно растения (как высшие, так и низшие), грибы и оксифототрофные прокариоты (см. табл. 1). Именно в таком широком понимании и использует термин «ботаника» современная наука.

Высшие растения, в отличие от водорослей, как считает большинство исследователей, монофилетичны и происходят от первых наземных ископаемых растений Риниофитов, живших 400–450 млн лет назад в силурийском и девонском периодах палеозойской эры (рис. 5). Среди высших особое положение занимают Мохообразные. Ряд ученых оспаривают их происхождение от Риниофитов. Кроме того, жизненные циклы мохообразных очень своеобразны, так как в них преобладают гаметофиты, а не спорофиты, как у остальных высших растений. В этой связи очевидно, что Мохообразные — особая эволюционная ветвь.

Современные высшие растения обычно делят на четыре отдела: Мохообразные, Папоротникообразные, Голосеменные и Покрытосеменные, или Цветковые. Иногда ранг трех классов Папоротникообразных: Плауновидных, или плаунов, Хвощевидных, или хвощей, и Папоротниковидных, или папоротников, повышают до отделов, тогда число их увеличивается до шести (или даже семи, если учесть тропические Псилотовидные).

Среди высших растений различают бессосудистые, не имеющие проводящих тканей (Мохообразные), и сосудистые с развитыми проводящими тканями (все остальные). Делят высшие растения также на споровые (размножаются спорами) и семенные (размножаются семенами). К высшим споровым относятся Мохо- и Папоротникообразные, к семенным — Голо- и Покрытосеменные.

Перечисленные группы растений насчитывают, по современным представлениям разное число видов, от 32 у Хвощевидных до 235000 — у Покрытосеменных, или Цветковых. Именно цветковые господствуют в современном растительном покрове Земли. На их долю приходится более 70% всего видового разнообразия высших и низших растений.

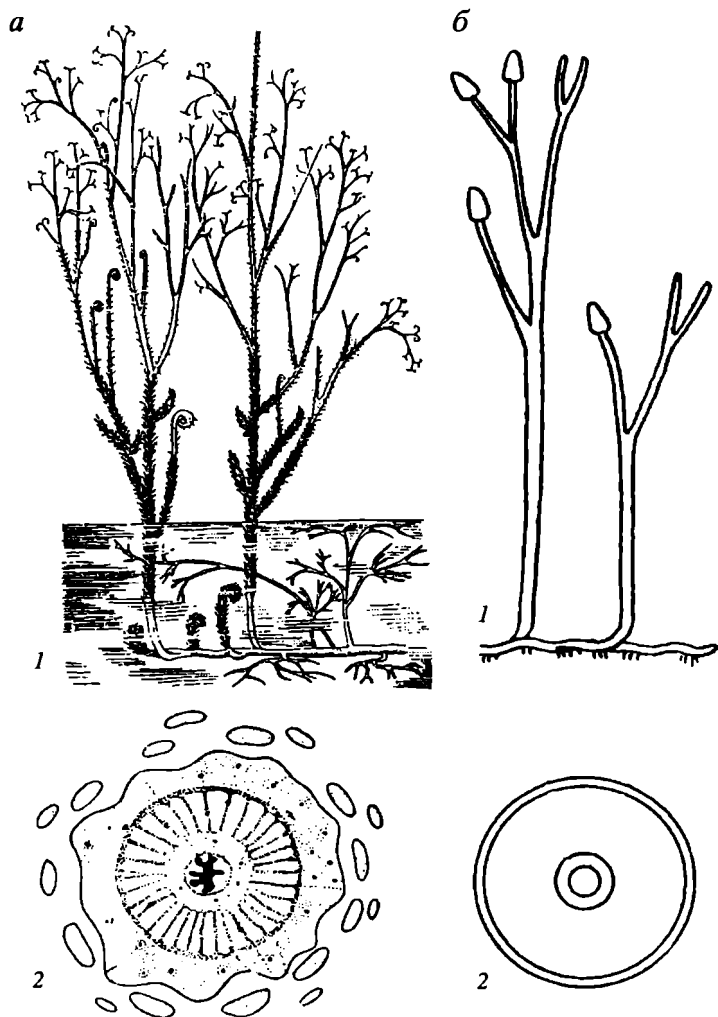


Рис. 5. Риниофиты:  
 а — Астероксилон  
 (*Asteroxylon*); б — Риния  
 (*Rhynia*); 1 — реконст-  
 рукция общего вида; 2 —  
 поперечный шлиф те-  
 лома

Количество видов в основных группах растений (по Р. Флиндт, 1992) следующее:

Водоросли .....	33000
В том числе:	
зеленые 7000 .....	
диатомовые .....	6000
красные (багрянки) .....	4000
бурые .....	1500
Мохообразные .....	26000

Лишайники	20000
Папоротникообразные	15000
В том числе:	
плауновидные	400
хвощевидные	32
папоротниковидные	14500
Семенные растения	236 000
В том числе:	
голосеменные	800
покрытосеменные (цветковые)	235 000
Из них:	
двудольные	175000
однодольные	60000

**Роль растений в биосфере.** Оксигенный (с выделением кислорода) фотосинтез, свойственный растениям и некоторым прокариотам, представляет собой фактор космического и общепланетарного масштаба, который сыграл (и продолжает играть) решающую роль в формировании облика нашей планеты. Благодаря фотосинтезу на Земле появилась биосфера (от греч. *bios* — жизнь и *sphera* — слой), т.е. совокупность слоев литосферы, гидросферы и атмосферы, в которых обитали и обитают живые организмы. В процессе фотосинтеза часть энергии солнечного света, достигшего поверхности Земли, не отражается от нее, бесполезно рассеиваясь в космическом пространстве, а надолго задерживается на нашей планете в форме энергии химических связей в органических веществах, составляющих тела фототрофных организмов. Таким образом фотосинтез обеспечивает энергетическую связь между Солнцем и Землей и увеличивает энергетический потенциал нашей планеты. На эту космическую роль фотосинтеза первым обратил внимание русский ученый К.А. Тимязев (1843–1920), назвавший зеленые растения «консервом солнечных лучей».

Растения представляют начальные звенья в пищевых цепях экосистем Земли. Они не только обеспечивают пищей все гетеротрофные организмы (человека, животных, грибов, большинства прокариот), но и образуют отложения полезных ископаемых (каменного и бурого угля, торфа, сапропеля и т.п.). Продуктивность фотосинтеза в масштабах Земли грандиозна и достигает  $10^{10}$  т за год. Это более чем в 100 раз превышает потребности современного человечества в продуктах питания и энергоносителях.

Планетарная роль фотосинтеза связана также с выделением в его процессе свободного кислорода, что повлияло на газовый состав земной атмосферы. На первых этапах существования Земли ее первичная атмосфера в течение 0,5–1,0 млрд лет не содержала свободного кислорода. Этот газ начал накапливаться в атмосфере постепенно с появлением оксигенных фототрофных прокариот (синезеленых водорослей по старой терминологии). Позже, примерно 1,5–2 млн лет назад, когда возникли эукариотические водоросли, накопление кислорода усилилось. Обогащение воздуха кислородом привело к появлению аэробного дыхания у преобладающего большинства организмов. Благодаря аэробному дыханию возросла энергия жизненных процессов и увеличилась скорость накопления органического вещества. Одновременно уси-

лились процессы выветривания горных пород, и в верхних слоях земной коры накапливались минеральные вещества, необходимые для питания растений.

К началу палеозойской эры (1 млрд лет назад) содержание кислорода в воздухе достигло 0,1% от современного (сейчас оно составляет 0,3% общего количества газов атмосферы). Это означало, что в воздухе начал образовываться озон — трехатомная форма кислорода —  $O_3$ , и в атмосфере на высоте примерно 25 км возник озоновый экран, тонкий слой озона. Он не пропускает губительные для жизни коротковолновые лучи солнечного спектра и таким образом защищает поверхность Земли от смертельного излучения из Космоса. Озоновый экран в атмосфере позволил живым организмам обитать не только в воде морей и океанов, где они жили прежде, но и осваивать для жизни сушу. В силуре и девоне (450–500 млн лет назад) появились первые наземные высшие растения — риниофиты. От них, по современным представлениям берут начало филогенетические ветви высших споровых растений, от которых произошли голосеменные, а позже, в середине мезозойской эры (100–150 млн лет назад) появились покрытосеменные, или цветковые, ныне господствующие в растительности суши.

Взаимосвязь живых существ на Земле проявляется также в биологическом круговороте веществ, который возникает в результате жизнедеятельности совместно существующих организмов с разным типом питания — автотрофным и гетеротрофным. Как видно из рис. 6, растения синтезируют органические вещества из неорганических, используя энергию солнечного света. В процессе фотосинтеза они выделяют в атмосферу кислород, который необходим для дыхания животных, грибов, многих прокариот и самих растений. Образующийся при дыхании диоксид углерода (углекислый газ) поступает в атмосферу и может быть использован для фотосинтеза. Так возникает круговое (циклическое) перемещение кислорода и диоксида углерода на Земле.

Элементы минерального питания также находятся в круговороте. Корни поглощают из почвы воду и минеральные вещества, которые включаются в состав растительных тканей. Растения служат пищей для разнообразных беспозвоночных и позвоночных животных, трупы которых (а также отмершие остатки растений) используют для своего питания бактерии и грибы. С их помощью органические вещества разлагаются до исходных минеральных и таким образом становится возможным их повторное использование (реутилизация). Биологический круговорот веществ обеспечивает возможность непрерывного и неопределенно долгого существования жизни на Земле, несмотря на то, что количество необходимых для жизни минеральных питательных веществ ограничено.

**Роль растений в жизни человека.** Человек использует растения еще с доисторических времен, когда основой его существования было собирательство. При раскопках палеолитических стоянок, датированных XX–IX тысячелетиями до н. э., археологи находят остатки семян, плодов, клубней и корней различных растений. Первобытные люди употребляли их в пищу. Растения давали древнему человеку также топливо, материалы для строительства жилищ и изготовления орудий труда.

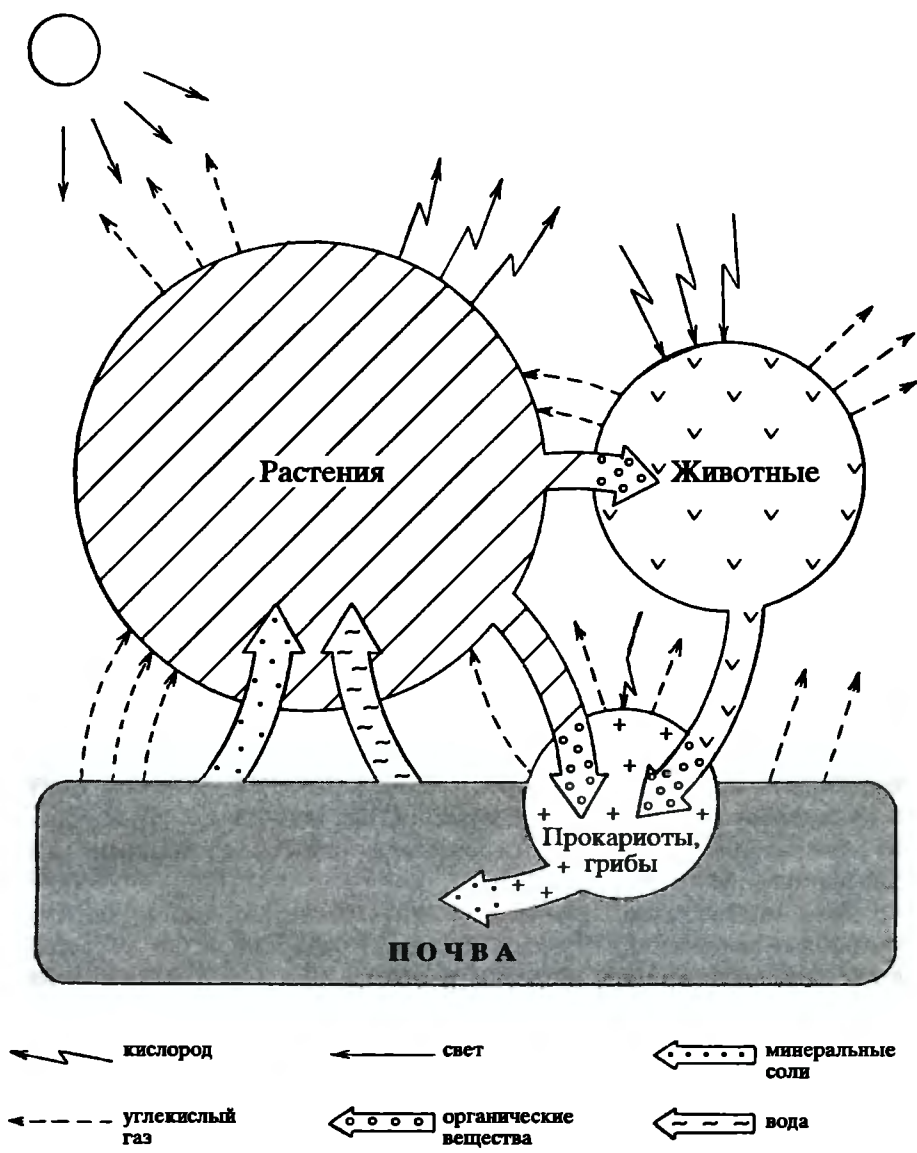


Рис. 6. Схема биологического круговорота веществ



В неолите (VIII–III тысячелетия до н. э.) с появлением скотоводства и растениеводства (возделывания растений на обработанной почве) человек получил возможность регулярно собирать в больших количествах наиболее нужные ему растения, которые он выращивал на своих полях. Земледелие возникло независимо в нескольких географических центрах: в Передней Азии, Средиземноморье, долине реки Нил, странах Юго-Восточной Азии, Центральной и Южной Америки. В результате тысячелетнего бессознательного отбора человек создал множество ценных сортов культурных растений.

В настоящее время на пахотных землях культивируют более 1500 видов и многие сотни сортов сельскохозяйственных растений. Самые большие площади отведены под пищевые культуры, в первую очередь, зерновые. В мировом пищевом рационе первое место занимает рис, второе — кукуруза, третье — пшеница, менее значимы ячмень, просо, рожь, овес. Введены в культуру многие виды овощных, плодовых, технических, кормовых растений.

Не меньшую, чем культурные растения, роль играет в жизни человека естественный растительный покров — леса, луга, болота, степи, полупустыни и пустыни, тундры и горная растительность. Особенно велика роль лесов, которые в настоящее время являются основными поставщиками кислорода в земную атмосферу. Лес дает также древесину для строительства, производства мебели, бумаги и разнообразные «лесные дары» — ягоды, грибы, пушнину, целебные растения. Естественный растительный покров, включая пустыни, служит важным источником кормов для скота.

Рациональное использование естественного растительного покрова возможно только на научной основе, которая вырабатывается в процессе развития и совершенствования разных отраслей ботаники.

Издавна растения использовали в медицине. Само становление ботаники как науки тесно связано с развитием медицины, и создававшие в XIV–XV веках науку о растениях ученые (Брунфельс, 1470–1534; Иероним Бок, 1498–1544; Л. Фукс, 1501–1566 и др.) в своих травниках (сборниках с перечислениями растений) указывают их медицинское применение.

Первые ботанические сады именовались «аптекарскими огородами». В настоящее время официальная медицина России использует более 200 видов лекарственных растений, а народная медицина в десятки раз больше — до 2000–3000 видов. Несмотря на успехи современной химии и промышленное производство многочисленных синтетических лекарственных препаратов, фитотерапия (от греч. *phyton* — растение и *therapeia* — лечение) пользуется в наше время широкой популярностью и успешно применяется в лечении многих заболеваний.

Ботаника как наука, изучающая растения, тесно связана не только с медициной, но и многими другими сторонами практической деятельности людей — сельским хозяйством и разными отраслями промышленности (пищевой, текстильной, деревообрабатывающей и др.). Закономерности жизни растений, выявленные ботаникой, составляют научную базу растениеводства и селекции. Выведение новых высокоурожайных и устойчивых к сельскохозяйственным вредителям сортов куль-

турных растений основано на использовании хозяйственно ценных признаков дикорастущих видов как исходного материала для гибридизации и селекции. Коллекция многих тысяч образцов семян культурных растений, их предков и сородичей была собрана советскими ботаниками во главе с академиком Н.И. Вавиловым (1887–1943) в 20–30-х годах XX в. в разных географических центрах древнего земледелия. Эта коллекция сохраняется и пополняется и в наши дни во Всероссийском институте растениеводства (ВИР) в Санкт-Петербурге. Она представляет богатейший генофонд для селекции и гибридизации.

Последнее десятилетие XX и начало XXI вв. ознаменовались появлением биотехнологии — новой науки, которая использует достижения современной микробиологии, генетики, биохимии, физиологии для разработки технологических процессов в сельском хозяйстве и промышленности.

Биотехнология широко применяется: в пищевой и фармацевтической промышленности; при выведении новых высокоурожайных сортов, в том числе засухоустойчивых низкорослых хлебных злаков (так называемая «зеленая революция» 70–80-х годов XX в.); в разработке приемов генной инженерии для создания генетически модифицированных культурных растений, с заранее заданными ценными ранее неизвестными признаками; при получении культур тканей, т.е. выращивании в лабораторных условиях массы растительных клеток, синтезирующих ценные биологически активные вещества. Наконец, разработаны приемы выращивания целых растений из одной соматической (обычно меристематической) клетки, что важно для сохранения редких, исчезающих и особо ценных растений.

**Охрана растительного мира.** С древнейших времен человек влияет на природу и своей деятельностью изменяет ее. В палеолите эти воздействия были мало заметны. Человечество было немногочисленным, его племена рассеяны на больших территориях, добыча пищи — охота и собирательство — велись в примитивных формах и мало влияли на численность диких животных и растений. Как правило, первобытные племена постоянно кочевали, не задерживаясь долго на одном месте, что способствовало сохранению природы. Изучение быта современных племен, ведущих первобытный образ жизни, показало, что они живут в гармонии с дикой природой и интуитивно осознают необходимость самоограничений в потреблении ее ресурсов. Это отражается на их обычаях и в религиозных верованиях, которые накладывают табу (запрет) на охоту и сбор растений в ряде мест или в определенные сроки.

К концу палеолита способы охоты усовершенствовались, появилась коллективная загонная охота на крупных зверей (мамонтов, шерстистых носорогов, овцебыков и др.). Археологи назвали это время «периодом больших охот». Тогда за сравнительно короткое время люди практически уничтожили крупных животных на значительной части их ареалов (от лат. *ареа* — площадь) — областей распространения на земной поверхности тех или иных видов животных и растений. Это был первый экологический кризис в истории человечества. Он ускорил переход от присваивающего хозяйства (охота и собирательство) к производящему (земледелию и скотоводству). Наступил

новый каменный век — неолит. Теперь человек — земледelec и скотовод — стремился увеличить размеры земель, пригодных для выращивания растений. Это достигалось, главным образом, путем раскорчевки, выжигания и рубки лесов, площадь которых начала сокращаться. Уже в бронзовом веке (IV—I тыс. лет до н.э.) с появлением поливного земледелия в некоторых странах Ближнего Востока, Средиземноморья, Юго-Восточной Азии естественная древесная растительность была на больших площадях уничтожена, а на ее месте возникли сельскохозяйственные поля.

Большой ущерб природе, особенно в странах с засушливым климатом, наносил перевыпас скота, т.е. бессистемная пастьба в одних и тех же местах большого числа животных. Многовековой перевыпас коз, объедающих полностью кустарники и древесный подрост, стал одной из главных причин замены естественной кустарниковой и лесной растительности Южной Европы и Северной Африки выбитыми пастбищами и опустыненными участками.

К наступлению новой эры по мере развития земледелия, скотоводства и строительства дорог во многих странах разных континентов начали преобладать культурные ландшафты, растительный покров которых был представлен полями, садами, виноградниками, лугами и пастбищами. К IX в. н. э. в Западной Европе была вырублена четверть всех лесов, а к XVI в. — три четверти. Однако все эти крупные изменения естественного растительного покрова Земли, вызванные хозяйственной деятельностью человека, имели пока локальный характер и не захватывали всей биосферы планеты. Тем не менее уже в XV–XVIII вв. предпринимаются первые попытки охраны растений. Так, в Европе с XV в. начали охранять от вырубки крупные деревья дуба обыкновенного и дубовые леса. В то время в Европе в связи с развитием свиноводства существовал повышенный спрос на желуди, которыми кормили свиней, а дубравы использовали, кроме того, как охотничьи угодья.

Промышленная революция XVIII–XIX вв. многократно усилила негативное воздействие человечества на дикую природу. Во второй половине XIX и особенно в XX в. антропогенные факторы (от греч. *anthropos* — человек, *genes* — рожденный), т.е. разные формы воздействия человека на природу, приобретают глобальные масштабы. Исчезли многие виды животных и растений и целые экосистемы. К концу XIX в., например, были почти полностью распаханы степи Европы и прерии Северной Америки, обладавшие самыми плодородными в мире черноземными почвами.

Во второй половине XIX в. наиболее прогрессивные умы человечества осознали актуальность охраны природы. Тогда подняли вопросы об организации заповедников и национальных парков. Заповедники — это территории, выделенные для сохранения отдельных видов животных, растений, экосистем и навеки изъятые из хозяйственного использования. Доступ людей в заповедники ограничен. В национальных парках также запрещена хозяйственная деятельность, но допускаются организованный отдых, экскурсии и ведется культурно-просветительская работа. Первый в мире национальный парк — Йеллоустонский — был создан в 1882 г. в США.

В России заповедные территории появились практически еще в XVII в. Это были царские охотничьи угодья (например, Сокольники, или Сокольничья роща под

Москвой), монастырские леса, владения крупных помещиков (например, Останкинская дубрава под Москвой, принадлежавшая графам Шереметьевым; ныне — это территория Главного ботанического сада Российской академии наук).

Русские ученые еще в XIX в. поднимают вопрос об организации, особенно в степной зоне, которая в те годы интенсивно распаивалась, заповедных территорий. Разрабатываются научные подходы рационального природопользования, большой вклад в которые внесли наши соотечественники: основатель почвоведения В.В. Докучаев (1846–1903), известный лесовод и почвовед Г.Н. Высоцкий (1865–1940) и многие другие. Ученые не ограничивались только теоретическими разработками, но участвовали в практической организации заповедников. Так, широко известный ныне биосферный Центрально-черноземный заповедник под Курском, где сохранились уникальные участки непашанных красочных луговых степей, был создан при большом участии профессора МГУ В.В. Алехина (1882–1946) и получил его имя.

На протяжении XX в. сеть особо охраняемых территорий расширялась, и сейчас в мире таких территорий насчитывают более 1400. Только в бывшем СССР число заповедников за 60 лет увеличилось в 20 раз (от 6 в 1924 г. до 150 — в 1986 г.). Большой заслугой научной общественности стало составление и издание Красных и Зеленых книг. В первых указаны редкие виды растений и животных, во вторых — уникальные и редкие ландшафты, экосистемы, нуждающиеся в охране. Существуют Красные и Зеленые книги разного масштаба. Красная книга Международного союза охраны природы (МСОП) включает 250 видов сосудистых растений, ставших редкими на планете, в Красной книге СССР (1984 г.) — 664 вида высших растений, мохообразных и лишайников. Местные издания выпускают региональные Красные книги, например, Смоленской, Саратовской, Кировской и других областей. Зеленых книг пока составлено немного и они в основном региональные, например, «Зеленая книга Сибири» (2003 г.).

Во второй половине XX в. антропогенная нагрузка на биосферу многократно возросла. Это объясняется, во-первых, тем, что в развивающихся странах начался ускоренный рост населения. Если в 1940 г. на Земле проживало 2 млрд чел., то в 1960 г. — 3 млрд, в 1970 — 4 млрд, а к концу XX в. — 6 млрд. Во-вторых, дальнейший научно-технический прогресс резко увеличил масштабы промышленного и сельскохозяйственного производства. Это, с одной стороны, потребовало интенсивнее использовать природные ресурсы (и соответственно вело к их истощению), с другой стороны, загрязняло окружающую среду промышленными и сельскохозяйственными отходами. Загрязнения охватили всю планету, ее сушу, атмосферу, океаны, моря, пресные водоемы. Возникли глобальные изменения биосферы, угрожавшие существованию человечества. В атмосфере эти изменения проявляются в виде кислотных дождей, губительно действующих на живые организмы, в накоплении диоксида углерода, метана, окислов азота и других газов, вызывающих парниковый эффект и потепление климата, в разрушении защитного озонового экрана хлор-, фторуглеродами (ХФУ), используемыми в холодильной и парфюмерной промышленности. В водоемах особенно опасно загрязнение поверхностных вод нефтяными пленками (сликами) и пеной

от синтетических моющих средств (СМС). Они препятствуют нормальному обмену между водой и воздухом, что вызывает заморы и гибель рыб. К опасным загрязнителям водоемов относятся также соли тяжелых металлов — свинца, железа, ртути. Они накапливаются в живых организмах и отравляют их. Из-за ветровой, водной и овражной эрозии почв, неумеренного выпаса утрачивается верхний плодородный слой почвы, происходит опустынивание некогда плодородных мест. Все эти неблагоприятные для жизни изменения ведут к гибели многих видов и сокращают биоразнообразие жизни на Земле, которое обеспечивает устойчивость экосистем биосферы, их саморегуляцию и способность к самовосстановлению. Опасность обеднения биоразнообразия планеты заключается еще и в том, что человек не знает, какие именно виды он уничтожает и какими биологическими и хозяйственно полезными свойствами они обладают. Беда в том, что до сих пор полностью не изучен и не выявлен видовой состав ряда сообществ, особенно влажных тропических лесов, где сосредоточена большая часть биоразнообразия. Однако именно эти леса подвергаются интенсивному уничтожению, масштабы которого все увеличиваются. Если еще несколько десятков лет тому назад тропические леса исчезали со скоростью 21 га в минуту, то сейчас этот процесс ускорился до 26 га в минуту.

В настоящее время проблемы охраны природы обсуждаются на международном уровне. Большую роль в координации научных исследований и организационных мер в этой области играет ЮНЕСКО — Организация Объединенных Наций по вопросам образования, науки и культуры. Под эгидой ЮНЕСКО выполнено несколько международных программ по изучению биосферы. Одна из них называлась «Человек и биосфера» (сокращенно «ЧиБ», 1974–1985) и заложила принципы создания биосферных заповедников — эталонных участков основных экосистем Земли, где проводятся их охрана, а также слежение (мониторинг — от англ. monitor — контролировать, проверять) за их изменениями под воздействием антропогенных факторов. В 80–90 гг. XX в. была организована всемирная сеть биосферных заповедников. В России к 1995 г. было создано 18 биосферных заповедников, охвативших зоны лесов, лесостепей, тундр, горную растительность, моря и озера.

Вопросы охраны природы решаются также регионально, на уровне отдельных государств. В Российской Федерации в 1991 г. принят закон «Об охране окружающей среды», который признает природу и ее богатства национальным достоянием народов России, естественной основой их социально-экономического развития и благополучия человека. В Законе сформулированы основные экологические требования, предъявляемые ко всем хозяйственным структурам, использующим природные ресурсы.

В число наиболее актуальных задач по охране природы выдвинуто воспитание в людях личной ответственности за судьбу окружающей их среды. Решение этой задачи начинается еще в школе. Важную роль играют при этом изучение биологии, благодаря чему учащиеся узнают о закономерностях жизни организмов и всей биосферы, об основных природоохранных мероприятиях, вовлекаются в практическую деятельность по охране родного края. Учащиеся должны получить твердую убежден-

ность в том, что в основе разумной и красивой жизни человека лежит глубокое и разностороннее изучение природы.

## 1.2 КОМПЛЕКС БОТАНИЧЕСКИХ НАУК И КРАТКАЯ ИСТОРИЯ БОТАНИКИ

**Разделы ботаники.** Исторически ботаника складывалась как описательная наука, изучающая различные стороны жизнедеятельности растений: их строение, функции, систематическое разнообразие, географическое распространение и т.д. Каждый из этих разделов ботаники имеет свои задачи, подходы и методы.

*Морфология растений* (греч. *morphe* — форма и *logos* — слово, учение) — наука о закономерностях строения и процессах формообразования растений. В широком смысле морфология растений, или структурная ботаника, изучает как внешнее, воспринимаемое непосредственно человеческим взглядом, так и внутреннее, видимое лишь с помощью оптических инструментов (лупы, светового и электронного микроскопов) строение растений.

Внешнее строение растений, или *эпиморфологию* (греч. *epi* — на, над, сверх), изучает морфология в узком смысле слова, а внутреннюю структуру — *анатомия растений* (греч. *anatomē* — разрезать). Науку о строении и жизнедеятельности клеток называют цитологией (греч. *kýtos*, *cytos* — сосуд, клетка), а о растительных тканях — гистологией (греч. *histos* — ткань). Распределение веществ в клетках и тканях с помощью химических реакций изучает гистохимия.

Некоторые разделы морфологии растений посвящены изучению отдельных органов. Так, *карпология* (греч. *karpos* — плод) исследует форму, строение, функции и морфогенез (лат. *genesis* — начало, происхождение) плодов и семян, *палинология* (греч. *paline* — тонкая пыль) изучает пыльцу и споры, *ризология* (греч. *rhiza* — корень) — строение и жизнедеятельность корней и корневых систем. Уклоняющимся (уродливым) формам растений и их органов посвящена *тератология* (греч. *teras* — чудовище, урод).

По мере прогресса общебиологических знаний, признания эволюционных идей в качестве основополагающих для биологии и осознания зависимости строения и жизни растений от условий их произрастания возникли новые направления морфологии растений, тесно связанные с другими ботаническими науками.

*Сравнительная морфология* сопоставляет морфогенез, строение и функциональные особенности органов, тканей и клеток растений, принадлежащих к разным систематическим группам — как ныне живущим, так и вымершим (ископаемым). Эти сопоставления позволяют реконструировать способы морфологических преобразований растений в ходе их эволюции, изменения их структур в масштабах геологического времени, что является задачей *эволюционной морфологии*. Обе эти науки тесно связаны с систематикой и географией растений, а также с *палеоботаникой* (греч. *palaios* — древний), наукой о вымерших, ископаемых растениях.

*Экологическая морфология* (греч. *oikos* — жилище) изучает особенности внешнего и внутреннего строения и онтогенеза (греч. *ontos* — сущее), или индивидуального развития растений в зависимости от условий внешней среды. Узловым объектом изуче-

ния экологической морфологии стала *жизненная форма*, или *биоморфа* растения (греч. *bios* – жизнь), т.е. его внешний облик (габитус), возникший в ходе эволюции и отражающий приспособленность к условиям среды. Раздел экологической морфологии растений, посвященный изучению жизненных форм, с 80-х годов XX в. стали называть *биоморфологией*. Она активно развивается в настоящее время.

Как отдельная научная дисциплина обособилась *эмбриология растений* (греч. *embryon* – зародыш), исследующая закономерности зарождения и первые этапы развития растительных организмов. Современная эмбриология бурно развивается, ставит своей задачей управление развитием организмов и тесно связана с цитологией, физиологией, генетикой и селекцией и другими науками. Эмбриологическая информация становится все более и более необходимой для теоретических и экспериментальных исследований, касающихся вопросов размножения растений.

В нашем учебнике отражено современное состояние всех выше перечисленных разделов структурной ботаники. Особое внимание уделено эмбриологии и биоморфологии как направлениям наиболее прогрессирующим, теоретически и практически значимым.

*Систематика растений* ставит своими целями описание, обозначение всех существующих и некогда существовавших, а ныне вымерших видов, а также их классификацию, т.е. распределение по систематическим группам разного ранга (родам, семействам, порядкам, классам и отделам). Инвентаризация видов и их расположение в легко обозримой классификационной системе необходимы для успешных исследований в любой отрасли ботаники. Главные же задачи современной систематики – восстановление путей эволюционного развития растительного мира и выявление степени родства между разными систематическими группами. Вопросы систематики решаются в тесном контакте с другими ботаническими науками: морфологией, географией растений, палеоботаникой и др.

Среди ботанических наук систематика занимает центральное место. По выражению К. Линнея она представляет «нить Ариадны» для любой отрасли биологии, а академик А.Л. Тахтаджян называет ее «фундаментом и венцом биологии».

Как и морфология растений, систематика активно развивается в наше время и пополняется новыми направлениями, например, *хемосистематикой*, изучающей химические отличия растений разных групп, *кариосистематикой*, исследующей структуру хромосом и их наборы (кариотипы), *геносистематикой*, анализирующей строение ДНК и РНК. Для современной систематики растений характерна специализация по объектам изучения, поскольку в последние десятилетия утвердилась концепция множества царств живой природы. К дроблению систематики подталкивают также все увеличивающиеся объемы конкретных знаний по каждой крупной систематической группе. Выделились такие науки, как *альгология* (лат. *alga* – водоросль), *микология* (греч. *mykes* – гриб), *бриология* (греч. *bryon* – мох). Эти специализированные разделы систематики по традиции относят к ботанике.

*Физиология растений* исследует жизненные процессы, присущие растениям: фотосинтез, корневое питание, обмен веществ, рост, развитие и т.д. Эта наука базируется,

главным образом, на экспериментах и широко использует данные биохимии и биофизики. Физиология в комплексе с другими ботаническими науками создает теоретические разработки и практические рекомендации, необходимые для повышения эффективности сельскохозяйственного производства.

*Фитоценология* изучает растительные сообщества — фитоценозы (греч. *phyton* — растение, *koínos* — общий). *Фитоценозом* называют совокупности разных видов растений, которые живут совместно на однородном участке земной поверхности, влияя друг на друга и взаимодействуют с окружающей средой, изменяя ее. Различают фитоценозы естественные (леса, луга, болота, степи, тундры) и искусственные (поля, огороды, сады, парки). Естественные фитоценозы обладают относительно постоянным набором видов и устойчивым строением. Искусственные фитоценозы лишены таких свойств и нуждаются в уходе со стороны человека. Фитоценология — сравнительно молодая наука, официально она была признана лишь в 1910 г. В отличие от классических ботанических дисциплин (морфологии и систематики растений) фитоценология изучает жизнь растений не на организменном и популяционно-видовом, а на ценотическом, или экосистемном, уровне. Фитоценология тесно связана с экологией, физиологией и географией растений. Ряд прикладных направлений ботаники (лесоведение, луговедение, степеведение, тундроведение) по существу являются разделами фитоценологии.

*География растений* изучает распределение на поверхности Земли видов растений и растительных сообществ в зависимости от климата, почв и геологической истории. С географией растений тесно связана *флористика*, главная задача которой — составление флор, т.е. списков всех видов, обитающих на определенной территории. Как особую науку выделяют и раздел географии растений, изучающий распространение и размещение на Земле различных растительных сообществ. Этот раздел называют *геоботаникой* (от греч. *ге* — земля), он тесно связан с фитоценологией.

*Экология растений* исследует зависимость строения и функционирования растений, их популяций и фитоценозов от условий среды обитания. Экология исследует основные приспособительные признаки организмов, сформировавшиеся в ходе их эволюции, характеризует и классифицирует экологические группы растений, имеющие сходные адаптации к определенным условиям внешней среды, изучает закономерности популяционной жизни видов, структуру и динамику фитоценозов. Главные задачи экологии: выявление закономерностей, определяющих устойчивость экосистем и их способность к самоподдержанию; разработка научных основ для природоохранных мероприятий. Экологические аспекты присущи многим ботаническим наукам, и эти их направления все чаще выделяют как самостоятельные дисциплины, например, экологическая анатомия, экологическая морфология и экологическая физиология.

Таким образом, современная ботаника представляет собой сложную систему разнообразных наук, в которой происходят дальнейшее дробление и специализация. Эти тенденции развития ботанических наук полезны для систематизации и углубления наших знаний. Однако в ботанике, как и в любой науке, наряду со специализа-



цией идет и обратный процесс — интеграция (от лат. integer — целый), слияние, объединение наук. К таким интегрированным, или синтетическим (от греч. synthesis — соединение), наукам относится, например, *репродуктивная биология растений*, обобщающая сведения о процессах размножения растений, которая возникла в 70-х годах XX в. Синтетическими науками являются также упомянутые геносистематика, опирающаяся на данные биохимии, генетики и систематики, биоморфология, тесно связанная со структурной ботаникой, экологией и географией растений и т.д. Интеграция ботанических наук, способствующая обобщению результатов разных подразделений ботаники, дает толчок для формирования общебиологических представлений. На стыке наук появляются новые идеи и концепции, открываются новые возможности для практического использования результатов научных исследований.

**Краткая история ботаники.** Современная ботаника, как мы видели, — это комплекс большого числа наук, которые исторически возникали в определенной последовательности.

**Зарождение ботаники.** Момент зарождения какой-либо науки определяется временем появления письменных систематизированных обобщений в данной области. Первые письменные трактаты о растениях принадлежат греческому ученому Теофрасту (372—287 до н.э.), которого называют отцом ботаники. Надо заметить, что разнообразные и полезные сведения о растениях человечество начало накапливать задолго до Теофраста. Уже первобытные народы знали многие растения и их свойства. В древних государствах — Индии, Египте, Китае, обладавших письменностью, объем ботанических знаний увеличился, однако первое их письменное обобщение сделал Теофраст. Он был другом и любимым учеником великого мыслителя Древней Греции — Аристотеля (384—322 до н.э.), который создал в Ликее (местность на окраине Афин) перипатетическую школу философов, где обучение проводилось в форме бесед во время прогулок по саду (греч. *peripateo* — прохаживаюсь). Представители этой школы занимались, помимо философии, конкретными науками (историей, астрономией, географией и др.). После смерти Аристотеля Теофраст в течение 34 лет возглавлял школу перипатетиков и таким образом находился в центре научной и философской жизни того времени. Теофрасту принадлежит более 200 трудов по естествознанию (физике, минералогии, физиологии), философии и психологии. Из ботанических сочинений до нас дошли две книги, где обобщены сведения по морфологии, географии и медицинскому использованию растений. Интересно, что Теофраст, который, видимо, не покидал пределы Греции, был довольно хорошо знаком с растениями и географией стран, по которым проходили войска Александра Македонского. Это можно объяснить общением Александра с философами-перипатетиками, поскольку Аристотель был его воспитателем. Ботанические труды Теофраста представляли собой свод познаний античного мира в этой области. Они сочетали в себе обобщение практических навыков и знаний его предшественников и современников и собственных наблюдений за жизнью растений. Теофрасту принадлежит первая попытка классификации растений на основе их жизненных форм, причем учтены не только расте-

ния, произрастающие в Греции и ее ближайших колониях, но и в дальних тропических странах, например, индийская смоковница, банан, бамбук, лотос и др. Специальные разделы книги посвящены проблемам роста, размножения растений и влияния на них внешних условий. Ряд теоретических вопросов рассмотрен при описании способов выращивания культурных растений.

Дальнейшее развитие науки в античном мире, особенно в Риме, шло в прикладном направлении и касалось преимущественно земледелия и медицины. Поскольку было важно уметь различать полезные и вредные растения по внешним признакам, некоторые успехи сделала морфология растений, но широкие теоретические обобщения отсутствовали. Последующий за античным период средневековья, длившийся более тысячи лет, также не способствовал прогрессу наук, в том числе и ботаники. Книжный схоластический (лат. *schola* — школа) подход к наукам, господствовавший в средневековье, не допускал натуралистических и экспериментальных исследований природы и тормозил развитие ботаники. Только кое-где выращивали лекарственные растения и изучали их свойства.

**Период первоначального накопления ботанических знаний, начало дифференциации ботаники.** Решительный перелом произошел в конце XV в. в эпоху великих географических открытий, когда Колумб в 1492 г. достиг Вест-Индии (Центральная Америка), Кабот в 1497 г. — Северной Америки, а Васко да Гама в 1498 г. открыл морской путь в Индию.

Из заморских стран в Европу хлынул поток невиданных раньше растений. Потребовалась их инвентаризация, т.е. описание, наименование и классификация. Зарождаются и совершенствуются способы изображения и консервации растений, что необходимо для их сравнительного изучения. В середине XVI в. была изобретена гербаризация (засушивание) растений и составлены первые гербарии. Немецкий художник Альбрехт Дюрер (1471—1528), иллюстрируя ботанические книги, создает великолепные гравюры растений. Возникают ботанические сады в Италии (в 1540 г. в Падуе, в 1545 г. в Пизе), Швейцарии (в 1560 г. в Цюрихе), Германии (1577 г. в Лейдене, 1579 г. в Лейпциге). В этот период закладываются основы ботанической терминологии, достигает расцвета описательная морфология растений в качестве науки, способной для систематики.

В XVII в. зарождаются также физиология и анатомия растений. Более 350 лет назад голландский врач Ян Баптист ван Гельмонт (1579—1644) представил первое экспериментальное доказательство того, что не одна почва кормит растения. Он провел многолетний опыт с маленьким деревцом ивы, которое выращивал в течение 5 лет в глиняном горшке, поливая водой. За это время масса ивы увеличилась на 74,4 кг, а масса почвы уменьшилась всего на 57 г. Ван Гельмонт сделал вывод, что все вещества растения образуются из воды, а не из почвы или воздуха. Вывод был неверным, но дал толчок к дальнейшим экспериментальным исследованиям, которые спустя почти два столетия привели к пониманию сущности питания растений.

В XVIII в. английский химик Джозеф Пристли (1733–1804) обнаружил у растений способность «исправлять воздух». Пристли проделал следующий опыт: под стеклянный колпак помещал зажженную свечу, которая довольно быстро гасла, и зажечь ее снова не удавалось. Пристли объяснил этот факт тем, что горение «испортило» воздух. Если же под колпак помещали веточку мяты, то растение влияло на состав воздуха, «исправляло» его, и свечу под колпаком можно было зажечь снова. Позже оказалось, что способность «исправлять» воздух растения проявляют только на свету.

К началу XIX в. было ясно, что зеленые растения на свету выделяют в воздух кислород, а поглощают диоксид углерода ( $\text{CO}_2$ ). В 30-х годах XIX в. был открыт фотолитиз воды и установлено, что кислород, выделяемый в воздух, растения получают из воды, а не из  $\text{CO}_2$ , т.е. ученые вплотную подошли к сущности фотосинтеза.

В XVII в. наиболее доступным было изучение передвижения веществ в растениях, для чего нужно было знать его внутреннее строение. Выдающийся английский естествоиспытатель Роберт Гук (1635–1703) усовершенствовал уже изобретенный к тому времени микроскоп и использовал его для изучения мелких предметов, в том числе и частей растений. В 1665 г. он опубликовал впервые описание растительных клеток и ввел термин *cellula*, что по латыни означает «клетка». Этот термин очень точно характеризовал объект, который исследовал Гук – мертвые клетки бутылочной пробки. От них сохраняются только оболочки и поэтому они похожи на крохотные ячейки. Однако позже в XIX в. содержание термина изменилось. В наши дни, говоря о «клетке», имеют ввиду прежде всего ее живое содержимое, или протопласт. Тем не менее термин Гука сохранился в науке и представляет пример «неудачного термина со счастливой судьбой».

Почти одновременно с Гуком (в 1671–1682 гг.) итальянец Марчелло Мальпиги (1628–1694) и англичанин Неемия Грю (1641–1712) независимо друг от друга опубликовали работы, положившие начало анатомии растений. Они не только описали клетки и ткани разных органов, но и пытались выяснить значение этих структур. Мальпиги проводил опыт с кольцеванием стеблей древесных растений, которые доказали, что растворы питательных веществ перемещаются по стеблям в двух направлениях. Еще более точно описал движение веществ по органам растений англичанин Гельс (1677–1761). Свои выводы он основывал на собственных оригинальных экспериментах. Жизненные явления, происходящие в растениях, Гельс в 1727 г. объяснял законами физики и химии. Гельс вычислил скорость движения воды по растению и опытным путем определил количество воды, которое растения испаряют за сутки. Оказалось, что на единицу веса тела растения испаряют в среднем в 17 раз больше воды, чем человек. Гельса по справедливости считают основателем экспериментальной физиологии растений. И все же до XIX в. господствующим направлением ботаники оставалась систематика. Мышление ученых было метафизическим, т.е. вещи и явления они рассматривали неизменными и независимыми друг от друга, отрицали какое-либо поступательное развитие.

Систематика и описательная морфология в XVIII в. достигли высшего выражения в трудах шведского профессора и натуралиста Карла Линнея (1707–1778), который

поставил перед собой грандиозную цель — назвать и описать все известные растения, минералы и всех животных. В 1753 г. он опубликовал двухтомную книгу «Виды растений» («Species Plantarum»), в которой заложил основы бинарной (двойной) номенклатуры. В ней каждый вид обозначается двумя словами (первое — название рода, второе — видовой эпитет). До Линнея названия видов были полиномиальные, т.е. состояли из нескольких слов (греч. *poly* — многий и лат. *nomem* — название), характеризующих наиболее важные видовые признаки. В сущности это были не названия, а краткие описания видов. Громоздкая полиномиальная номенклатура препятствовала построению четких классификационных систем. Линней, используя уточненную терминологию и бинарные видовые названия, разработал простую и удобную классификацию растений, которая очень облегчила работу ботаников.

В XVIII в. наряду с систематикой обособляется как самостоятельная наука морфология. Она пытается выяснить общие законы строения и индивидуального развития растений. Ее появление связано с работами немецких ученых: медика-биолога Каспара Фридриха Вольфа (1734–1794) и великого поэта (автора поэмы «Фауст») и натуралиста Иоганна Вольфганга Гёте (1749–1832).

Вольф, изучая под микроскопом почки, зачатки листьев и корней, проследил развитие клеток, тканей и органов зародышей и в 1759 г. доказал возможность новообразований в ходе морфогенеза растений. Гёте развивал идеи о единстве и метаморфозах (видоизменениях) органов цветковых растений. В 1790 г. в работе «Опыт объяснения метаморфоза растений» он показал, что листья, лепестки, тычинки, плодолистики формируются в онтогенезе как результат видоизменений листа. Идея Гёте заложила основу теоретической морфологии растений.

**Оформление современной ботаники как системы наук.** Значительными успехами ботаники отмечен XIX в. Оформились и возникали новые ее разделы — физиология, анатомия, эмбриология, география и экология растений, геоботаника, палеоботаника, учение о водорослях, грибах и других низших организмах и т.д. По существу именно в XIX в. ботаника приняла современный вид. Во всех ее разделах был накоплен громадный фактический материал, что создало базу для обобщающих теорий. Важнейшими из них стали теория клеточного строения (клеточная теория) организмов и теория эволюционного развития жизни (эволюционная теория). Эти теории способствовали крушению метафизических взглядов и переходу к диалектическому (от греч. диалектик — искусство вести беседу, спор) мировоззрению, которое рассматривает явления действительности в их развитии и взаимосвязях.

**Клеточная теория.** Сущность клеточной теории заключается в том, что все организмы (за исключением вирусов) состоят из клеток, которые, следовательно, являются элементарными структурными единицами жизни, и каждый организм начинает свое развитие из одной клетки. К этим своим основным положениям клеточная теория шла почти 200 лет. Как уже упоминалось, впервые клеточное строение растений увидел и описал Р. Гук в 1665 г. Однако, он в сущности имел дело не собственно с клетками, а только с их опробковевшими оболочками, каковые долго считали са-

мыми важными частями клеток. Во времена Гука полагали, что растения, помимо клеток, содержат и другие элементы — сосуды-трубочки, волокна и бесструктурную слизь. Некоторые ученые думали, что клетки возникают заново именно из этой слизи. Такие взгляды высказывал, например, уже упомянутый нами К.Ф. Вольф. Кроме того оказалось, что тела животных сильно отличаются по своему строению от растений и состоят из костей, хрящей, мускулов, крови и других тканей, клеточное строение которых не было очевидным. Потребовалось более 120 лет, чтобы ученые доказали клеточное строение организмов животных. В 1838 г. немецкий ботаник Маттиас Якоб Шлейден (1804–1881) установил, что клетка — это универсальная структурная единица в теле растений, а в следующем году зоолог Теодор Шванн (1810–1882) распространил этот вывод и на животных.

Разработка клеточной теории оказала громадное влияние на дальнейшее развитие биологии и всего естествознания. Ученые начали тщательно изучать клетки, особенно их содержимое. В 30–40-х годах XIX в. установили, что основные носители жизни клетки — ее ядро и протоплазма, а вовсе не оболочка, как думали раньше. В 1859 г. немецкий патолог Рудольф Вирхов (1821–1902) доказал, что все организмы начинают свое развитие из одной клетки, изложив принцип преемственности клеток, и сформулировал свой знаменитый афоризм «*omnis cellula e cellula*» («всякая клетка от клетки»). Это был итоговый вывод наконец-то сформировавшейся клеточной теории, которая показала единство строения всех организмов (растений, животных, грибов, бактерий; одноклеточных и многоклеточных).

В 70-х годах XIX в. был доказан также принцип преемственности ядерных структур — хромосом. Оформилась новая биологическая наука — цитология.

**Эволюционная теория.** Выход в свет в 1859 г. книги Чарльза Дарвина (1809–1882) «Происхождение видов путем естественного отбора» ознаменовало новую эпоху в развитии всей биологии. Дарвиновские идеи эволюционизма (лат. *evolutio* — развитие), утверждавшие историческое развитие живой природы и происхождение ныне существующих видов от ранее существовавших путем длительного их изменения, были встречены биологами того времени с большим энтузиазмом и широко использованы как основополагающие для многих направлений биологии. Так, для систематиков главной задачей стало установление степени родства разных таксонов и восстановление (реконструкция) филогенетического (от греч. *phylon* — род, племя и *genesis* — происхождение), или родословного древа организмов. Морфологи теперь не ограничивались только описанием внешних и внутренних структур, а старались выявить и причины их возникновения в процессе эволюции. Закономерности географического размещения организмов стали объяснять не только современными условиями, но и историческими причинами.

Почти во всех разделах ботаники возникают эволюционные направления. Работы немецкого ботаника Эдуарда Страсбургера (1844–1912), французского анатома растений Филиппа ван Тигема (1839–1914), американского — Эдварда Джеффри (1866–1952) составили фундамент эволюционной анатомии и морфологии растений. Особый интерес вызвало изучение ископаемых остатков растений, свидетельствующ-

щих о конкретных путях эволюционных преобразований органов и о вымерших звеньях эволюции. Палеоботаника таким образом тоже включилась в решение эволюционных вопросов.

Наряду с эволюционизмом во второй половине XIX в. в биологии начинают господствовать еще две обобщающие идеи: 1) представление об изменениях организмов, а также их органов и тканей в процессе индивидуального развития (онтогенетический подход); 2) стремление изучать растения во всем разнообразии их связей друг с другом и с внешней средой (экологический подход).

В рамках онтогенетического подхода развиваются цитогенетические (развитие клеток), гистогенетические (развитие тканей), органогенетические (развитие органов) и онтогенетические (развитие организмов) исследования. Большой вклад в эти направления внес немецкий ученый Вильгельм Гофмейстер (1824–1877), который подробно описал циклы воспроизведения высших споровых и семенных растений и доказал их принципиальное сходство. Были изучены процессы оплодотворения у растений и образования у них зародышей. В 1898 г. русский эмбриолог С.Г. Навашин (1857–1930) обнаружил двойное оплодотворение у покрытосеменных.

Экологический подход дал толчок появлению и формированию ботанической географии, экологии растений и фитоценологии. Хотя эти три науки тесно связаны друг с другом, но возникли они в разное время. Самая старая из них – география растений. Предыстория ее начинается с флористических исследований (составления списков видов) конкретных территорий. Заметную роль в них сыграли русские академики, немцы по национальности Иоганн Гмелин (1709–1755), опубликовавший 4-томную «Флору Сибири», и Петр Паллас (1741–1811), изучавший флору Урала, Сибири, южной части Европейской России, а также русский ученый С.П. Крашенинников (1711–1755), автор классического труда «Описание Земли Камчатки» (1756), где имеется много сведений о растениях.

Как самостоятельная наука география растений оформилась в начале XIX в. после опубликования в 1807 г. первого тома книги немецкого естествоиспытателя, географа и путешественника Александра Гумбольдта (1769–1859) «Путешествие в равноденственные области Нового Света». В этой книге Гумбольдт обобщил сведения о географическом и высотном распространении растений и показал его зависимость от климата. Он также впервые обратил внимание на то, что внешний вид растений и их сообществ придают характерный облик ландшафту. Были выделены 16 (позже 19) основных, или физиономических форм растений, отличающихся друг от друга эпиморфологическими (габитуальными) признаками и приуроченных к определенным типам климата. Это была первая экологическая классификация растений. Идеи Гумбольдта получили дальнейшее развитие в трудах немецкого ботаника Августа Гризбаха (1814–1879) и датского ботаника Йоханнеса Эугениуса Варминга (1841–1924), которого считают одним из основоположников экологии растений.

Экология – сравнительно молодая наука, она возникла как самостоятельная благодаря биологу-эволюционисту и активному пропагандисту дарвинизма Эрнсту Геккелю (1834–1919). Его труд «Общая морфология организмов» (1866) заложил фундамент этого

нового для биологов направления исследований. Довольно быстро в 90-х годах XIX в. от него отделилась ветвь, изучающая сообщества организмов (биоценозы), а от нее в свою очередь ветвь, изучающая растительные сообщества (фитоценозы). Последнее направление назвали фитосоциологией, а в СССР с 30-х годов XX в. — фитоценологией. В ее становление и развитие большой вклад внесли наши соотечественники — академик В.Н. Сукачев (1880—1967), крупнейший фитоценолог и лесовед, и профессор Московского университета В.В. Алехин, основатель кафедры геоботаники МГУ.

В конце XIX в. выделяются как самостоятельные науки альгология (наука о водорослях) и микология (наука о грибах). Их основы заложили русские ученые Л.С. Ценковский (1822—1887) и М.С. Воронин (1838—1903). Значительных успехов добилась физиология растений, особенно в изучении фотосинтеза. Осознанию космической и глобальной роли этого процесса много способствовал наш соотечественник, выдающийся физиолог растений и пропагандист дарвинизма К.А. Тимирязев. Честь открытия хемосинтеза у бактерий принадлежит русскому микробиологу С.Н. Виноградскому (1856—1953), а открытие и изучение вирусов — русскому ботанику Д.И. Ивановскому (1864—1920).

**Ботаника XX века.** Новый прорыв в развитии биологии, в том числе и ботаники, произошел в XX в. Одной из его причин стал общий научно-технический прогресс, стимулировавший появление новых исследовательских инструментов и методов. Разрабатываются статистико-математические, популяционно-генетические, морфогенетические и онтогенетические методики исследований. Для изучения клеток и тканей широко используются гистохимические и биохимические подходы, структура молекул изучается с помощью рентгеноסקопии и т.д. В середине века были изобретены электронные микроскопы (трансмиссионный и сканирующий) с высокой разрешающей способностью, в сотни раз большей, чем у светового микроскопа. Это изобретение открыло новую страницу в развитии цитологии, эмбриологии и анатомии, поскольку позволяло изучить прежде невидимую ультраструктуру молекул, клеток и тканей. В результате был получен большой объем новых научных данных. Они существенно дополнили богатое научное наследие XIX в. и заставили критически переосмыслить ряд уже сформировавшихся теорий и концепций.

Научному прогрессу XX в. способствовала также принципиально новая по сравнению с XIX в. организация научных исследований. Если прежде ученые работали преимущественно индивидуально, руководствуясь собственными научными интересами, то в XX в. возникают большие научные коллективы, где множество ученых решают сообща проблемы, наиболее важные для развития науки и производства. Крупные научные центры координируют работу множества ученых. В России таким центром ботанических исследований стал Ботанический институт имени академика В.Л. Комарова Российской Академии наук, находящийся в Санкт-Петербурге. Крупные ботанические научные центры на базе университетов имеются в Москве, Казани, Томске, Екатеринбурге, а на базе РАН — в Новосибирске, Иркутске, Красноярске, Владивостоке.

Координация научных исследований происходит и в глобальных масштабах. Роль основного координатора принадлежит ЮНЕСКО, которая регулярно разрабатывает и публикует конвенции (лат. *conventio* – договор, условие, соглашение) по наиболее актуальным для планеты научным проблемам. Так, в 1995 г. вышла Конвенция по изменению климата Земли, в 1996 – по охране озонового слоя, в 2000 – по биоразнообразию и Римская конвенция по охране растительности.

Современные методы математического моделирования на ЭВМ позволяют ученым проводить виртуальные эксперименты в масштабе целой планеты, прогнозировать ход событий в критических ситуациях (например, в случае ядерной войны), давать обоснованные рекомендации по эффективному устранению опасностей, грозящих существованию человечества.

В XX в. добились крупных успехов экспериментальные разделы биологии (физиология, генетика, микробиология, биохимия). Было расшифровано молекулярное строение хлорофилла, белков, нуклеиновых кислот. Удалось выявить механизмы циклических биохимических реакций, в результате которых в живых клетках образуются сложнейшие вещества, а также искусственно синтезировать некоторые из этих веществ. Экспериментальные и математические методы проникают в те разделы биологии (и ботаники), которые прежде были только описательными. Одновременно усиливаются интеграция и взаимообогащение наук, бурно развивается генетика, возникают биохимия, биофизика, а на их основе новая наука – *молекулярная биология*. Расшифровка в середине века структуры молекул ДНК (*Уотсон и Крик*, 1958) и генетического кода оказала громадное влияние на все биологические науки.

В эмбриологии растений сделан ряд открытий общебиологического значения: открытие двойного оплодотворения у цветковых растений (С.Г. Навашин, 1898) и у голосеменных из порядка гнетовых; новая категория размножения (эмбриоидогения) с помощью соматических зародышей, образующихся без оплодотворения; создана общая теория репродукции цветковых растений (принципы формирования систем репродукции, эмбриологические механизмы генетической гетерогенности семян, принципы структурной организации эмбриональных структур); открытие генов, контролирующих морфогенез генеративных и вегетативных структур.

Современная эмбриология ставит своей задачей управление развитием организмов. Такие открытия XX в., как экспериментальная гаплоидия, парасексуальная гибридизация и выращивание растений из соматических клеток, имеющие общебиологическое значение, особенно для практики сельского хозяйства, не могут быть использованы в полной мере без знания эмбриологии. Эффективно использовать различные методы исследования, такие как отдаленная гибридизация, выращивание гибридных зародышей на искусственной питательной среде, полиплоидия, экспериментальный мутагенез, влияние ионизирующих излучений и условий выращивания, также невозможно без глубокого знания эмбриональных процессов.

Эмбриология – неотъемлемая часть биологии развития, возникшей, на стыке морфологии, генетики, физиологии и селекции. Все более очевидны прикладные аспекты эмбриологии, которая играет ведущую роль в разработке современных биотех-



нологий и в решении ряда практических сельскохозяйственных проблем, в частности, получении новых сортов и быстром размножении особо ценных и редких растений.

При отдаленной гибридизации использование эмбриокультуры особенно перспективно. Известно, что гибридные зародыши часто гибнут еще в зародышевом мешке, поэтому для дальнейшего успешного развития необходимо извлекать зародыши из зародышевых мешков желательно на стадии автономности и высаживать на искусственную питательную среду (Батыгина, Васильева, 2002). Этот прием был использован при скрещивании двух видов ячменя *Hordeum vulgare* и *H. bulbosum*. Скрещивание этих видов вызывает элиминацию хромосом у *H. bulbosum*, в результате чего получают гаплоидные зародыши *H. vulgare*, которые впоследствии диплоизируются. Своевременная изоляция зародышей из зерновок, их культивирование и успешная диплоидизация полученных растений дают возможность быстро создать гомозиготные линии. Такие методики позволяют значительно сокращать сроки выведения новых сортов ценных сельскохозяйственных растений.

Классические разделы ботаники — систематика и морфология — в XX в. обогатились новыми фактическими данными и существенно изменили свои теоретические установки. Была создана принципиально новая классификация прокариот, основанная исключительно на биохимических и физиологических признаках. Заново переработаны системы водорослей и грибов. В результате, как уже было отмечено, ученые отказались от концепций двух и даже четырех царств живой природы и заменили их представлениями о множестве царств (до 7–10 и даже 20).

В систематике растений в XX в. на основе новых популяционных и генетических подходов переосмыслена монотипическая концепция вида, которая рассматривает его как основную низшую и неделимую таксономическую категорию. На смену приходит политипическая трактовка вида, допускающая его полиморфизм, генетическое и экологическое разнообразие, наличие внутривидовых таксонов разного ранга. Одновременно возникает критическое отношение к ранее безраздельно господствовавшим монофилетическим системам, основанным для покрытосеменных на стробильной теории цветка, т.е. происхождения его от стробила (шишки) голосеменных. Эти системы продолжают существовать и ныне, например, системы академиков А.Л. Тахтаджяна, 1942, 1954, 1959, 1966; А. Кронквиста, 1957, 1968. Однако, во второй половине века появляются новые данные о строении цветков и способах их опыления у наиболее примитивных из ныне живущих цветковых (работы Н.В. Первухиной, 1970, 1971), а также новые палеоботанические сведения по морфологии и экологии ископаемых высших растений (работы С.В. Мейена, 1971, 1981, 1987). Эти новые факты склоняют многих ученых к идеям полифилетизма и заставляют изменить принятые прежде графические изображения процесса филогенеза в форме генеалогического древа. Место «филогенетических деревьев» все чаще занимает так называемый «филогенетический газон», представляющий горизонтальную проекцию кроны этих деревьев. Такой способ изображения отражает не столько родственные связи таксонов, сколько их эволюционную удаленность от предполагаемых предков.

В последние десятилетия XX в. в систематику растений внедряются новые направления: хемосистематика, разрабатывающая классификации по признакам химического состава; геносистематика, изучающая гены в классификационных целях; кариосистематика, исследующая структуру и числа хромосом. Эти направления дополняют уже имеющиеся, хотя часто создают свои собственные классификационные системы, расходящиеся с общепринятыми. Возникает необходимость согласования результатов и дополнительных исследований. Проблема создания более совершенных классификационных систем остается по-прежнему актуальной.

Конвенция ЮНЕСКО 2000 г. по биоразнообразию ставит целью разработку биологических классификаций как необходимой основы для инвентаризации флоры и фауны в глобальном масштабе. К сожалению, во многих странах мира, особенно развивающихся или находящихся в труднодоступных районах, к подобной инвентаризации еще не приступили. Наша страна в этом отношении находится в более выгодном положении, поскольку в 1934–1964 гг. была выпущена 30-томная «Флора СССР» под редакцией академика В.Л. Комарова (1869–1945). Этот грандиозный труд включает 21 000 видов папоротникообразных и семенных растений. Правда, эти цифры требуют пересмотра с позиций современной систематики.

Морфология растений во второй половине XX в. (после изобретения электронного микроскопа) пополнилась огромным объемом новых сведений об ультраструктуре клеток и тканей. Это заставило пересмотреть прежние взгляды на процессы жизнедеятельности растительного организма. Начался бурный прогресс цитологии и анатомии растений, которые развивались преимущественно в структурно-функциональном направлении и тесном контакте с физиологией и экологией.

Теоретическая морфология в XX в. обогатилась новой трактовкой вегетативных органов. Стебель и лист стали рассматривать как единый орган — побег, т.е. переосмыслили концепцию «железной триады» — корень — стебель — лист. Новый взгляд опирался на результаты современных палеоботанических и морфогенетических исследований, а также на данные нодальной анатомии, изучающей внутреннюю структуру узлов (лат. *nodus* — узел).

Углубилось сравнительно-морфологическое направление. Наиболее крупных успехов в этой области морфологии добились немецкие ботаники школы Вильгельма Тролля (1897–1978), создавшие новую методологию структурного анализа побеговых систем, в особенности соцветий.

Активно развивались экологические разделы морфологии и эмбриологии, связанные с геоботаникой, физиологией и экологией растений. Узловым объектом изучения многих ботанических дисциплин, и в первую очередь экологической морфологии, в XX в. становятся жизненные формы (биоморфы) растений. Их исследуют с точек зрения роли и разнообразия во флорах, фитоценозах и географических ландшафтах; изменений в процессе индивидуального развития (онтогенеза) растений; эволюционных преобразований, проявляющихся в форме общих тенденций, в филогенезе крупных таксономических единиц и в конкретных путях морфологической эволюции в родах и семействах. Объединить и обобщить эти разнообразные аспекты

анализа биоморф сумел наш соотечественник профессор И.Г. Серебряков (1914–1969). Он разработал новые принципы структурно-биологического изучения биоморф, учитывающие их изменения в онтогенезе и сезонную ритмику; ввел в морфологию ряд новых понятий, необходимых для характеристики растений как модульных организмов; разработал оригинальную классификацию биоморф, отражающую их важнейшие структурные и адаптационные признаки, параллельные эволюционные ряды в разных условиях обитания, преобразования в процессе морфологической эволюции. Как уже отмечено в 80-х годах это направление ботаники стали называть биоморфологией, т.е. учением о жизненных формах. Она активно продолжает развиваться и в наши дни.

Наукой XX и XXI вв. считают фитоценологию – учение о растительных сообществах и растительном покрове. Уже отмечено, что этот раздел ботаники сравнительно молод и признан как самостоятельный только в первом десятилетии XX в. Однако он быстро развивался и был широко востребован как для практических целей (картирования растительности, выявления растительных ресурсов, повышения продуктивности фитоценозов, разработки природоохранных мероприятий и т.д.), так и для решения теоретических проблем (классификации растительности, определения устойчивости фитоценозов, их циклических и направленных изменений, индикационных возможностей и т.п.). В 30–40-х годах XX в. под руководством академика Е.М. Лавренко (1900–1987) была составлена и в 1954 г. опубликована «Геоботаническая карта СССР». На ней показана растительность всей страны – леса, степи, пустыни, болота, тундры, горная растительность. Эта карта имеет большую научную и практическую ценность, поскольку дает основу для учета растительных богатств страны и их рационального использования.

Во второй половине XX в. в фитоценологии оформилось популяционно-онтогенетическое направление, объектом изучения которого стали ценолитические популяции, т.е. совокупности особей одного вида в границах растительного сообщества. Это направление оказалось перспективным для выявления механизмов устойчивости и динамики сообществ, выделения контуров однородной растительности в непрерывном растительном покрове, прогнозирования смен фитоценозов и т.п. В разработке и развитии онтогенетически-популяционного направления велика роль отечественных ученых – профессоров Т.А. Работнова (1903–2000) и А.А. Уранова (1901–1974).

В современной фитоценологии широко используются статистические и математические методы обработки данных, построение компьютерных пространственно-функциональных моделей растительных сообществ, результаты дистанционного зондирования Земли с помощью космических спутников. В условиях возрастающих антропогенных нагрузок и уничтожения естественного растительного покрова Земли значение фитоценологических исследований неуклонно возрастает.

Таким образом, в XXI в. ботаника вступила как система большого числа взаимосвязанных и дополняющих друг друга ботанических наук, ориентированных на решение жизненно важных для человечества практических и теоретических задач.

### 1.3 НАПРАВЛЕНИЯ, МЕТОДЫ И ОСНОВНЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

**Основные понятия и термины.** Морфология растений, изучающая формы (структуры) растений на уровнях клеток, тканей, органов и организмов составляет основное содержание нашего учебника. Поэтому остановимся подробнее на задачах, методах, направлениях развития и важнейших теоретических положениях этого раздела ботаники.

Первая задача морфологии состоит в описании и наименовании структур. Без такого анализа, без терминов, обозначающих морфологические понятия, не могут обойтись ни сама морфология, ни систематика, ни любая другая ботаническая наука. Разные направления морфологии растений разрабатывают понятия, термины и методы исследований для сравнительного анализа разных систематических групп растений, для выявления между ними (группами) родственных отношений, для реконструкции преобразований структуры растений в процессе эволюции. Не менее важны морфологические подходы в изучении онтогенеза растений, морфогенеза их органов и гистогенеза тканей, а также понимания физиологической, функциональной роли тех или иных структур и влияния на них условий внешней среды.

Между перечисленными направлениями нет резких границ, и морфолог обязан по возможности сочетать все направления.

Основные методы работы морфологов и анатомов – прямые наблюдения за строением и жизнью растений в природе, а также изучение их с помощью оптических приборов (луп, световых и электронных микроскопов). Для онтогенетических, физиологических и экологических исследований широко используются эксперименты.

В особом положении находится эволюционная морфология. Эволюционные преобразования, длившиеся миллионы лет, недоступны ни для прямого наблюдения, ни для эксперимента. Составить о них представление можно только на основании умозаключений.

Фактический материал для умозаключений эволюционная морфология берет из трех главных источников: а) изучая ископаемые остатки вымерших растений, б) сравнивая ныне живущие растения, в) прослеживая индивидуальное развитие структур.

Если бы палеоботаники могли найти и изучить остатки всех видов растений, живших в течение сотен миллионов лет, то мы составили бы очень полную и достоверную картину эволюции отдельных органов растений и различных систематических групп. К сожалению, в ископаемом состоянии сохраняется ничтожная часть растений и еще меньшая часть попадает в руки ученых. Таким образом, палеоботаника дает материал хотя и очень ценный, но чрезвычайно отрывочный.

Вследствие этой неполноты геологической летописи главную часть фактического материала приходится получать при помощи сравнительно-морфологических исследований, т.е. сравнивая ныне живущие растения друг с другом. Но этот материал дает возможность лишь косвенно воссоздать эволюционное развитие растений, по-

скольку предковые формы, давшие начало современным видам, оказались менее приспособленными к изменившимся условиям среды и вымерли, а из современных видов ни один не сохранил полностью всех черт своих предков. У каждого вида наряду с признаками *примитивными*, *архаичными* можно найти признаки *прогрессивные*, далеко уклонившиеся от предковых, или, как говорят, *эволюционно продвинутые*. Явление, когда у одного и того же вида сочетаются признаки различных эволюционных уровней (примитивные и продвинутые), носит название *гетеробатмии* (греч. *héteros* — разный и *bátmos* — ступень). Ее существование объясняется тем, что органы и части любого организма функционально связаны между собой в различной степени. Тесная связь (корреляция) наблюдается, например, между признаками листьев и стебля, от которого они отходят, так как приспособительная эволюция листьев не может не вызывать соответствующих изменений в стебле, и побег эволюционирует как единое целое. Напротив, приспособительная эволюция цветка или плода может идти независимо от эволюции вегетативного побега, причем темпы эволюции этих органов могут быть неодинаковыми. В результате один орган сохраняет архаичные черты, тогда как другой сильно специализируется. Наличие гетеробатмии затрудняет восстановление путей морфологической эволюции.

Следующая трудность сравнительной морфологии состоит в том, что наряду с *усложнением* и дифференциацией одних структур идет *упрощение* других.

Причина упрощения той или иной конкретной структуры не всегда может быть выяснена совершенно бесспорно. Однако несомненно, что в основе *редукции* (лат. *reductio* — возвращение вспять, сведение) многих структур (их недоразвития) лежит потеря ими тех функций, которые они ранее выполняли. В результате упрощения и уменьшения орган может превратиться в *рудимент* (лат. *rudimentum* — зачаток, начальная ступень), потерявший свое значение. Например, в цветках некоторых растений рудиментарные тычинки имеют вид небольших бесплодных стаминодиев (греч. *stamen* — нить и *eidos* — подобный; см. далее подразд. 4.2.1.1; 4.2.1.2). В тех случаях, когда органы совершенно утрачены, говорят об их *абортировании* (лат. *abortivus* — недоношенный, выброшенный).

Во многих случаях упрощение можно объяснить своеобразной «экономией строительного материала», т.е. переходом к таким структурам, которые при меньшей затрате «строительного материала» тем не менее в полной мере выполняют свои функции. Так, во многих эволюционных линиях цветковых растений бесспорно доказано сокращение числа лепестков, тычинок, плодолистиков и семязачатков в цветке при одновременном повышении гарантии опыления и производства семян.

Таким образом, *видимая простота строения не всегда означает первичную, т.е. архаичную, примитивность*. Наоборот, она часто возникает в результате *вторичного упрощения*, поднимающего организм на более высокую ступень приспособленности.

Однако сильное упрощение целых систем тканей и органов иногда связано с морфофизиологическим регрессом (общей дегенерацией). Например, у паразитов могут редуцироваться зеленые листья, корни. Растения, погруженные в воду, имеют упрощенное внутреннее строение.

Истинную природу простоты не всегда легко определить, и разграничение первично простых и вторично упрощенных структур в ряде случаев оказывается крайне трудной задачей.

Эволюционная морфология широко использует метод построения *морфогенетических рядов*, чтобы показать характер и направление эволюционных преобразований каких-либо структур (тканей, органов). В таком ряду сопоставляют структуры, заимствуя их у организмов, принадлежащих к разным систематическим группам. Естественно, морфогенетические ряды всегда в большей или меньшей степени носят характер предположений, гипотез.

В морфогенетическом ряду сопоставляются *гомологичные* (греч. *homólogos* – согласие, единодушие) органы. Под гомологичными органами понимают органы, возникающие из одноклеточных зачатков и имеющие одинаковое происхождение. Очень часто гомологичность тех или иных органов не вызывает сомнений. Например, зеленые листья березы, дуба, крапивы, многих других растений гомологичны. Однако часто гомология не обнаруживается так ясно и требует анализа того, как развивается структура в онтогенезе. Например, бурые почечные чешуи сильно отличаются от типичных зеленых листьев, однако они возникают в кончике побега из таких же листовых зачатков, что и зеленые листья.

*Аналогичными* (греч. *analogia* – соответствие) называют органы, имеющие различную морфологическую природу (эволюционное происхождение от различных основных органов, от различных структур), но выполняющие сходные функции и имеющие сходное внешнее строение. Например, шипы и колючки, выполняющие функцию защиты, могут иметь различную морфологическую природу: у барбариса колючки представляют собой видоизмененные листья; у дикой яблони в колючку превращается целиком боковая веточка, а у шиповника и крыжовника шипы – это выросты наружных тканей стебля.

*Конвергенцией* (лат. *con* – с, вместе и *verger* – стремиться) называют такое явление, когда организмы, принадлежащие к разным систематическим группам, под влиянием сходных условий обитания приобретают внешнее сходство. Часто понятие конвергенции применяют к отдельным органам или структурам. Приведенные выше примеры аналогичных органов – результат конвергентной эволюции.

Трудность распознавания гомологичных и аналогичных структур усложняет построение морфогенетических рядов.

**Морфологическая эволюция растений и онтогенетическое развитие.** Морфологическая эволюция может быть выяснена более полно, если изучаются не только взрослые, вполне сформированные структуры в их законченном или, как говорят, *дефинитивном* (лат. *definitivus* – окончательный) состоянии, но и те возрастные изменения, которые претерпевают структуры в онтогенезе. Эти изменения прослеживаются у растений в различных формах. Во-первых, у растений, как и у животных, ряд возрастных изменений претерпевает весь организм в целом: зародыш превращается в проросток и потом во взрослое растение. Во-вторых, растение представляет собой открытую ростовую систему, и у него в течение всего онтогенеза последовательно возникают

новые органы. Побег формируется как серия последовательных метамеров, т.е. узлов с листьями и почками, причем более молодые органы этого ряда могут значительно отличаться от сформированных ранее. По мере нарастания побега и корня последовательно изменяется внутреннее строение этих органов: молодые слои древесины и коры отличаются от более старых слоев.

Проявление биогенетического закона, гласящего, что в ходе своего онтогенетического развития особь повторяет важнейшие изменения формы, через которые прошли ее предки в течение их палеонтологической истории (Э. Геккель, 1866), у растений имеет свои особенности. Предковые черты могут проявляться на ранних ступенях онтогенеза и затем бесследно исчезать, или они остаются у взрослых растений. Примером первого случая может служить нитчатая водоросль улотрикс (см. рис. 4, вид 3). Его гаметы и зооспоры обладают жгутиками и очень похожи на одноклеточные подвижные водоросли. На основании этого сходства можно предположить, что нитчатые водоросли произошли от одноклеточных жгутиковых форм. Примером второго случая могут служить некоторые растения, у которых листья, возникшие в нижней части молодого растения, напоминают листья предполагаемых предков.

**Особенности морфологической эволюции фототрофных растений.** И у одноклеточных зеленых водорослей, и у высших растений клетка сохраняет одни и те же основные черты организации. Для нее характерна наружная сплошная упругая полисахаридная оболочка, образующая опорную систему, наружный скелет клетки. Возникновение такой оболочки явилось следствием фототрофного питания, при котором в клетке образуется избыток продуктов фотосинтеза — растворимых углеводов. Эти вещества выводятся из клетки и превращаются в нерастворимые углеводы оболочки. Вода,  $\text{CO}_2$  и различные минеральные соли, равномерно рассеянные вокруг растения в почве и атмосфере, проникают через оболочку. Вещества, выделяемые клеткой, также проходят через клеточную оболочку в виде истинных растворов. Таким образом, наличие сплошной оболочки, одевающей клетку, соответствует основному признаку обмена веществ у растений — поглощению и выделению веществ в растворенном виде.

Поскольку элементы питания равномерно рассеяны в окружающей среде, растения в ходе эволюции постепенно потеряли подвижность и перешли к прикрепленному образу жизни. Отдельные особи в течение всей жизни остаются на одном месте, а передвижение чаще всего связано с постепенным нарастанием и отмиранием более старых органов или с размножением.

Элементы питания, равномерно распределенные во внешней среде, поглощаются через наружную поверхность растения. Чем больше поверхность соприкосновения, тем интенсивнее идет обмен веществ. Поэтому в процессе эволюции наблюдается тенденция к *увеличению поверхности соприкосновения с внешней средой*. Эта тенденция становится особенно заметной у более крупных форм.

Действительно, при пропорциональном увеличении размеров тела, т.е. с сохранением общей объемной формы, соотношение между поверхностью и объемом нарушается, так как площадь поверхности растет пропорционально квадрату линейного

увеличения, а объем — пропорционально кубу. При увеличении линейных размеров организма вдвое его поверхность увеличится вчетверо, а объем в 8 раз; при увеличении линейных размеров втрое поверхность увеличится в 9, а объем в 27 раз. Эти расчеты поясняют, почему у растений увеличение общих размеров и массы тела осуществляются путем нарастания их тела в длину и обильного ветвления, а также за счет образования плоских органов. Сильно разветвленные или пластинчатые органы с громадной поверхностью способны поглощать больше света, необходимого для фотосинтеза. Линейный рост и ветвление стали возможными у прикрепленных, неподвижных организмов.

Среди водорослей можно найти много форм, составляющих морфогенетический ряд от одноклеточных подвижных форм к одноклеточным неподвижным и далее к более крупным нитчатым неразветвленным и сильно разветвленным формам (см. рис. 4). У высших растений увеличение поверхности проявляется в многократном и обильном ветвлении побегов и корней и в образовании множества плоских листьев.

**Дифференциация тела и возникновение многоклеточности.** Один из основных принципов прогрессивной эволюции — дифференциация (специализация), т.е. разделение однородных структур на неоднородные с разными функциями.

У низших растений дифференциация тела могла идти тремя эволюционными путями.

1. Дифференцировались органеллы и ультраструктура клеток, при этом организмы оставались одноклеточными и не увеличивали существенно своих размеров. Легко понять, что возможности дифференциации в этом случае были ограничены.

2. При дифференциации тела организм увеличивал свои размеры, не делясь на дочерние клетки, но образуя многочисленные ядра и прочие органеллы (рис. 7). Такие организмы могут быть нитчатыми (вошерия) или иметь более сложную форму. У ботридиума тело состоит из грушевидного пузырька величиной с булавочную головку и отходящих от него в почву бесцветных ветвистых волосков — *ризоидов* (греч. *hiza* — корень и *éidos* — подобный). Внутри тела нет никаких перегородок. Еще сложнее расчленена морская водоросль каулерпа, достигающая длины 10–50 см. Ее тело состоит из стелющегося по дну моря горизонтального таллома, похожего на корневище, от которого вверх отходят ответвления, похожие на листья. Однако у каулерпы внутри нет клеточных перегородок. Организмы, подобные описанным, получили название *неклеточных* или *сифональных*. По-видимому, такие формы представляют собой эволюционный тупик, так как они имеют существенный недостаток организации: неклеточное строение не способствует дифференциации отдельных участков тела и возникновению специализированных тканей. Кроме того, неклеточные организмы очень уязвимы при поранениях, от которых страдает живое содержимое всего тела.

3. Дифференциация сопровождалась появлением многоклеточности. Этот путь оказался наиболее удачным и означал важное эволюционное достижение. Только благодаря многоклеточности дифференциация смогла в полной мере реализоваться.

Многоклеточные растения от своих одноклеточных предков унаследовали прочные клеточные оболочки. Наличие оболочки у каждой клетки создало возможность



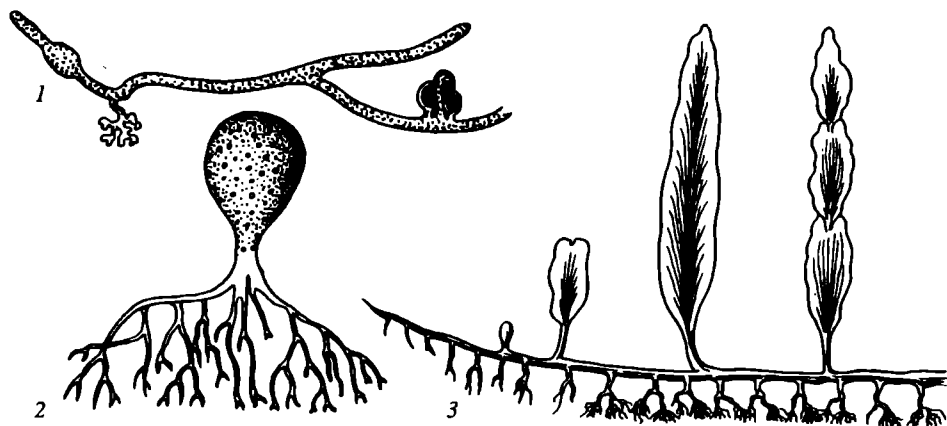


Рис. 7. Неклеточные водоросли:

1 – вошерия; 2 – ботридиум; 3 – каулерпа

их глубокой дифференциации. Вместе с тем между клетками остаются после деления плазматические связи — плазмодесмы, что обеспечивает целостность организма.

У нитчатых водорослей, целиком погруженных в воду, потребность в дифференциации клеток остается очень малой. Это объясняется тем, что все клетки находятся в равных условиях. Каждая клетка в одинаковой мере сохраняет доступ к питательным веществам и свету и имеет самостоятельный обмен веществ. Отсутствует также необходимость в добавочных скелетных структурах, так как вода, в которую погружены водоросли, поддерживает их. В составе тела большинства водорослей имеются лишь два-три типа клеток (если не считать клетки, обеспечивающие размножение), и только у наиболее крупных и сложноорганизованных морских водорослей число различных типов клеток увеличивается до десятка.

**Способность к длительному нарастанию.** Прикрепленный образ жизни, линейный рост и обильное ветвление повлекли за собой еще одну характерную особенность растений — способность к длительному нарастанию с образованием новых клеток и органов. Если у высших животных довольно рано формируются зачатки всех органов и особь быстро достигает предельных размеров, то у растений рост и образование новых органов часто длятся сотни лет. В этом смысле растения обладают *открытой системой роста*.

В связи с длительным нарастанием в длину у растений дифференцируются клетки, берущие на себя функцию образования новых клеток.

Образовательные клетки у водорослей могут располагаться по-разному. У одних они находятся в *апексах* (лат. apex — вершина, верхушка) талломов и поддерживают *апикальный (верхушечный) рост*; у других они расположены у основания таллома, и тогда происходит *интеркалярный* (лат. intercalare — вставленный), или *вставочный*, рост (рис. 8).

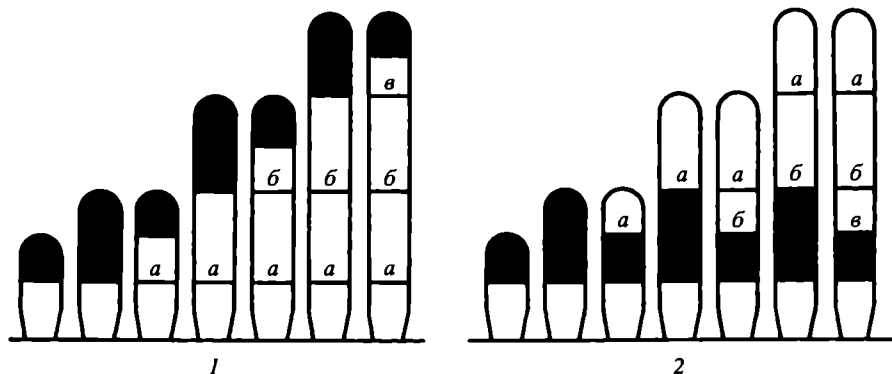


Рис. 8. Схема апикального (1) и интеркалярного (2) роста. Образовательные клетки черные; буквами показана последовательность отложения клеток

Апикальное нарастание имеют водоросли диктиота и сфацелария (рис. 9). У них на конце каждого ответвления находится единственная образовательная *верхушечная клетка*, путем деления которой образуются все остальные клетки данного ответвления. У более сложных форм на верхушках органов имеются образовательные ткани — *меристемы* (греч. meristós — делящийся), составленные целыми группами образовательных клеток.

**Типы ветвления.** Ветвление — один из важнейших способов увеличения размеров тела. Сопоставление талломов диктиоты и сфацеларии позволяет уяснить различие между главными типами ветвления (см. рис. 9). У диктиоты деление верхушечной клетки параллельно ее основанию ведет к наращиванию таллома в длину. Если же эта клетка разделится параллельно оси таллома, то возникнут две верхушечные клетки, каждая из которых в дальнейшем будет наращивать свою часть таллома. В результате таллом *вилчато* или *дихотомически* (греч. di, dicho — дважды и tomé — разрезание) разветвится. Образуется развилка из двух одинаковых ветвей (осей) второго порядка, которые затем могут подобным образом дать начало ветвям (осям) третьего порядка и т.д.

Поскольку оси подчиненного порядка в описанном случае закладываются на самой верхушке материнской оси, такое ветвление называют *верхушечным*. При верхушечном ветвлении материнская ось может дать начало сразу трем (*тритомиа*) или нескольким (*политомиа*) осям.

У сфацеларии ветвление таллома идет другим путем. На главной оси, несколько отступая от ее окончания, возникают боковые выросты, которые дают начало боковым осям. Каждая из боковых осей, в свою очередь, способна образовать свои боковые оси. Такое ветвление носит название *бокового* ветвления.

При боковом ветвлении новые меристематические верхушки, дающие начало боковым ветвям, закладываются ниже главной верхушки, не затрагивая ее собственной способности к дальнейшему нарастанию. Вновь возникающие боковые ветви подчи-

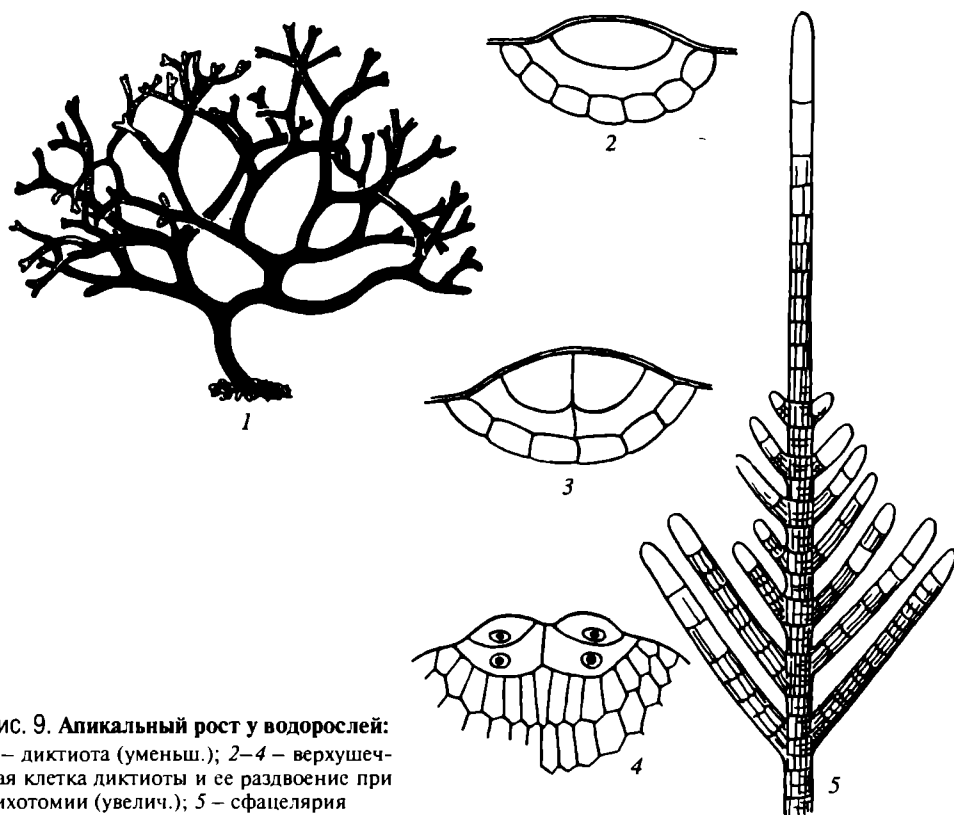


Рис. 9. Апоикальный рост у водорослей:  
1 — диктиота (уменьш.); 2—4 — верхушечная клетка диктиоты и ее раздвоение при дихотомии (увелич.); 5 — сфациллария

нены материнской, главной оси. При таком способе потенциальные возможности ветвления и образования систем органов гораздо более обширны и биологически выгодны.

У сфацилларии заложены и дальнейшее развитие боковых ответвлений происходят в направлении от основания к верхушке главной оси. Такой порядок возникновения и развития органов носит название *акропетального* (греч. *ákron* — вершина и *peto* — устремляюсь) — распространяющегося кверху, в отличие от *базипетального* (греч. *básis* — основание) — распространяющегося к основанию, при котором развитие идет от верхушки к основанию.

У низших растений описанные типы ветвления, видимо, возникали многократно и независимо друг от друга в различных линиях эволюции. Высшие растения, как предполагают, произошли от водорослеподобных предков, обладающих дихотомическим ветвлением талломов. Следовательно, у высших растений дихотомическое ветвление осевых органов (корней и стеблей) надо считать первичным. В процессе эволюции у высших растений развилось боковое ветвление. Только у некоторых более

примитивных высших растений (плауновых, некоторых папоротников) сохранился древний дихотомический тип ветвления.

Переход от верхушечного к боковому ветвлению можно рассматривать как проявление общей закономерности эволюции живых существ — дифференциации. При боковом ветвлении главная ось и боковые оси неравноценны по строению и функциям.

Предполагают, что переходным типом между дихотомией и боковым ветвлением является *анизотомия* (греч. an — отрицание и isos — одинаковый), при которой две равнозначные оси дихотомического ветвления развиваются неодинаково: одна из них продолжает расти, а другая останавливается в росте и отклоняется вбок (рис. 10), причем такой процесс перерастания (*переве́ршинивания*) повторяется.

В результате одного или нескольких ветвлений образуется система осей (талломов, корней, побегов), находящихся между собой в той или иной степени подчинения.

При боковом ветвлении различают два типа систем осей: *моноподиальную* (греч. mónos — единственный и podós — нога, побег, ось) и *симподиальную* (греч. sym — вместе).

В составе моноподиальной системы каждая ось представляет собой *моноподий*, т.е. *результат* (след) *работы одной верхушечной меристемы* (см. рис. 10). В составе симподиальной системы формируются *симподии*, или *составные оси*, как *результат переве́ршинивания*, т.е. перерастания материнской оси дочерними. У высших растений моноподиальными и симподиальными могут быть как корневые системы, так и системы побегов. На рис. 10 показаны варианты обеих систем побегов. Подробнее они будут рассмотрены в подразд. 3.3.4.3; 3.3.4.4.

**Дифференциация тела растений в связи с выходом на сушу.** Важнейшим поворотным событием в морфологической эволюции растительного мира был выход расте-

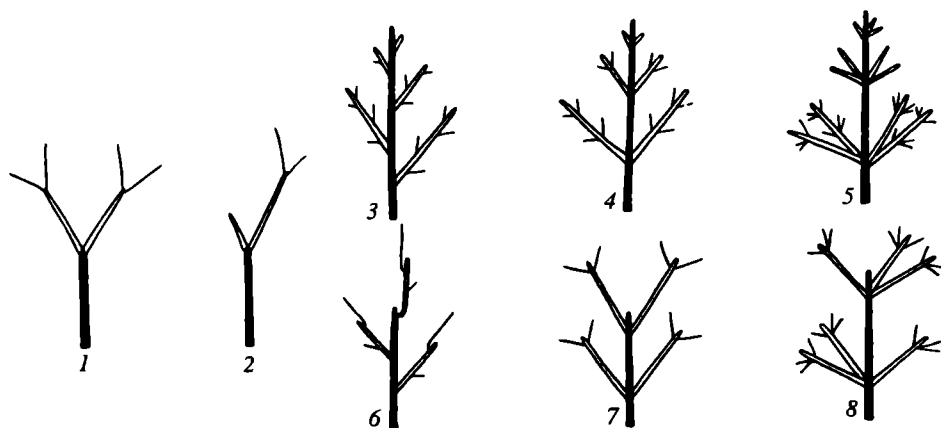


Рис. 10. Типы ветвления и системы осей:

ветвление: 1, 2 — верхушечное; 3–8 — боковое; системы осей: 1 — изотомная; 2 — анизотомная; 3–5 — моноподиальная с очередным (3), супротивным (4) и мутовчатым (5) расположением осей подчиненного порядка; 6–8 — симподиальная (6 — монохазий; 7 — дихазий; 8 — плейохазий)

ний на сушу, т.е. приспособление крупных многоклеточных форм к жизни в почвенно-воздушной среде, что означало возникновение высших растений.

До этого сушу уже населяли различные виды водорослей, бактерий и грибов. Однако различие между этими низшими организмами и громадным большинством высших растений состоит в том, что низшие организмы живут или в воде, или в воздушной среде, насыщенной парами воды, а при наступлении засухи теряют воду и настолько пересыхают, что впадают в состояние скрытой жизни, или *анабиоза* (греч. *anabiosis* — возрождение, оживление). Таким образом, у низших наземных организмов водный обмен не стабилизирован, и интенсивность их жизненных процессов целиком зависит от наличия влаги в окружающей среде. Эти растения можно назвать *пойкилогидрическими* (греч. *poikilos* — разный и *hydor* — вода).

Напротив, высшие растения стабилизировали содержание воды внутри своего тела и стали относительно независимыми от колебания влажности в почве и атмосфере (*гомойогидрические* растения: греч. *homoios* — равный, сходный).

Выход на сушу потребовал приспособления к совершенно новым условиям и дал мощный толчок к перестройке всей организации растения. Тело растения оказалось разделенным на две части — подземную и надземную — с разными функциями. Подземная часть обеспечила почвенное питание (всасывание воды и растворенных в ней веществ), а надземная часть — фотосинтез. Вместе с тем органы, расположенные в почве, потеряли возможность фотосинтеза, а надземные органы потеряли непосредственную связь с почвенной влагой. Разделение функций повлекло за собой возникновение специализированных групп клеток — тканей (проводящих, покровных, скелетных и др.).

**Возникновение органов.** Морфологическую эволюцию высших растений с большой достоверностью воссоздали на основе анализа современных и вымерших организмов. Особенно помогло изучение ископаемых остатков риниофитов — первенцев наземной флоры, которые жили более 400 млн лет тому назад — в силурийском и девонском периодах.

Риниофиты (или псилофиты) были подробно изучены после нахождения в 1912 г. в Шотландии (а позднее и в других местах) прекрасно сохранившихся остатков ринии и некоторых других представителей этой группы растений. Найденный материал позволил восстановить не только общий облик растений, но и внутреннее строение вплоть до особенностей организации тканей и клеток.

Риния представляла собой небольшое травянистое растение (см. рис. 5, а). Ее цилиндрические органы ветвились дихотомически и имели верхушечное (апикальное) нарастание. Одни из этих органов простирались на поверхности влажной почвы и поглощали воду волосковидными выростами — ризоидами; другие росли вертикально; некоторые из них оканчивались *спорангиями* (греч. *spora* — семя, посев и *angéion* — сосуд).

Риния еще сохраняла сходство с водорослеобразными предками. У нее не было ни листьев, ни стеблей, ни корней — все эти органы возникли позднее. Не было у ринии и почек — меристематических кончиков побегов, защищенных зачатками листьев.

Цилиндрический осевой орган риниофитов получил особое название — *телом* (греч. *telós* — конец, отдельность, подразделение). Телом имел внутреннее строение,

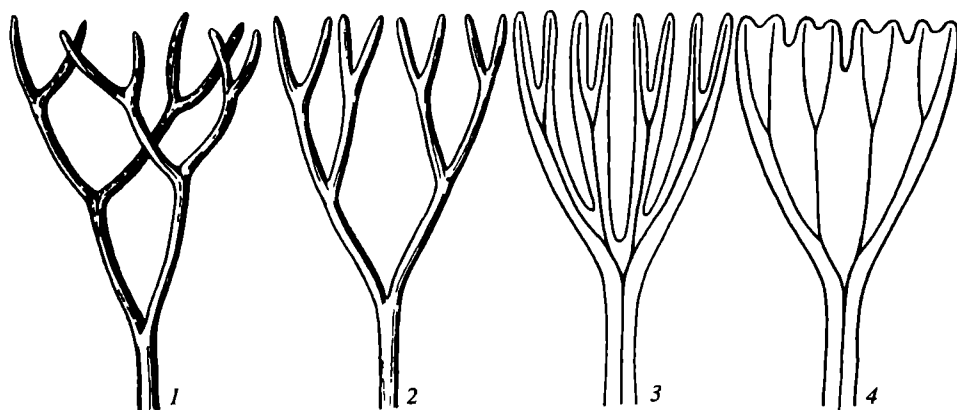


Рис. 11. Схема возникновения плоского листа из группы теломов:

1–4 – последовательные этапы

вполне характерное для сухопутных растений. Он был покрыт эпидермой (кожицей) с типичными устьицами. В центре имелись проводящие ткани, а между ними и эпидермой залегала хлорофиллоносная ткань, способная к фотосинтезу (см. рис. 5, а, поз. 2).

В ходе дальнейшего приспособления к наземной жизни от риниофитов произошли растения, обладавшие побегами и корнями.

Возникновение побега, т.е. стебля, с расположенными на нем листьями и почками, из совокупности теломов убедительно прослежено на серии многочисленных ископаемых остатков вымерших растений. На рис. 11 показано, как по современным представлениям плоские ассимилирующие листья в ходе эволюции возникли из групп цилиндрических теломов путем их расположения в одной плоскости срастания (это срастание надо понимать лишь как фигуральное выражение, так как у каждой новой формы, уклонившейся от предковой, в онтогенезе формировались органы уже «объединенные», вовсе не шло всякий раз буквальное срастание элементарных частей). У ряда современных папоротников можно найти примитивное дихотомическое жилкование, подтверждающее описанный процесс возникновения листьев (рис. 12). Стебли с их сложной проводящей системой, видимо, также возник-

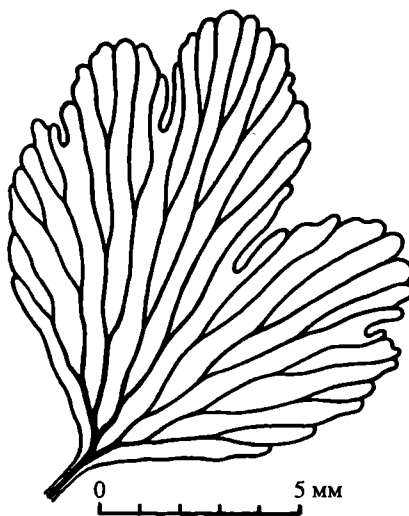


Рис. 12. Сегмент листа папоротника (*Adiantum*) с дихотомическим жилкованием

ли из системы теломов. Таким образом, весь листостебельный побег образовался в результате интеграции (объединения) групп теломов и разделения функций между цилиндрическими осевыми органами (стеблями) и плоскими боковыми органами (листьями). Стебель сохранил способность к длительному верхушечному нарастанию, а листья эту способность потеряли. У многих современных папоротников листья могут длительно нарастать своей верхушкой, а у некоторых даже ветвиться в течение многих лет. Листья папоротников вследствие многих особенностей, отличающих их от листьев прочих растений, называют вайями.

Возникновение *почек* — замкнутых вместилищ верхушечных меристем, защищенных листовыми зачатками и почечными чешуями, имело огромное значение для успешного завоевания суши высшими растениями. Благодаря защищенности меристем в почках побеги смогли лучше сохранять способность к нарастанию и ветвлению в условиях резких колебаний температуры и влажности во внешней среде.

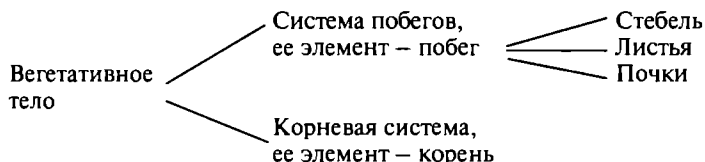
Параллельно с дифференциацией надземного побега шла эволюция корня. Предполагают, что корни произошли из теломов, простертых на поверхности почвы, а затем углубившихся в нее. Сохранив характер осевых цилиндрических органов, корни развили громадную поверхность соприкосновения с частицами почвы путем многократного ветвления и образования корневых систем.

**Основные органы высшего растения.** Вообще под органом (греч. *organón* — орудие, инструмент) понимают часть организма, имеющую определенное строение и выполняющую определенные функции. Современные растения, особенно покрытосеменные, поражают необыкновенным разнообразием форм. Однако самые разнообразные органы — стебли и листья деревьев и трав, клубни, колючки, чешуйки и луковицы — можно рассматривать как видоизменения основных органов.

Идею существования основных органов растений и их видоизменений впервые в конце XVIII в. отчетливо сформулировал великий поэт и философ, один из основателей научной морфологии растений И.В. Гёте. В XIX в. ботаники пришли к убеждению, что основными вегетативными органами следует считать стебель, лист и корень («железная триада» органов). После утверждения в биологии эволюционной теории Ч. Дарвина (1859) ботаники пытались решить вопрос об эволюционном происхождении этих органов. Однако единого мнения не было: одни считали, что первичным был стебель, а остальные органы произошли от него; другие полагали, что первичным был лист. Только в XX в. на основании новых фактов, в частности после изучения риниофитов и других ископаемых групп, стало ясно, что корень, стебель и лист не были первичными: все они параллельно возникли из осевых дихотомически разветвленных недифференцированных теломов.

*Основными вегетативными органами целесообразно считать только два — побег и корень.* Они соответствуют основной первоначальной дифференциации тела наземных растений, осваивавших две смежные среды — почвенную и воздушную. Побег (а не стебель и лист по отдельности) считают основным органом, потому что, во-первых, все элементы побега возникают онтогенетически из единого массива меристемы и друг без друга существовать не могут, и, во-вторых, стебель, листья и почки имеют

общее эволюционное происхождение от системы теломов. Однако это не препятствует представлению о расчленении взрослого побега на ось (стебель) и листья, различающиеся по структуре и функциям и понимаемые как органы побега, т.е. как бы органы второго порядка. Таким образом, расчленение тела высшего растения можно представить так:



**Полярность.** Полярностью называют различие между противоположными точками (полюсами) организма, органа или отдельной клетки. Такое различие проявляется не только во внешнем строении, но и в физиологических функциях, например в образовании, передвижении и накоплении различных веществ. Морфологическая (структурная) и физиологическая полярности теснейшим образом связаны между собой и друг друга обуславливают. В зависимости от эволюционного уровня развития того или иного организма полярность может проявляться в более простой или в очень сложной форме.

Хламидомонада (см. рис. 4) в связи с ее подвижностью обладает передним и задним полюсами. У прикрепленных водорослей полярность носит характер очень типичный для растений вообще – различие между основанием и верхушкой (апикальным и базальным полюсами).

Наибольшей сложности полярность достигает у высших растений, приспособленных к жизни в воздушно-почвенной среде. Она проявляется в расчленении тела на побеги и корни, в различии морфологии и физиологии между основанием и верхушкой отдельного органа, в способности к восстановлению утраченных частей (регенерации) и т.д.

Многие вещества синтезируются в определенных тканях, и их передвижение происходит по проводящим путям полярно, т.е. в определенном направлении. Например, ауксины образуются в верхушке побега и отсюда, перетекая к его основанию (базипетально), возбуждают деятельность камбия, но подавляют прорастание боковых почек. Накапливаясь в определенных местах, они способны вызвать образование корней. Эти особенности настолько глубоко заложены в наследственной природе организма, что не меняются даже при изменении окружающих условий. В одном из опытов два одинаковых стеблевых черенка ивы были подвешены в темном влажном помещении, но повернуты по-разному (морфологическим основанием вверх или вниз). У обоих черенков корни развились на морфологически нижнем конце, а боковые побеги – на морфологически верхнем (рис. 13). Однако во многих случаях окружающие условия могут вызвать сдвиги в проявлении полярности, особенно у низших организмов. Например, в одном из опытов клетки, изолированные из ветвистой нит-



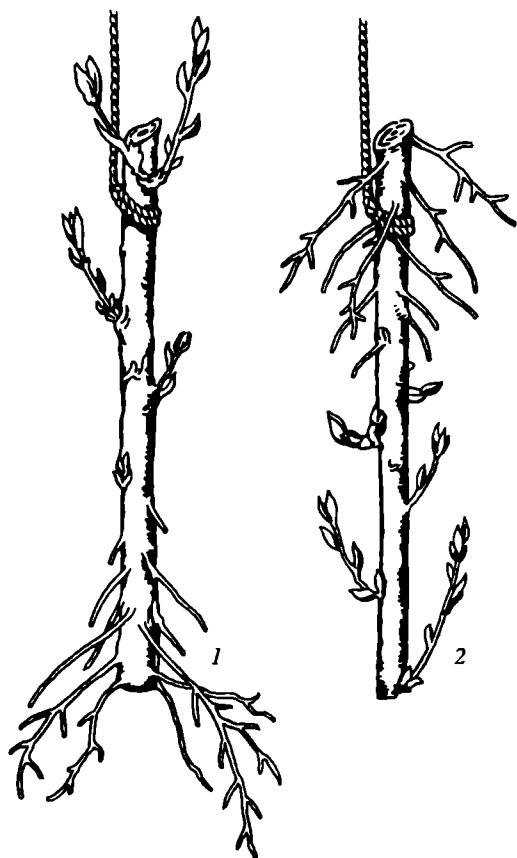


Рис. 13. Проявление полярности у черенков ивы: 1 — нормально ориентированный черенок; 2 — черенок, находившийся в перевернутом состоянии

чатой водоросли кладофоры (см. рис. 4, поз. б) и подвергнутые центрифугированию (быстрому вращению), изменившему направление силы тяжести, сменили положение апикального и базального полюсов.

**Симметрия.** Если полярность проявляется в основном вдоль оси организма или отдельного органа, то симметрия проявляется в расположении боковых (по отношению к оси) частей.

Под симметрией понимают такое расположение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает предмет на две зеркально подобные половины. У растений симметрия проявляется как во внутреннем, так и во внешнем строении органов, в расположении боковых органов по отношению к оси материнского органа. Например, листья располагаются симметрично относительно стебля, а боковые корни — относительно того корня, на котором они возникли. Однако явление симметрии можно понимать и более широко, включая повторяемость структур вдоль органа. Так, вдоль побега повторяются метамеры — междоузлия и узлы с отходящими от них листьями.

Метамерию можно считать проявлением продольной симметрии побега.

В зависимости от того, сколько плоскостей симметрии можно провести через растение или его часть, различают типы симметрии.

Осевые органы (стебли, корни), имеющие форму цилиндра, обладают *радиальной* симметрией, так как через ось органа можно провести три или более плоскостей симметрии. Цветки, обладающие радиальной симметрией, называют *актиноморфными*.

При *билатеральной* (лат. bi — дву и latus — сторона) симметрии через растение или его часть можно провести только две взаимно перпендикулярные плоскости симметрии. Примером могут служить плоские побеги некоторых кактусов (опунции и др.). Билатеральной симметрией обладают также лентовидные слоевища диктиоты (рис. 9, поз. 1) и зародыши двудольных растений (рис. 70).

При *моносимметрическом* строении через растение или его часть можно провести только одну плоскость симметрии. Чаще всего такой тип осуществляется при *дорсовентральном* строении, когда различают *дорсальную* (лат. *dorsum* – спина) и *вентральную* (лат. *venter* – брюхо) стороны. Таковы листья, у которых верхняя и нижняя стороны различаются по ряду внешних и внутренних признаков.

Органы, растущие горизонтально, т.е. обладающие *плагитропным* (греч. *plagio* – наклонный, косой и *trópós* – направление) ростом (например, боковые ветви деревьев, стелющиеся побеги трав), также моносимметричны. В отличие от них вертикально растущие *ортотропные* (греч. *ortós* – прямой) побеги чаще всего обладают радиальной симметрией.

Моносимметрическими могут быть цветки, называемые *зигоморфными* (греч. *zygón* – соединение, ярмо), а также зародыши однодольных растений.

*Асимметричны*, т.е. лишены всяких плоскостей симметрии, некоторые листья, например вяза, бегоний.

Общие закономерности прогрессивного усложнения растений изложены очень кратко. В последующих главах они будут раскрыты при описании клетки, тканей, органов и целостных растительных организмов, т.е. на разных уровнях организации.

Более глубокий анализ эволюционных преобразований в растительном мире проводится на большом конкретном материале в курсе систематики растений и, наконец, в курсе дарвинизма.

### ОСНОВЫ АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

---

#### 2.1 ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

##### 2.1.1 Общее понятие о клетке

**История изучения клетки.** История изучения клетки тесно связана с развитием микроскопической техники. Первые линзы, увеличивающие объекты, отшлифовал в XIII в. английский естествоиспытатель Роджер Бэкон. В 1590 г. отец и сын Янсены путем соединения двух линз изобрели первый оптический прибор. Известный астроном Галилео Галилей (1564–1642) по заказу военных в 1610 г. изготовил впервую подзорную трубу. Одну из них он подарил ученым. С помощью ее в 1624 г. Фредерико Чэзи рассмотрел первые биологические объекты. После усовершенствования этого прибора Фабером Ф. Чэзи наблюдал строение папоротников, увидел сорусы, спорангии и споры. Споры и стали первыми в истории науки живыми клетками, которые удалось рассмотреть человеку.

В результате исследования возможностей микроскопа в лаборатории известных физиков Бойля и Мариотта молодой Роберт Гук установил, что многие организмы состоят из ячеек, которые он в 1765 г. назвал клетками (*cellula*). В действительности он наблюдал лишь клеточные оболочки особой растительной ткани – пробки.

В 1667 г. М. Мальпиги и Н. Грю на заседании Лондонского Королевского ботанического общества доложили о том, что растительные клетки неоднородны: среди них есть пузырьки, волокна и трубочки. Растительная масса состоит из этих сложно переплетенных элементов и под микроскопом напоминает текстильные ткани. На этом основании Н. Грю предложил термин «ткань» и обосновал положение о том, что органы растений имеют всегда определенное, типичное для них анатомическое строение.

В 1672 г. А. Левенгук опубликовал книгу «Тайны природы, открытые А. Левенгуком», в которой он описал бактерии, эритроциты, сперматозоиды, простейших, клетки различных тканей. Его микроскопы увеличивали в 270 раз и имели разрешающую способность в 1,4 мкм.

Близкие современным по техническому решению микроскопы появились благодаря работам Л. Эйлера, создавшего теорию устройства, и Н. Фусса, сделавшего расчеты для конструирования линз. Первую модель микроскопа такого типа сделал Эпинус в 1784 г. в Петербурге. Однако массовое производство их началось лишь в 30-е

годы XIX в., главным образом, в Вене и Берлине. С появлением большого числа микроскопов учение о клетке стало развиваться более интенсивно.

В 1807 г. Г. Линк (1761–1851) ввел понятие о *паренхиматических* (греч. *para* – равный и *enchima* – начинка) и *прозенхиматических* (греч. *pros* – сверх, возле). В первую группу он объединил клетки шаровидные, полиэдрические (изодиаметрические) или слегка призматические, во вторую – более или менее длинные, с заострёнными концами. В 1831 г. английский физик Роберт Броун (1773–1858) описал клеточное ядро, в 1820 г. немецкие ботаники Хуго фон Моль (1805–1872) и Герман Гельригель (1803–1861) назвали живое содержимое клетки *протопластом* (греч. *protos* – первый и *plastos* – вылепленный, оформленный) и разграничили постенную протоплазму и вакуоль с клеточным соком. В 1836 г. Г. Валентин открыл ядрышко. Знания о клетке стали принимать вид теории.

В результате обобщения исследований о строении клеток растений и животных немецкие ученые ботаник Маттиас Шлейден (1804–1881) и зоолог Теодор Шванн (1810–1882) сформулировали первые положения клеточной теории.

1. Все растительные и животные организмы состоят из клеток.

2. Организм – сумма составляющих его клеток. Основа его питания и роста – в их жизни. Дальнейшее развитие клеточная теория получила в трудах немецкого патологоанатома Рудольфа Вирхова. Положение Вирхова «всякая клетка от клетки» демонстрировало онтогенетический аспект клеточной теории. Одновременно оно подтверждало единство строения всех организмов, что способствовало разработке эволюционных аспектов теории. Р. Вирхов впервые указывал на гормональную регуляцию в системах клеток и организмов в целом, отмечал, что клетки влияют друг на друга, но каждая из них выполняет собственную работу.

Во второй половине XIX в. клеточная теория пополнилась новыми фактами и понятиями. Рудольф Келликер (1817–1905) в 1862 г. термином цитоплазма обозначил протопласт без клеточного ядра. Были описаны органеллы клетки, видимые в световой микроскоп: пластиды открыты в 1835 г. А. Шимпером, митохондрии обнаружены в 1884 г. В. Флеммингом, аппарат Гольджи описан его создателем в 1898 г. (это открытие было удостоено Нобелевской премии в 1906 г.).

Развитие клеточной теории было связано также с уточнением химического состава клеток (в 1869 г. Ф. Мишер открыл нуклеотиды, А. Коссель – ДНК), способов их деления (митоз первым описал профессор Московского университета И.Д. Чистяков, 1843–1877), процессов гормональной регуляции в клетках и во всем организме. Был доказан принцип преемственности ядерных структур (хромосом) при делении клеток и заложены представления о материальных носителях наследственности (генах). Успехи исследований во всех этих направлениях позволили русскому ученому генетику Н.К. Кольцову (1872–1940) сформулировать новый постулат биологии: «Каждая молекула от молекулы». В этом постулате предсказаны принципы редупликации молекулы ДНК. В конце XIX – начале XX в. на базе клеточной теории оформилась новая наука – *цитология* (греч. *kytos* –местилище, клетка), тесно связанная с генетикой и физиологией.

Изобретение в XX в. электронного микроскопа дало возможность ученым исследовать ультраструктуру клеток и обнаружить прежде невидимые в них структуры: плазмалемму (открыта Флори в 1931 г.), эндоплазматическую сеть (обнаружены Портом и Клодтом в 1943 г.), рибосомы (открыты в 1953 г. Робинсоном и Брауном, термин используется с 1958 г.) и т.д.

Революционным событием для многих биологических наук, в том числе и цитологии, стала расшифровка структуры молекул ДНК, сделанная в 1953 г. Уотсоном и Криком. Они подтвердили справедливость представлений о генах как материальных носителях наследственности и дали мощный толчок развитию генетики, биохимии и молекулярной биологии. Была создана модель синтеза белков в клетке, идущего под контролем ядерной ДНК; разработана система циклических реакций дыхания, фотосинтеза и клеточного питания, обеспечивающие клетки энергией и питательными веществами; осознан принцип *компартаментации* (разделения на части — отсеки) протопласта, позволяющий клетке одновременно осуществлять множество разнонаправленных биохимических реакций. Преобладающим подходом в изучении клетки стал структурно-функциональный, сочетающий в себе цитологические, физиологические и биохимические методы исследования. В результате клетка предстала перед учеными как совершенная миниатюрная открытая элементарная структурно-функциональная единица живого, где с минимальными энергетическими затратами в кратчайшие сроки синтезируются разнообразные сложные биологические молекулы. В настоящее время цитология и смежные с ней науки бурно развиваются и в XXI в. несомненно достигнут новых высот как в аспектах теоретической биологии, так и в практике медицины, сельского хозяйства, селекции, генетике и других наук.

**Строение и разнообразие растительных клеток.** Как известно, все организмы на Земле разделяют на два надцарства — *Прокариота* и *Эукариота*. Они отличаются прежде всего строением клеток: у прокариот в отличие от эукариот нет морфологически оформленного клеточного ядра с ядерной оболочкой, настоящих хромосом, пластид и митохондрий, отсутствуют митоз и типичный половой процесс (см. подразд. 1.1). Растения наряду с животными и грибами представляют собой одно из царств эукариотов.

Клетки представителей различных царств, относящихся к Эукариота, имеют определенные сходства и различия. Структурно клетки всех организмов едины. Как любая живая система, они дискретны, т.е. отграничены от внешней среды, и структурированы: имеют определенное внутреннее строение. В то же время клетки организмов разных царств Эукариота имеют ряд специфических черт. К важнейшим отличительным чертам растительных клеток относятся жесткая углеводная оболочка, наличие пластид и крупной центральной вакуоли. Эти особенности возникли как следствие автотрофного питания фотосинтеза (см. подразд. 1.1), и предопределили обилие углеводов в клетке, адсорбционное питание (всасывание воды и поглощение ионов), сильную обводненность протопласта и появление клеточного сока (вакуолей), нейтрализацию отбросов метаболизма (обмена веществ) клетки путем их кристаллизации (переходом из жидкой фазы в твердую) в клеточном соке.

**Протопласт** представляет собой чрезвычайно сложное образование, дифференцированное на различные компоненты, называемые органеллами (или органоидами), которые постоянно в нем встречаются, имеют характерное строение, позволяющее легко отличать их друг от друга, и выполняют специфические функции. К органеллам клетки относятся ядро, пластиды, митохондрии, рибосомы, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, пероксисомы (микротельца), лизосомы. По данным Ф. Клоуса и Б. Джунипера в одной клетке может быть одно ядро, 20–40 пластид, 700 и более митохондрий, 400 диктиосом, 500 тысяч рибосом, 500 млн и более молекул ферментов, представленных 10 тыс. различных типов (рис. 14).

Органеллы погружены в гомогенную *гиалоплазму* (греч. *hialos* – стекло), которая обеспечивает их взаимодействие. Гиалоплазма с органеллами, за вычетом ядра, составляет *цитоплазму* клетки. Количественное соотношение и особенности строения органелл определены специфической направленностью жизнедеятельности той или иной специализированной клетки.

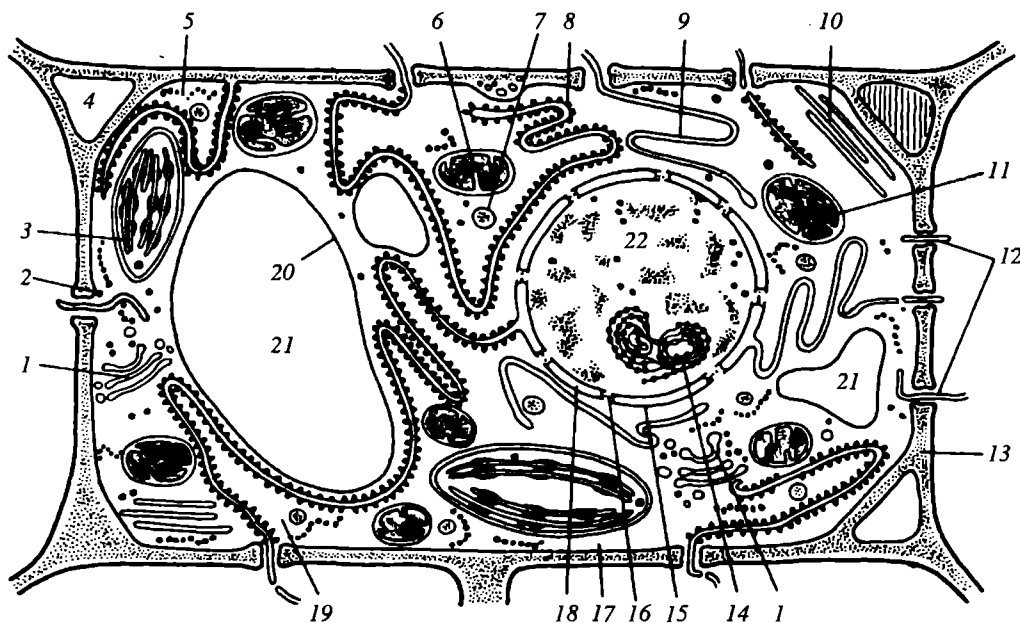


Рис. 14. Современная (обобщенная) схема строения растительной клетки, составленная по данным электронно-микроскопического исследования разных растительных клеток (по Арро-нет, 1974):

1 – аппарат Гольджи; 2 – свободно расположенные рибосомы; 3 – хлоропласты; 4 – межклеточные пространства; 5 – полирибосомы (несколько связанных между собой рибосом); 6 – митохондрии; 7 – лизосомы; 8 – гранулированная эндоплазматическая сеть; 9 – гладкая эндоплазматическая сеть; 10 – микротрубочки; 11 – пластиды; 12 – плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; 13 – клеточная оболочка; 14 – ядрышко; 15, 18 – ядерная оболочка; 16 – поры в ядерной оболочке; 17 – плазмалема; 19 – гиалоплазма; 20 – тонопласт; 21 – вакуоли; 22 – ядро

ДНК, ответственная за хранение и передачу информации, локализована в хромосомах, которые заключены в клеточном ядре, отграниченном двумя мембранами. В ядре содержится также одно или несколько ядрышек — телец, обеспечивающих поддержание постоянного числа рибосом в клетке. Фотосинтез происходит в зеленых пластидах — хлоропластах, аэробное дыхание — в митохондриях. Диктиосомы производят вещества, которые входят в состав клеточной оболочки, и ряд других. Синтез белка осуществляют рибосомы. Эндоплазматическая сеть связывает отдельные участки клетки, а также протопласты соседних клеток благодаря вхождению в состав десмоотрубок плазмодесм.

В протопласте присутствуют также клеточные включения (кристаллы минеральных солей, крахмальные и белковые зерна, капли масла и т.д.) — места сосредоточения веществ временно или постоянно выведенных из процессов метаболизма (соответственно — запасных и отбросов). Растительные клетки обладают специфическим характером роста: путем растяжения. Он обусловлен наличием жесткой оболочки и вакуоли. При таком росте размеры клетки увеличиваются в основном за счет увеличения объема вакуоли, а не цитоплазмы.

В отличие от клеток животных, во время клеточного деления (цитокинеза) у высших растений отсутствуют центриоли, и деление происходит при участии особого образования — *фрагмопласта* (греч. *phragmós* — перегородка и *plastos* — вылепленный, оформленный). Фрагмопласт — нитчатая структура, состоящая из микротрубочек, появляется между дочерними ядрами в телофазе кариокинеза. Она формирует первоначальную перегородку (клеточную пластинку), делящую материнскую клетку надвое. Фрагмопласт вначале имеет веретеновидную форму, а позже, по мере центростремительного роста клеточной пластинки, становится кольцевым.

**Формы и размеры растительных клеток.** Форма клетки обусловлена их ростом, образованием различных утолщений их оболочек в связи с функциями, которые они выполняют, положением в теле растения. Плотнo сомкнутые клетки обычно имеют форму многогранников, определяемую главным образом их взаимным давлением. Обычно многогранник содержит 14 редко одинаковых по длине граней в виде 4–6-угольников. Поэтому на срезах сомкнутые друг с другом клетки обычно имеют вид 4–6-угольников. В теле цветкового растения есть округлые, многогранные, плоские, звездчатые клетки, клетки в виде волокон с разнообразными переходами между ними.

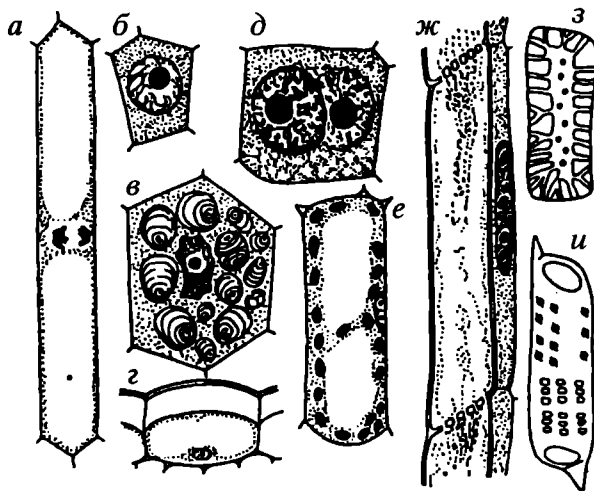
По соотношению длины и ширины клетки подразделяют на паренхимные и прозенхимные. Паренхимные клетки обычно в зрелом состоянии остаются живыми. Это большинство клеток листьев и сочных плодов. При разрастании клеток преимущественно в одном направлении образуются сильно вытянутые прозенхимные клетки. Концы их обычно заострены. Прозенхимные клетки характерны для древесины. К зрелому состоянию протопласт их обычно отмирает.

Из-за наличия жесткой клеточной оболочки форма зрелых клеток растений почти всегда постоянна.

Размеры клеток также разнообразны, как и их форма (рис. 15). Как правило, клетки настолько мелки, что видны только под микроскопом. Диаметр клеток у высших

Рис. 15. Разнообразие клеток высших растений (по Гуляеву, 1965):

*а, б* — меристематические клетки; *в* — крахмалоносная клетка запасящей паренхимы; *г* — клетка эпидермы; *д* — двудерная клетка секреторного слоя пыльцевого гнезда; *е* — клетка ассимиляционной ткани листа с хлоропластами; *ж* — членик ситовидной трубки с клеткой-спутницей; *з* — каменная клетка; *и* — членик сосуда



растений обычно находится в пределах 10–100 мкм (чаще 15–60 мкм). Длина клеток колеблется значительно больше — от сотых долей миллиметра до 100 мм. Так, длина лубяных волокон в стебле рами (растение из семейства крапивных), идущих на изготовление некоторых тонких сортов тканей, достигает иногда до 500 мм. Клетки лубяных волокон льна около 40 мм в длину, крапивы — 80 мм в длину, при этом величина их поперечного сечения остается микроскопической. Поперечник клеток лубяных волокон рами равен 0,04–0,08 мм, т.е. длина наиболее длинных волокон — более чем в 10 000 раз превосходит их поперечный диаметр.

Не смотря на то, что размеры клеток сильно колеблются, они находятся в пределах, характерных для видов растений и типов клеток. Более крупными обычно бывают клетки, запасящие воду и питательные вещества, как, например, паренхимные клетки клубней картофеля, клетки сочных плодов. Клетки мякоти плодов арбуза, снежноягодника настолько крупны, что их можно видеть невооруженным глазом.

У высших растений различают до 80 типов клеток. Число же клеток достигает астрономических величин: в одном лишь листе, например, содержится более 100 млн клеток.

### 2.1.2 Клеточная оболочка

**Общее понятие о клеточной оболочке.** У высших растений лишь немногие клетки лишены клеточной оболочки, например, генеративная клетка и спермии в пыльцевом зерне. Все прочие клетки непосредственно после их образования покрываются оболочкой. Полисахаридная клеточная оболочка с плазмодесмами — неотъемлемый специфический компонент растительной клетки. Она играет большую роль в жизни клетки: обеспечивает прочность и защищает протопласт от повреждений; своим противодействием поддерживает клетку в тургорном (напряженном) состоя-



нии. Благодаря наличию оболочки, растяжение протопласта осмотически активной вакуолью ограничено, а размер и форма клетки, достигшей зрелости, перестают изменяться. Тип клеточных оболочек определяет анатомические особенности тканей. В периферических тканях органов клеточные оболочки содержат вещества, которые защищают лежащие глубже клетки от высыхания. Оболочки обеспечивают такие важные стороны деятельности растительных тканей, как поглощение воды и ионов солей, а также некрупных молекул, транспирацию, транспорт и секрецию веществ.

Совокупность всех клеточных оболочек представляет собой механический остов, который придает растению, не имеющему внутреннего скелета, прочность. Кроме того система оболочек и межклетников между ними обеспечивает передвижение веществ от клетки к клетке и называется *апопластом* (греч. апо — из, от, без и *plastos* — оформленный).

Клеточные оболочки соседних клеток как бы сцементированы между собой *межклеточной*, или *срединной*, пластинкой. Она образуется из клеточной пластинки, которая со временем пропитывается особыми веществами, например, лигнином. Срединная пластинка очень тонкая и неразличима под световым микроскопом. Протопласты соседних клеток разделены между собой *клеточной стенкой*, состоящей из двух клеточных оболочек и срединной пластинкой между ними.

Оболочка, как правило, бесцветна, прозрачна, пропускает солнечный свет. По химическому составу и строению оболочки можно судить о происхождении и функциях клеток разных типов и определить, к каким тканям данные клетки относятся. Именно поэтому внутреннее строение ископаемых растений изучают, в основном, путем исследования оболочек их клеток.

Клеточная оболочка строится непосредственно протопластом и растет, только находясь в контакте с ним. Очень часто клеточная оболочка сохраняется дольше протопласта. Однако гибель протопласта не прекращает существования клетки как структурной единицы организма, поскольку форма клетки благодаря прочной оболочке сохраняется. Поэтому некоторые растительные клетки и после отмирания протопласта выполняют свои функции, особенно проведения растворов и механической опоры. Волокна, трахеиды, членики сосудов, клетки пробки во взрослом состоянии представляют собой одни клеточные оболочки. В основном из оболочек отмерших клеток состоит древесина.

**Химический состав и молекулярная организация оболочки.** Клеточная оболочка построена в основном из *полисахаридов*. По своей роли и нахождению в составе оболочки они подразделяются на скелетные вещества и вещества матрикса.

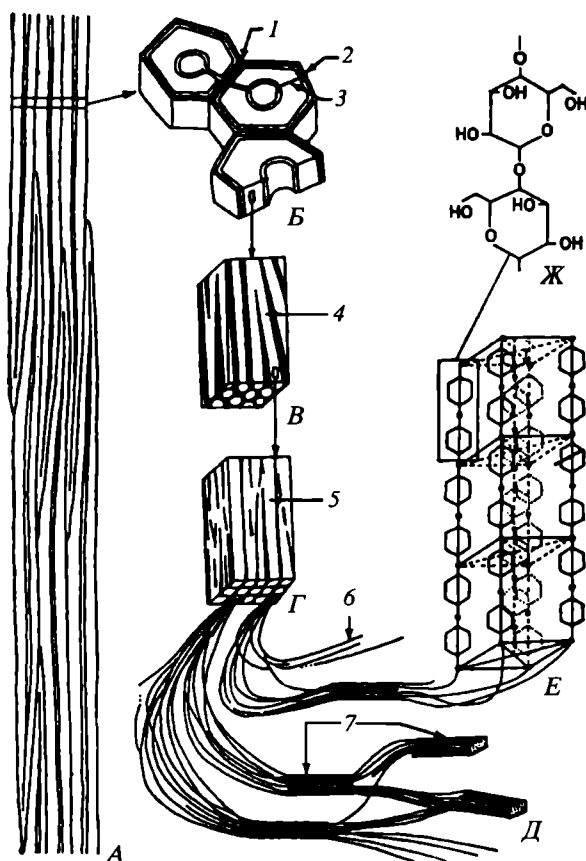
*Скелетным веществом* оболочки высших растений является целлюлоза (клетчатка) —  $\beta$ -1,4-D-глюкан. Это наиболее распространенное вещество биосферы (более половины органического углерода планеты сосредоточено в целлюлозе). Молекулы целлюлозы, представляющие полимерные цепи из многочисленных мономеров: глюкозы, ксилозы, маннозы, могут достигать в длину несколько микрометров. Целлюлоза нерастворима в воде и органических растворителях, не набухает, не растворяется в разбавленных кислотах и даже в концентрированных щелочах.

Обычно молекулы целлюлозы особыми связями собраны по несколько десятков в группы. В результате этого образуются тончайшие (1,5–4 нм), видимые только в электронный микроскоп волокна неопределенной длины – *микрофибриллы*. В определенных частях микрофибриллы молекулы целлюлозы располагаются упорядоченно на близком расстоянии параллельно друг другу, образуя *мицеллы*. Между мицеллами и вокруг их находятся менее упорядоченно расположенные цепи из мономеров, образующие паракристаллические образования. Поэтому целлюлоза обладает свойствами кристаллов. Микрофибриллы создают структурный каркас оболочки, ее «арматуру» и обеспечивают прочность. Они объединяются в более сложные структуры, называемые макрофибриллами, которые различимы уже в световом микроскопе.

Микрофибриллы эластичны и очень прочны на разрыв (сходны со сталью). На основании этих свойств целлюлоза и ее продукты широко используются для производства хлопкового волокна, ацетатного шелка, бумаги, вискозы, бездымного пороха. Макрофибриллы целлюлозы погружены в обладающий свойствами коллоида матрикс (рис. 16).

Рис. 16. Тонкая структура клеточных оболочек (по Эзау, 1980):

А – тяж волокнистых клеток; Б – поперечный срез волокнистых клеток; В – фрагмент среднего слоя вторичной оболочки; Г – фрагмент макрофибриллы; Д – структура микрофибриллы; Е – фрагмент мицеллы; Ж – фрагмент молекулы целлюлозы; 1 – срединная пластинка; 2 – первичная оболочка; 3 – трехслойная вторичная оболочка; 4 – макрофибрилла; 5 – микрофибрилла; 6 – молекула целлюлозы; 7 – мицеллы



По физическим свойствам *матрикс* представляет собой насыщенный водой пластичный гель. Он является сложной смесью полимеров, среди которых также преобладают полисахариды, но с более короткими, чем у целлюлозы, и часто разветвленными молекулами. Цепи матричных полисахаридов заполняют пространство между макрофибриллами целлюлозы и образуют как с ними, так и между собой, многочисленные поперечные (ковалентные и водородные) связи. Это настолько увеличивает прочность клеточной оболочки, что ее иногда сопоставляют с железобетоном или стекловолокном. Матричные полисахариды гидрофильны (греч. гидро — влага и фило — люблю), способны сильно набухать и поглощать много воды. Они обладают высокой проницаемостью растворенных в воде молекул и ионов. По клеточным оболочкам может происходить передвижение веществ от клетки к клетке путем диффузии по градиенту концентрации (пассивный транспорт). По физическим и химическим свойствам полисахариды матрикса делят на две группы: пектиновые вещества и гемицеллюлозы.

*Пектиновые вещества* сильно набухают в воде, некоторые из них в ней растворяются. Они легко разрушаются под действием щелочей и кислот. Содержание пектиновых веществ в оболочках растений колеблется: 0,5–1,5% от сухого веса у древесины, 7–30% у коры, 24% у камбия; в клетках мякоти картофеля их 14%, яблони — 15–25%, свеклы — 25–30%. В первичных клеточных оболочках пектиновых веществ больше, чем во вторичных, например у клеток хлопчатника 9 и 0,7% соответственно. Пектиновые полисахариды бывают в виде кислых и нейтральных веществ. Главную часть пектиновых веществ составляют кислые полисахариды. Наиболее распространенная растворимая в воде пектиновая кислота —  $\alpha$ -1,4-полигалактуроновая кислота (галактуронан) — протопектин. При присоединении к молекулам этой кислоты одного остатка  $\text{CH}_3$  возникает растворимый в воде пектин, а дополнительно  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  — нерастворимые в воде соли — пектаты. У двудольных растений в состав цепей галактуронана входит небольшое число остатков рамнозы. Его обычно называют рамногалактуронаном. Нейтральные пектиновые вещества встречаются реже. Среди них арабиногалактан, арабан и галактан, образованные неокисленными сахарными остатками.

Состав пектиновых веществ меняется с ростом оболочки и возрастом клетки. В матриксе оболочек молодых клеток в большом количестве содержатся кислые полисахариды. В более зрелых клетках к главной цепи полисахаридов присоединяются нейтральные блоки большого молекулярного веса. Это сильно снижает кислотность полигалактуроновой кислоты. Возможно, различие химического состава пектина в растущих и стареющих клетках может отражать изменение функционального значения этого вещества на разных стадиях развития клетки.

*Гемицеллюлозы* в отличие от целлюлозы имеют значительно меньшую степень полимеризации, более высокую растворимость в щелочных растворах, легче подвергаются гидролизу разбавленными кислотами. По сравнению пектиновыми веществами, гемицеллюлозы химически более устойчивы, труднее гидролизуются, слабее набухают в воде. Некоторые из них, например, ксиланы и маннаны, встречаются только в одревесневших клеточных оболочках. Другие — галактаны и арабаны — чаще

обнаруживаются в первичных клеточных оболочках. Разные гемицеллюлозы присутствуют в оболочках голосеменных и цветковых растений: у голосеменных наиболее распространены глюко- и галактоманнаны, у покрытосеменных — ксиланы и ксилоглюканы. Есть гемицеллюлозы, в частности глюкоманнан, в оболочках клеток семян некоторых растений. Это вещество используется растущим молодым растением в качестве запасного. В клеточных оболочках многих тканей гемицеллюлозы составляют большую часть матрикса. Молекулы гемицеллюлозы образуют с пектиновыми веществами многочисленные переходные формы.

В оболочке клеток некоторых тканей помимо гемицеллюлоз и пектиновых веществ откладываются особые вещества, например, аморфный полисахарид *каллоза* у членников ситовидных трубок.

Матричные полисахариды определяют сильную набухаемость оболочки, способность матрикса переходить из геля в золь. Отсюда — высокая проницаемость клеточной оболочки для воды и растворенных в ней молекул и ионов.

Вещества, составляющие основу клеточной оболочки способны адсорбировать ионы солей, растворенных в воде, поэтому клеточная оболочка участвует в минеральном питании клетки, являясь ионообменником.

Помимо полисахаридов в матриксе оболочек многих типов клеток содержатся *неуглеродные компоненты*. Прежде всего — *структурные белки*, главным образом, гликопротеиды. Они участвуют в создании специфичной архитектоники клеточной оболочки, возможно, образуют белково-углеводные комплексы, которые фиксируют полисахаридные цепи в определенном положении и обеспечивают их ориентацию. Найдены в клеточной оболочке также белки, обладающие ферментными свойствами.

*Лигнин* (лат. lignum — древесина) имеет ароматическую природу, сложное химическое строение: его молекулярный вес — 11 000. В клеточной оболочке он играет роль аморфного инкрустирующего вещества, заполняющего межфибриллярные промежутки. Благодаря этому лигнин определяет одревеснение и обеспечивает снижение эластичности, проницаемости для воды, повышает прочность на сжатие и твердость. У некоторых древесных растений в ксилеме содержится до 25–30% лигнина.

*Кремнезем, оксалаты и карбонаты кальция* придают оболочке твердость и хрупкость (они снижают, кроме того, поедаемость листьев и стеблей животными).

*Гидрофобные полимеры* (от греч. hydór — вода и phobos — боязнь) — *воск, кутин и суберин* (от лат. suber — пробка). Суберин и кутин близки по химическому составу и представляют собой сложные жирные кислоты. Суберин находится в клеточной оболочке в аморфном виде и является инкрустирующим веществом. Во вторичной оболочке он образует особый субериновый слой, так называемую субериновую пластинку. Клетки, имеющие пропитанные суберином оболочки, принимают участие в регулировании водно-теплового режима растения, препятствуют излишнему испарению воды и не допускают перегрева, например, клетки пробки. Гидрофобные полимеры образуют самостоятельные слои, лежащие отдельно от основной гидрофильной части и значительно замедляют или полностью предотвращают диффузию через оболочку газов, воды и других веществ.

Кутин и суберин откладываются вместе с воском — сложным эфиром жирных кислот: кутин — в виде пленки — кутикулы (от лат. *cuticulus* — кожа), покрывающей только наружную поверхность клеток кожицы — эпидермы; суберин — в виде пленки, покрывающей внутреннюю поверхность клеток. Суберин и воск в этих клетках чередуются в виде тончайших (толщиной с плазмалемму) слоев. Субериновая пленка практически непроницаема для воды и газов, поэтому после ее образования протопласт клеток отмирает. Воск не только обеспечивает барьерные свойства кутикулы и субериновой пленки. Он часто откладывается в кристаллической форме на поверхности надземных частей растения, образуя восковой налет, например, на поверхности плодов сливы и винограда. Кристаллы воска имеют форму зерен, стерженьков, пластинок, трубочек очень мелкого размера, видимых только в электронный микроскоп. Они снижают испарение воды с поверхности надземных органов растения.

**Возникновение полисахаридной клеточной оболочки.** Данное явление в ходе эволюции обусловлено у растений появлением фотосинтеза. Образованные в ходе фотосинтеза излишки углеводов стали выноситься за пределы плазмалеммы и группировались особым образом, формируя оболочку. Появление клеточной оболочки стало одним из важнейших ароморфозов в ходе исторического развития организмов, обусловившим разделение их на два самостоятельных царства: Растения и Животные.

В онтогенезе растения все полимеры клеточной оболочки синтезируются протопластом самой клетки. Основную роль в образовании оболочки играют аппарат Гольджи и плазмалемма. Уже в цистернах диктиосом, а позднее — в пузырьках Гольджи синтезируются полисахариды матрикса, структурные белки и лигнин. Пузырьки Гольджи с предшественниками лигнина и гликопротеидов двигаются к плазмалемме, ограничивающая их мембрана встраивается в плазмалемму, содержимое — изливается в оболочку.

Синтез и кристаллизация целлюлозы, образование и ориентация микрофибрилл, как правило, осуществляется плазмалеммой. Но необходимые для этого ферменты и, возможно, предшественники транспортируются к ней пузырьками Гольджи. Образованные плазмалеммой микрофибриллы накладываются друг на друга параллельно ей изнутри. В ориентации микрофибрилл большая роль принадлежит микротрубочкам.

На плазмалемме происходит синтез каллозы. Пока не выяснено, какие органеллы участвуют в синтезе кутина, воска, суберина.

В зависимости от строения и функции клеток оболочки их различны по химическому составу и строению. Различают оболочки первичные и вторичные.

**Первичные оболочки.** Оболочки делящихся и растущих клеток называют первичными. Они содержат много воды (60–90%). В сухом веществе преобладают матричные полисахариды (60–70%). У двудольных растений пектиновых веществ и целлюлозы поровну, у однодольных в основном гемицеллюлозы. Содержание целлюлозы в этих оболочках не превышает 30%, структурного белка — 10%; лигнина нет.

Матрикс первичной оболочки пластичный, микрофибриллы в нем лежат свободно, связаны между собой непрочной и могут скользить относительно друг друга при росте оболочки. Микрофибриллы, например, в coleoptile занимают всего 2,5% объ-

ема клеточной оболочки. Соотношение между матриксом и кристаллическими целлюлозными элементами значительно варьирует в зависимости от вида растения, характера ткани и возраста оболочки. Так, в первичной клеточной оболочке колеоптиля овса содержится 42% целлюлозы, 38% гемицеллюлоз, 8% пектинов и 12% белка.

Первичная оболочка очень тонкая, 0,1–0,5 мкм, легко проницаемая для растворенных веществ. Для многих клеток отложение первичной оболочки прекращается одновременно с окончанием роста клетки. Такие клетки имеют тонкую оболочку до конца жизни. Связаны такие клетки между собой и с окружающей средой плазмодесмами.

*Плазмодесмы* (греч. *desmós* – связка) – тончайшие цитоплазматические нити или каналы, пересекающие оболочку смежных клеток. Впервые они были описаны в 1881 г. И.Н. Горожанкиным (1848–1904), затем Страсбургером, Саксом и др. Число плазмодесм на одну клетку колеблется в зависимости от возраста, размера, типа клетки, но всегда очень велико – от нескольких сотен до нескольких тысяч. Обычно плазмодесмы бывают собраны в группы по несколько десятков и образуют так называемые *плазмодесменные* или *первичные поровые поля* – относительно тонкие участки первичной оболочки.

Строение и образование плазмодесм было изучено только с помощью электронного микроскопа. Плазмодесмы возникают при делении клетки. В отличие от животной клетки, цитоплазма которой делится обычно простой перетяжкой, во время деления растительной клетки в плоскости, перпендикулярной длинной ее оси, выстраиваются пузырьки аппарата Гольджи, ориентируемые волокнами фрагмопласта (рис. 17, 18). Многие пузырьки сливаются, образуя клеточную пластинку, растущую центробежно. Между другими сохраняются участки, в которых цитоплазма дочерних клеток не разделена. Это – будущие плазмодесмы (рис. 19). Стенки канала плазмодесмы выстланы плазмалеммой, формирующейся при слиянии пузырьков Гольджи. Диаметр канала составляет всего 30–60 нм. Плазмалемма плазмодесменного канала, непрерывна с плазмалеммой соседних клеток. В центре плазмодесмы проходит десмотрубка (центральный стержень плазмодесмы). Обычно это – часть эндоплазматического ретикулума, связывающая протопласты обеих клеток. Между центральным стержнем и плазмалеммой в канале находится гиалоплазма, непрерывная с гиалоплазмой соседних клеток. В ней нет рибосом. В результате протопласты соседних клеток не полностью изолированы друг от друга плазмалеммой и клеточной стенкой, а сообщаются по каналам плазмодесм. По ним путем диффузии происходит межклеточный транспорт ионов и мелких молекул (аминокислот, сахаров, АТФ), происходит гормональная регуляция в организме.

Плазмодесмы обнаружены за редким исключением между всеми живыми клетками растений. Поэтому протопласты клеток в растительном организме образуют единое целое, называемое *симпластом*. Транспорт веществ, осуществляемый через плазмодесмы, получил название *симпластического* в отличие от апопластического, когда вещества передвигаются по клеточным оболочкам, межклеточному веществу и межклетникам, не заходя внутрь клеток.

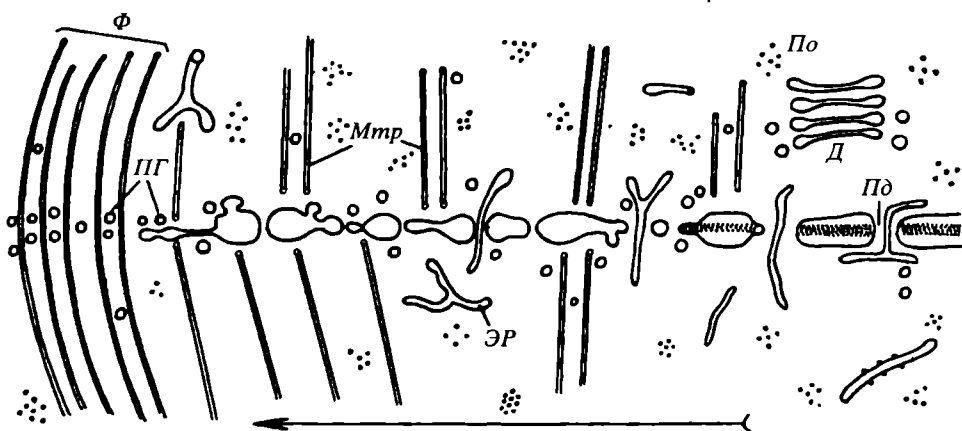
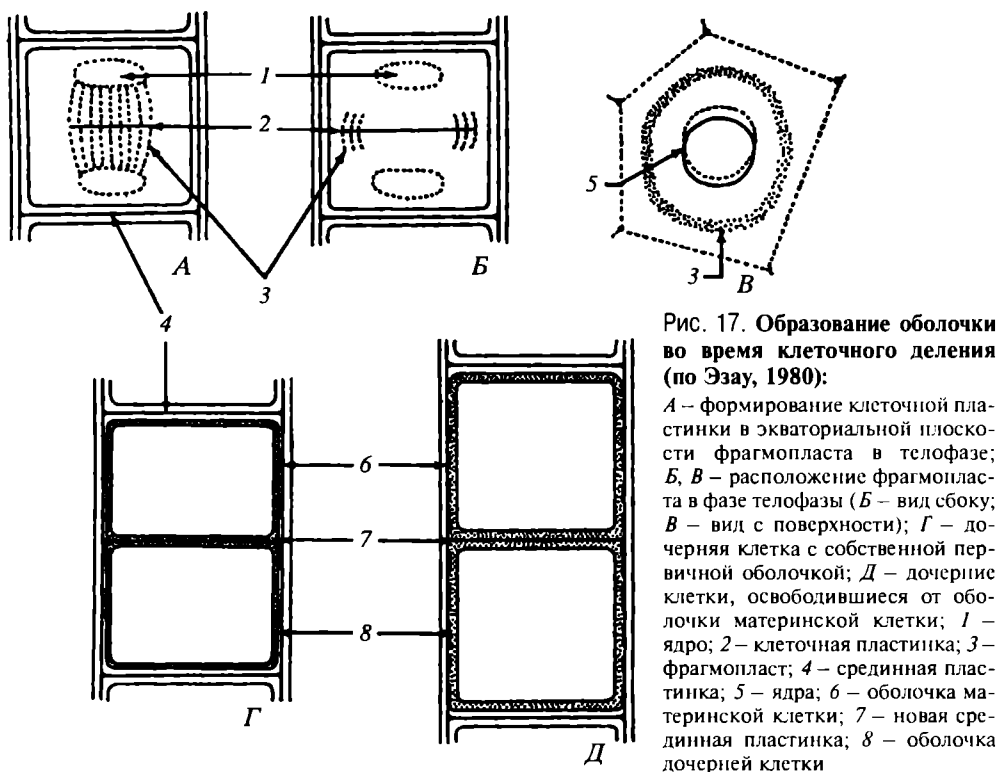
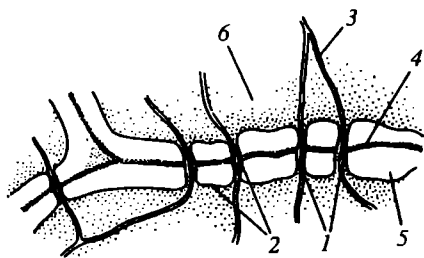


Рис. 19. Схематическое изображение плазмодесмы (участок оболочек трех смежных клеток при средних увеличениях электронного микроскопа) (по Атабековой, 1980):

1 — каналы плазмодесмы; 2 — плазмалемма; 3 — элементы эндоплазматической сети; 4 — срединная пластинка; 5 — первичная оболочка; 6 — гиалоплазма



**Вторичное утолщение оболочки.** У ряда клеток растений отложение оболочки изнутри продолжается и по достижении клеткой окончательного размера. При этом толщина оболочки увеличивается, а полость клетки сокращается. Такой процесс называют вторичным утолщением оболочки, а образовавшуюся в результате его оболочку — *вторичной* (рис. 20).

Для некоторых типов клеток (многие волокна, членики сосудов, трахеиды) образование вторичных оболочек — основная функция их протопластов. После завершения вторичного утолщения протопласты этих клеток отмирают. Лишь у отдельных типов клеток (паренхимные клетки древесины, флоэмы хвойных растений) живой протопласт сохраняется и после вторичного утолщения.

Вторичную оболочку можно рассматривать как дополнительную, выполняющую, главным образом, механическую и опорную функции. В связи с этим строение и химический состав ее и первичной оболочки значительно отличаются. Во вторичной оболочке значительно меньше воды, больше макрофибрилл целлюлозы, располагающихся параллельно и ближе друг к другу. Содержание целлюлозы в таких оболочках обычно составляет 40–50% массы сухого вещества, гемицеллюлозы — 20–30%, пектиновых веществ очень немного. Еще больше целлюлозы содержится в неодревесневших вторичных оболочках: в волокнах льна содержание ее достигает 95%. Большое содержание и упорядоченная ориентация макрофибрилл определяют прочность на растяжение и эластичность вторичных оболочек и их двойное лучепреломление.

В толстостенных клетках древесины вторичная оболочка часто состоит из трех слоев. Начиная с наружного слоя, их называют наружный, средний и внутренний. Подразделение на слои обусловлено разной ориентацией микрофибрилл

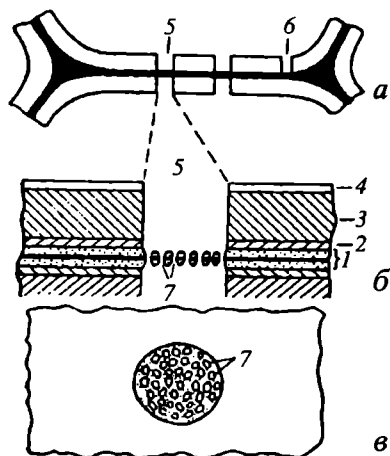


Рис. 20. Схема строения клеточной стенки (по Гуляеву, 1965):

а — общий вид; б, в — при большом увеличении (б — в профиль, в — с поверхности); 1 — срединная пластинка; 2–4 — соответственно внешний, средний и внутренний слои вторичной оболочки; 5 — пора; 6 — слепая пора; 7 — плазмодесменные каналы



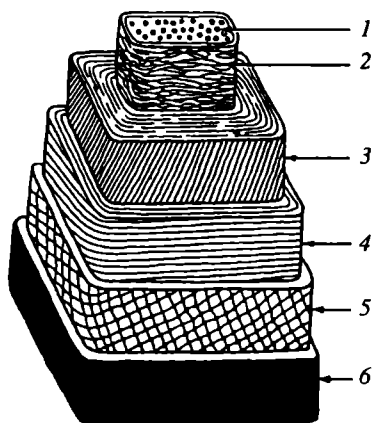


Рис. 21. Участок оболочки трахеиды (схемах) (по Эзау, 1980):

1 – бородавчатый слой; 2–4 – слои вторичной оболочки; 5 – первичная оболочка; 6 – срединная пластинка

в них, зависящей от изменения угла наклона спирали. В типичном случае они ориентированы по спирали. Микрофибриллы в наружном слое расположены почти горизонтально относительно продольной оси клетки, в среднем слое спираль имеет крутой наклон, а во внутреннем микрофибриллы откладываются под большим углом. Некоторые специалисты по анатомии древесины считают внутренний слой вторичной оболочки третичной оболочкой.

В том случае, если протопласт после образования оболочки отмирает, на поверхности внутреннего слоя, граничащего с полостью клетки, иногда можно различить еще один очень тонкий и плотный слой со сферическими бугорками, так называемый бородавчатый слой. По-видимому, он состоит из остатков распавшегося протопласта (рис. 21).

Оболочки клеток со вторичным утолщением часто одревесневают: пропитываются лигнином. Содержание лигнина в них может достигать 25–30% сухого вещества. Наибольшее содержание лигнина отмечается в первичной оболочке и срединной пластинке (в клетках древесины ели 30–60%).

Вторичная оболочка далеко не всегда откладывается равномерно в виде сплошного слоя. У некоторых специализированных клеток она имеет вид колец или непрерывных спиральных лент, как у водопроводящих элементов ксилемы. Такие клетки сохраняют способность к растяжению, и после отмирания протопласта, успевая за ростом живых соседних клеток. Неравномерность в отложении вторичных оболочек проявляется в образовании особых структур для связи клеток – пор.

**Поры** – неутолщенные места клеточной оболочки, углубления с внутренней стороны клетки, перерывы во вторичной клеточной оболочке. Если она не достигает большой толщины, то поры выглядят как мелкие углубления. У клеток с мощной вторичной оболочкой поры в разрезе имеют вид радиальных каналов и щелей, идущих от полости клетки до первичной оболочки (рис. 22). Особенно хорошо такие поровые каналы развиты у каменистых клеток, например, в плодах груши.

Поры в двух смежных клетках возникают, как правило, на поровых полях друг против друга. В результате возникает *пара пор*, разделенных замыкающей пленкой поры: тонкой перегородкой из срединной пластинки и двух первичных оболочек. Поэтому, несмотря на отсутствие вторичного утолщения, поры не образуют открытой связи между клетками. Поры, как и плазмодесмы, облегчают транспорт воды и растворенных веществ от клетки к клетке. В то же время, они почти не снижают прочности оболочек.

Форма поровых каналов обычно округлая, реже эллиптическая, шелевидная или

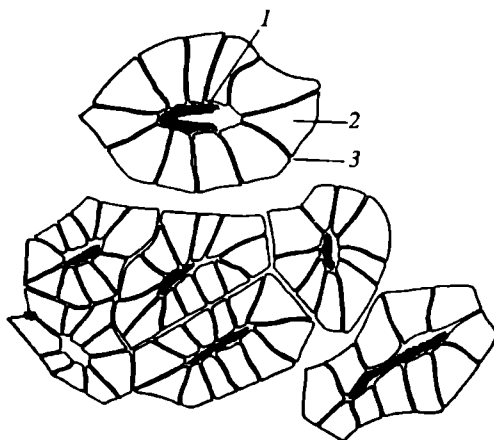


Рис. 22. Склерейды по углам складок листовых бугорков на конусах нарастания стебля у дуба длинноножкового — *Quercus longipes* (по Тутаюк, 1980):

1 — полость склерейды; 2 — стенка; 3 — пора

крестообразная. По форме порового канала различают два типа пор — простые, окаймленные и полуокаймленные (рис. 23). У *простых* пор диаметр канала приблизительно одинаков на всем протяжении: от полости клетки, где находится входное отверстие (*aperтура*) поры до замыкающей пленки поры. Канал имеет форму узкого цилиндра, или щели, перегородженной замыкающей пленкой поры. Простые поры характерны для паренхимных клеток, лубяных и древесинных волокон. Диаметр порового канала у простых пор различен. В клетках с тонкими вторичными оболочками канал иногда настолько широкий, что в нем трудно узнать пору. В клетках лубяных и древесинных волокон поровый канал узкий. У каменистых клеток, например, плодов груши, создается впечатление, что поровые каналы ветвятся, поэтому их иногда называют ветвистыми. Такие каналы возникают в результате слияния соседних пор в процессе отложения вторичной оболочки и характерны для клеток с отмершим протопластом. В живых клетках замыкающая пленка поры пронизана многочисленными плазмодесмами. В одной замыкающей пленке поры их может быть до нескольких десятков.

У *окаймленных* пор диаметр замыкающей пленки больше апертуры (см. рис. 23, б). Оно получило название внутреннего отверстия. Наружное отверстие как бы окаймляет внутреннее, а на поперечном срезе части внутреннего отверстия нависают над

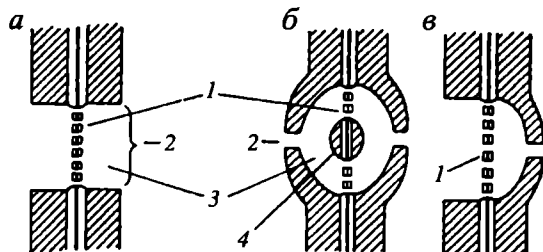


Рис. 23. Различные пары пор (по Гуляеву, 1965):

а — простые; б — окаймленные; в — полуокаймленные; 1 — замыкающая пленка; 2 — входное отверстие; 3 — поровый канал; 4 — торус

наружным. В целом вид порового канала имеет вид воронки, расширяющейся по направлению к замыкающей пленке поры. Благодаря возникновению окаймленных пор в ходе эволюции растений разрешились два функциональных противоречия – обеспечение максимальной прочности (за счет значительно более утолщенной клеточной оболочки) и максимальной проводимости (размеры замыкающей пленки поры не изменяются, следовательно, не уменьшается и проводимость). Это очень важно для клеток проводящих тканей и присуще именно им: водопроводящим клеткам (трахеидам) и членикам сосудов ксилемы.

Для регуляции проведения веществ у хвойных растений, особенно у трахеид растений из семейства Сосновые, замыкающая пленка окаймленных пор несет в центре высокоспециализированное дискообразное утолщение, называемое *торусом* (лат. *torus* – ложе). Торус образуется в результате утолщения средней части замыкающей пленки поры. Оболочки клеток торуса пропитываются лигнином и практически непроницаемы для воды. Остальная часть замыкающей пленки (см. рис. 23, б) – две краевые, или маргинальные, зоны – состоят из пучков макрофибрилл, которые отходят в радиальных направлениях от торуса. Краевые зоны замыкающей пленки пор рыхлые. Поэтому при определенном давлении замыкающая пленка смещается в сторону, закрывая с помощью торуса апертуру и перекрывая поток жидкостей. Пора не функционирует и называется закрытой. Окаймленные поры служат своего рода микрофильтром, через который вода может легко переходить от клетки к клетке. В клетках цветковых растений торус встречается редко.

В клетках с интенсивным поглощением или выделением ионов минеральных солей, сахаров, других низкомолекулярных веществ (клетки паренхимы флоэмы и ксилемы в мелких жилках листа, некоторые выделительные клетки) вторичная оболочка формируется особым образом. В направлении протопласта откладываются многочисленные неправильные субмикроскопических размеров выступы – протуберанцы (рис. 24). Позднее отдельные *протуберанцы* сливаются и образуется сложная структура, называемая *лабиринтом оболочки*. Цитоплазма в нем обычно лишена крупных органелл, представлена системой ограниченных плазмалеммой неправильных узких каналов. Они пронизывают вторичную оболочку и связаны с основной массой цитоплазмы клетки. Эти структуры резко увеличивают активную поверхность плазмалеммы и чаще всего развиваются не по всей внутренней поверхности оболочки, а лишь у той части ее, к которой приурочен активный перенос веществ. Поэтому клетки с протуберанцами и лабиринтом клеточной оболочки получили название *передаточных* (см. подробнее подразд. 3.3.2.3).

Изменение клеточной стенки у ряда растений связано с разрушением, растворением срединной пластинки и разъединением (мацерацией) клеток. Естественная мацерация наблюдается у перезрелых плодов томатов, груши, перца, арбуза, дыни, в черешках листьев перед листопадом.

У некоторых специализированных клеток вместо вторичной оболочки на внутренней поверхности клеточной оболочки откладываются особые полисахариды в виде *слизей* и *камедей*. Они сходны по химическому составу, но различны по консистен-

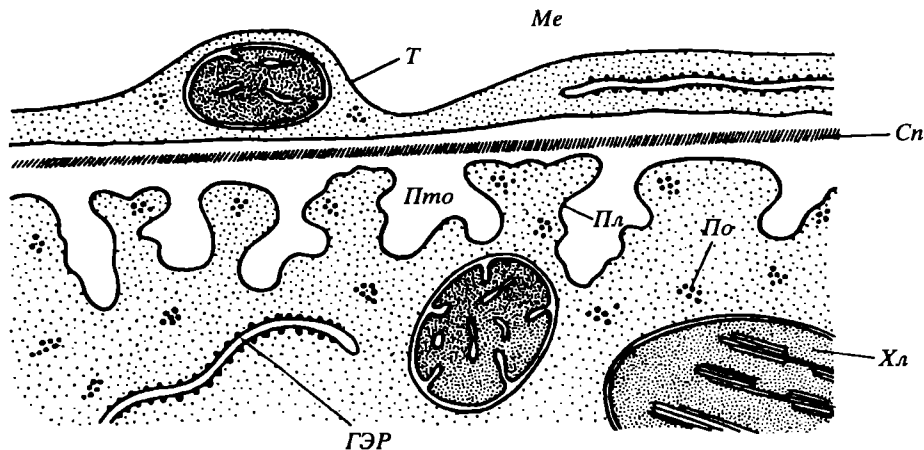


Рис. 24. Фрагмент передаточной клетки с протуберанцами оболочки из проводящего пучка на границе с клеткой мезофилла листа чины под электронным микроскопом (схемат.), увел. 23 000 (по Васильеву, 1988):

ГЭР – цистерна гранулярного эндоплазматического ретикулума; Me – клетка мезофилла; Пл – плазмалемма; По – полисома; Пто – протуберанец оболочки; СП – срединная пластинка; Т – тонопласт; Хл – хлоропласт

ции. В сухом состоянии они имеют роговую консистенцию. В воде слизи расплываются, а камеди клейки и вытягиваются в нити. При отложении слизи протопласт постепенно оттесняется к центру клетки, уменьшаются объем его и вакуоли. Протопласт может принимать вид очень узких тяжей, пересекающих клетку. Наконец, полость клетки может полностью заполниться слизью, а протопласт – отмереть. В некоторых случаях слизь проходит сквозь оболочку на поверхность. Слизь синтезируется и переносится к клеточной оболочке главным образом аппаратом Гольджи.

Слизь выполняет различные функции. В корневом чехлике, в роли смазки, она облегчает рост корня в почве и прохождение между ее частицами. Слизевые железы насекомоядных растений, как у росянки, выделяют ловчую жидкость. Клейкая слизь на семенах льна, подорожника, айвы и других растений закрепляет семена на поверхности почвы, улучшает водный режим молодого растения благодаря гигроскопичности и защищает его от высыхания. Растительные слизи используются в медицине.

Камеди выделяются обычно при поранении растения особенно у вишни и сливы. Вишневый клей – это застывшая камедь, закрывающая поверхность раны.

### 2.1.3 Протопласт

#### 2.1.3.1 Химический состав и физические свойства протопласта

Протопласт – внутреннее живое содержимое клетки, заключенное между двумя пограничными цитоплазматическими мембранами: наружной – плазмалеммой и внутренней – тонопластом – оболочкой вакуоли. Десятки и сотни разнообразных веществ обнаружены в составе протопласта растительной клетки. Их условно делят на *конституционные*, составляющие живую материю и участвующие в обмене веществ (метаболизме), *запасные* (временно выключенные из обмена) и *отбросы* (конечные его продукты). Запасные вещества и отбросы часто объединяют в особую группу *эргастических* (греч. erga – работа). Основные конституционные органические вещества – белки, жиры (липиды и липоиды), нуклеиновые кислоты и углеводы.

*Белки* – полимерные вещества, момеры которых представлены аминокислотами. Они составляют до 50% органических веществ клетки и играют в ней решающую структурную и функциональную роль. Белки входят в состав всех клеточных оргanelл; в качестве ферментов регулируют в клетке жизненные процессы, связанные с синтезом и распадом веществ; обеспечивают сократительные и транспортные функции; откладываются в запас в виде белковых (алеироновых) зерен и в определенные периоды жизни клетки и растения становятся источниками энергии. Белки делят на простые (протеины) и сложные (протеиды). Последние образуются при взаимодействии простых белков с другими веществами: с липидами – липопротеиды, с углеводами – гликопротеиды, с нуклеиновыми кислотами – нуклеопротеиды.

*Нуклеиновые* (лат. nucleus – ядро) *кислоты* – ДНК – дезоксирибонуклеиновая и РНК – рибонуклеиновая присутствуют в клетке в очень малом количестве – 1–2%, но представляют важнейший компонент протопласта. Они хранят и передают информацию о синтезе белков и других веществ. Основное количество ДНК сосредоточено в ядре; есть собственные молекулы ДНК в митохондриях и пластидах. РНК входит в состав ядрышка, рибосом. В свободном виде транспортная и информационная РНК находятся в цитоплазме.

*Липиды* (греч. lipos – жир и eidos – вид) в растительной клетке представлены многими соединениями, которые нерастворимы в воде, но растворяются в органических растворителях. Протопласт растительной клетки содержит простые (жирные масла) и сложные (липоиды, или жироподобные вещества) липиды. Наряду с белками липиды образуют биологические мембраны, являясь, соответственно, конституционными веществами. Липоидами представлены биологически активные вещества (фосфо- и гликолипоиды) и некоторые пигменты (каротиноиды). В семенах многих растений (а у цветковых в большинстве своем) липиды, как наиболее энергоемкие вещества, откладываются в запас и представляют эргастические вещества.

*Углеводы* встречаются в протопласте в виде простых растворимых в воде сахаров (глюкозы, фруктозы, сахарозы) и сложных нерастворимых полисахаридов (целлюлозы и крахмала). Они являются источником энергии для процессов обмена веществ.

Дезоксирибоза и рибоза входят в состав ДНК и РНК. Другие простые сахара образуют гликозиды, а полисахара — биологически активные гликопротеиды.

Каждая растительная клетка сама синтезирует необходимые для нее белки, жиры, нуклеиновые кислоты, липиды и другие сложные вещества.

Важнейшими веществами протопласта являются АТФ и АДФ. В клетке всегда присутствует АТФ. Хотя эта кислота содержится в протопласте в ничтожных количествах (сотые доли процента), она представляет собой важнейший переносчик энергии в клетке. Синтезируясь в митохондриях, АТФ перемещается в те части клетки, где идут интенсивные процессы обмена веществ. При потере одного фосфорного остатка и преобразовании в АДФ разрывается макроэргическая связь и выделяется большое количество энергии. Она-то и расходуется на процессы жизнедеятельности клетки, прежде всего, на реакции синтеза биологических макромолекул и транспорт веществ.

Растительная клетка сильно обводнена и содержит 60–90% воды. Вода необходима для всех процессов жизнедеятельности клетки, поскольку все реакции метаболизма проходят лишь в водных растворах.

*Неорганические вещества* содержатся в протопласте в виде ионов минеральных солей. Они обеспечивают осмотическое давление, необходимое для поступления воды в клетку. Ионы некоторых солей активизируют ферменты. Наибольшее значение для жизнедеятельности клетки имеют кальций, фосфор, калий и сера. Кроме широко распространенных элементов (С, О, Н, N, К, Са, Mg, S, Fe, Na, Cl), в клетках встречаются микроэлементы Li, Ba, Cu, Zn, Si, F, Cr, Dr, J, Ag.

По *физическим свойствам* протопласт — многофазный коллоидный раствор с плотностью 1,03–1,10 и имеет слизистую консистенцию, напоминая яичный белок. Обычно протопласт — это гидрозоль — коллоидная система с преобладанием дисперсной среды — воды.

### 2.1.3.2 Биологические мембраны

Дискретность (отграниченность) протопласта и одновременно его структуру обеспечивают биологические мембраны (рис. 25). На ультратонких срезах при небольших увеличениях электронного микроскопа они выглядят в виде темных линий. Биологические мембраны — тончайшие (4–10 нм), но довольно плотные пленки. Они построены из сложных жиров — фосфолипидов и белков — липопротеидов. Структурную основу мембран составляют липиды. Их биполярные молекулы располагаются в мембранах упорядоченно в два параллельных слоя таким образом, что их гидрофильные концы направлены наружу, а гидрофобные остатки жирных кислот — внутрь, напротив друг друга. Белки располагаются не сплошным слоем. Более того, они в разной степени погружены в белковый слой. Часть молекул белков располагается на поверхности липидного каркаса с одной или с обеих сторон, часть их погружена в этот слой, а некоторые проходят через него насквозь, образуя в мембране гидрофильные «поры». В целом расположение молекул белков и липидов при

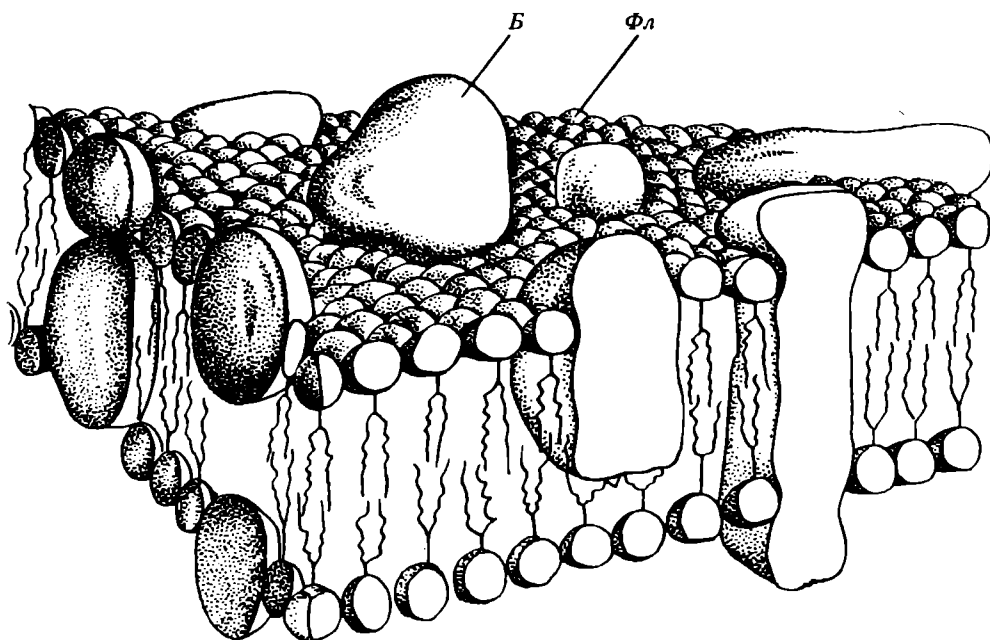


Рис. 25. Модель трехслойной биологической мембраны (схема):

Б – молекула белка; Фл – молекула фосфолипида

рассматривании сверху напоминает мозаику, а сбоку молекулы белков подобны, по образному выражению академика Ю.А. Овчинникова (1934–1988), айсбергам с разной глубиной погружения в липидном океане. Состав липидов и белков, их соотношение и расположение у разных мембран обусловлено их функциями. Большинство мембранных белков представлено разными ферментами.

Характерной особенностью всех мембран является их замкнутость, непрерывность – концы мембран никогда не бывают открытыми.

Количество мембранных элементов зависит от типа и состояния клетки. У особенно активных клеток мембраны могут составлять до 90% сухого вещества цитоплазмы.

Мембраны обладают *полупроницаемостью* – проводят одни вещества и задерживают другие, и *избирательной проницаемостью* – пропускают вещества даже против градиента концентрации в тех случаях, когда эти вещества необходимы для метаболизма клетки. Благодаря этим свойствам биологические мембраны, в первую очередь плазмалемма и тонопласт, осуществляют барьерные функции для протопласта в целом.

Кроме того, биологические мембраны обеспечивают дискретность органелл, образуя их оболочки. Мембраны также делят протопласт на отдельные отсеки с различным химическим составом, в которых одновременно и независимо друг от друга протекают биохимические процессы, часто противоположные по направлению (синтез и

распад молекул). Таким образом осуществляется *компартиментация* протопласта, распределение функций на субклеточном уровне.

Важное свойство биологических мембран — закономерное размещение на них молекул биологически активных веществ (ферментов, световоспринимающих пигментов, например, хлорофилла). Кроме того, на мембранах идет синтез многих жизненно важных веществ, таких как АТФ. Плазмалемма, как уже указывалось, не только регулирует прохождение веществ в клетку, но и участвует в полимеризации и ориентации молекул целлюлозы при построении клеточной оболочки. В клетках, обеспечивающих интенсивное передвижение веществ, плазмалемма образует глубокие складки, что увеличивает ее поверхность и усиливает поток веществ в клетку.

### 2.1.3.3 Гиалоплазма

Матрикс (лат. *matrīx* — субстрат, основа) — основное вещество протопласта или *цитозоль*. Гиалоплазма (греч. *hyalos* — стекло) представляет собой непрерывную водную коллоидную фазу клетки, обладает определенной вязкостью. Она содержит растворимые белки — ферменты, участвующие в обмене углеводов (в том числе в гликолизе), в обмене липидов (синтезе жирных кислот и масел), а также азотистых и фосфорных соединений (синтезе аминокислот, восстановлении нитратов). Как среда, окружающая клеточные органеллы и координирующая их деятельность, гиалоплазма обладает рядом важных свойств. За счет трансформации химической энергии в механическую, она способна к активному перемещению. Благодаря этому она служит основной магистралью для передвижения метаболитов клетки. Движение гиалоплазмы обеспечивает движение всего протопласта. Оно хорошо заметно по перемещению в клетке крупных органоидов, таких как пластиды. В зрелых клетках движение происходит в одном направлении — вокруг вакуоли. Для клеток с тяжами цитоплазмы, пересекающими центральную вакуоль, характерно струйчатое движение, при котором направление токов в разных тяжах различно. Интенсивность движения зависит от многих факторов (температуры, света, снабжения кислородом и др.).

Гиалоплазма связывает все погруженные в нее органойды, обеспечивая их взаимодействие. Это непрерывная фаза клетки, которая омывает органеллы, вступая в непосредственный контакт с ограничивающими их мембранами и обеспечивая физико-химические и энзиматические связи между органеллами. Благодаря гиалоплазме возможно и осуществление сложных реакций, в которых участвует комплекс оргanelл. В частности, синтез белков является, по-видимому, результатом взаимодействия системы — матрикс — рибосомы — эндоплазматический ретикулум. Непосредственно в гиалоплазме вырабатываются агрегаты макромолекул белка — *микрофиламенты* и *микротрубочки*.

Матрикс цитоплазмы заполняет часть пространства плазмодесменных каналов, обеспечивая таким образом межклеточные связи.

Количество и состав гиалоплазмы изменяются в зависимости от фазы развития и активности клетки. В молодых клетках она может быть одним из основных компо-



нентов протопласта. В зрелых она, зачастую, окружает крупные органеллы (ядро, митохондрии, пластиды) в виде тончайших пленок.

Из части структурных белковых компонентов гиалоплазмы, как уже указывалось, формируются *надмолекулярные агрегаты* со строго упорядоченным расположением молекул — микротрубочки и микрофиламенты (лат. *filamentum* — нить). *Микротрубочки* — очень мелкие (их длина до нескольких микрометров, а диаметр — около 25 нм) и довольно жесткие структуры. Обычно они располагаются параллельно друг другу вблизи от плазмалеммы, но не соприкасаются с ней. Они, как уже упоминалось, участвуют в ориентации молекул целлюлозы при построении клеточной оболочки. В делящихся клетках микротрубочки собираются в агрегаты, называемые волокнами митотического веретена, а позднее — фрагмопласта. Они непосредственно обеспечивают деление ядра путем растаскивания хроматид по полюсам и цитокинез, ориентируя пузырьки аппарата Гольджи при формировании клеточной пластинки в телофазе митоза.

Микротрубочки имеют диаметр около 25 нм, а длину до нескольких микрометров. Они состоят из прозрачной центральной части и электронноплотной стенки, образованной спирально расположенными сферическими белковыми субъединицами. Микротрубочки очень неустойчивы и постоянно находятся в состоянии распада и образования.

*Микрофиламенты* (плазматические нити), как и микротрубочки, образованы белковыми субъединицами, но в отличие от них меньшего диаметра (4–10 нм) и не имеют прозрачной центральной части. Они располагаются параллельно и близко друг к другу, образуя скопления в виде цитоплазматических волокон или трехмерной сети. В последнем случае они прикрепляются к плазмалемме, пластидам, элементам эндоплазматического ретикулума, рибосомам, микротрубочкам. Некоторые белки в составе субъединиц микрофиламентов сходны с сократительными белками мышечных клеток. На основании этого предполагают, что они, сокращаясь, скользят относительно друг друга и в определенном смысле определяют движение гиалоплазмы и направленные перемещение прикрепленных к ним органелл.

#### 2.1.3.4 Органеллы растительной клетки

**Ядро.** Размер ядра зависит от типа и возраста клеток, вида растения. Обычно диаметр ядра находится в пределах 10–25 мкм. Самые крупные ядра у половых клеток (до 500 мкм). Различают три состояния ядра: рабочее (у клеток в фазе зрелости, в составе постоянных тканей), делящееся и интерфазное (у клеток образовательных тканей). В зависимости от того, в каком из этих состояний находится клеточное ядро, оно выполняет разные функции: контроль за деятельностью органелл и обменом веществ в клетке в целом, хранение наследственной информации (рабочее ядро); хранение и передача наследственной информации (делящееся ядро); воспроизведение наследственной информации (интерфазное ядро). Относительный размер ядра изменяется в зависимости от фазы морфогенеза клетки. В делящихся

клетках ядро занимает до половины объема протопласта. В зрелых клетках постоянных тканей относительный размер ядра меньше из-за увеличившейся внутренней полости клетки в результате развития вакуоли.

Форма ядра зависит от формы клетки. Обычно оно сферическое или эллипсоидальное, в сильно удлинённых клетках — линзовидной или веретеновидной формы. Клетка содержит, как правило, одно ядро. В меристематических клетках оно располагается обычно в центре. В клетках постоянных тканей — в постенном слое цитоплазмы или в так называемом ядерном кармашке в центре клетки, связанном с постенным слоем протопласта цитоплазматическими тяжами.

Химический состав ядра специфичен. Оно содержит 99% ДНК клетки, которая составляет 15–30% ядерного вещества. В ядре присутствуют также рибонуклеиновые кислоты: рибосомальная РНК (рРНК) входит в состав ядрышка и предшественников рибосом; информационная РНК (иРНК), содержащая информацию для синтеза белков; транспортная РНК (тРНК) поставляющая аминокислоты для синтеза белков. Есть в ядре и белки, в том числе сложные — нуклеопротейды.

Строение ядра одинаково у организмов всех царств. От цитоплазмы ядерное содержимое отделено двумембранной ядерной оболочкой. В строении ядра — нуклеоплазма, или кариолимфа (греч. карион — ядро) — расположены ядрышко и хроматин.

*Ядерная оболочка* 40–60 нм толщиной. Между двумя мембранами оболочки находится светлый промежуток — перинуклеарное (греч. пери — кругом, около и лат. nucleus — ядро) пространство. К ее наружной мембране, как правило, прикреплены рибосомы. В клетках с развитой гранулярной эндоплазматической сетью рибосомы есть и на внутренней мембране ядра.

По строению и химическому составу ядерная оболочка подобна цистернам эндоплазматической сети. Многие ученые рассматривают ядерную оболочку как компонент этой структуры, поскольку выросты наружной мембраны сливаются с мембранами соседней ретикулярной системы, а при кариокинезе ядерная оболочка распадается на элементы, подобные ретикулярным цистернам. Из этих элементов складываются в последующем после деления материнского ядра оболочки дочерних ядер.

Характерная особенность ядерных оболочек — наличие у них ядерных пор. Они представляют собой сложные образования и могут открываться и закрываться, регулируя таким образом их связь между гиалоплазмой и нуклеоплазмой. Поэтому ядерная оболочка обеспечивает существование особой внутриядерной среды. Как и гладкие ретикулярные элементы, ядерная оболочка способна к синтезу липидов, кроме того, на ее гранулярных мембранах синтезируются белки. Эти липиды и белки накапливаются в перинуклеарном пространстве, откуда перемещаются в цитоплазму по всему объему клетки.

*Нуклеоплазма* имеет вид прозрачной не окрашиваемой жидкости и представляет собой среду для распределения структурных ядерных компонентов — хроматина и ядрышка, а также ферментов, необходимых для метаболизма, синтеза и транспортировки предшественников рибосом, иРНК и тРНК.

**Хроматин** получил свое название за способность связывать многие красители. Содержится в ядре в виде тонких длинных нитей (фибрилл) и гранул. Основу хроматина составляют фибриллы (лат. *fibrilla* – волоконец) дезоксирибонуклеопротеидов, в которых молекулы ДНК заключены в белковые футляры и скручены в спирали более высоких порядков. Это позволяет размещаться в ядре очень длинным (до 2 см) молекулам ДНК.

Хроматин – особое состояние хромосом, их функционирующая активная форма. Нити хроматина представляют собой наиболее активные зоны, а гранулы – более уплотненные и менее активные. Следовательно, хромосомы присутствуют в ядре клетки всегда, но наблюдать их можно лишь конце профазы и в метафазе кариокинеза.

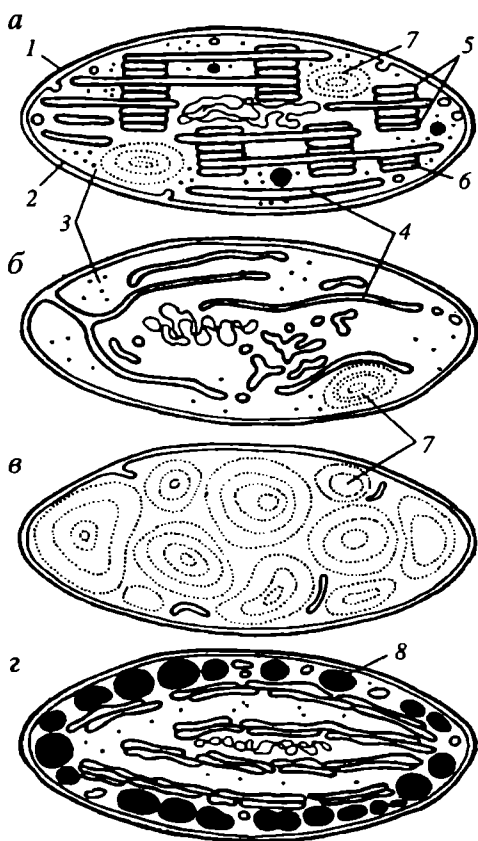


Рис. 26. Строение хлоропласта (а), лейкопласта (б), амилопласта (в), хромопласта (г):

1 – внешняя мембрана; 2 – внутренняя мембрана; 3 – матрикс (stroma); 4 – ламеллы стромы; 5 – грана; 6 – тилакоид; 7 – крахмальное зерно; 8 – липидная капля с пигментами

В ядре содержится 1–2, иногда несколько плотных сферических телец – **ядрышек**. Они располагаются в нуклеоплазме свободно, т.е. не окружены мембранами, и состоят из рРНК, белков и небольшого количества ДНК. Ядрышко состоит из фибриллярного и гранулярного компонентов. Фибриллярный образован многочисленными плотно упакованными фибриллами рибонуклеопротеидов толщиной 4–8 нм и длиной 20–40 нм. Гранулярный компонент похож на субъединицы рибосом цитоплазмы, но меньшего размера.

Главные функции ядрышка – синтез рРНК и образование предшественников рибосом (предрибосом), которые через ядерные поры перемещаются в цитоплазму и в ней путем объединения большой и малой субъединиц оформляются в рибосомы. Размеры ядрышка зависят от интенсивности обмена веществ в клетке, особенно биосинтеза белков. При его высокой интенсивности размер ядрышка увеличивается за счет гранулярного компонента, а при прекращении синтеза ядрышко может растворяться в нуклеоплазме.

**Пластиды.** Пластиды (греч. *plastido* – создающие, образующие и *plastos* – вылепленный, оформленный) встречаются только у растений, присутствуют во всех их живых клетках (рис. 26). В зависимости

ти от окраски и строения различают три типа пластид: зеленые — *хлоропласты* (греч. *chlōros* — зеленый), желтые, оранжевые или красные *хромoplastы* (греч. *chrōmō* — окрашено) и бесцветные *лейкопласты* (греч. *leikos* — белый). Совокупность всех пластид в клетке называю *пластидомом*. Обычно в зрелой клетке содержится лишь один тип пластид.

*Хлоропласты* есть почти во всех клетках наземных органов растений, куда проникает свет, но особенно много их содержится в клетках листьев и незрелых плодов, где они составляют основной объем клетки. Они были впервые обнаружены в 1791 г. итальянским натуралистом А. Копаретти (1746–1801), а термин предложил немецкий ботаник Э. Страсбургер (1844–1912) во второй половине XIX в. Эти пластиды содержат зеленый пигмент хлорофилл, существующий в нескольких формах, а также пигменты из группы каротиноидов: желтый ксантофилл и оранжевый каротин, которые маскируются хлорофиллом, поскольку его значительно больше. Размер и число хлоропластов на клетку зависят от вида растения и типа клеток. Обычно хлоропласты имеют диаметр 4–7 мкм при толщине 1–3 мкм. Их число варьирует значительно, например в одной клетке палисадной паренхимы листа ясеня их насчитывается в среднем 14, тополя — 40, мать-и-мачехи — 135. В клетках губчатой ткани хлоропластов обычно меньше, например, у тополя всего 16. Общая численность хлоропластов в растении огромна, например, на взрослом дереве их насчитывается сотни миллионов.

На величину и форму хлоропластов влияют внешние условия и таксономическая принадлежность растений. У высших растений хлоропласты, как правило, линзовидные, поэтому их называют хлорофилловыми зернами. У растений, растущих в затененных местах, хлоропласты обычно крупнее и богаче хлорофиллом, чем у растений открытых пространств. Таким образом достигается необходимый оптимум хлорофилла в расчете на одну клетку растения.

У водорослей хлоропласт часто один, крупный, имеет специфическую форму: у спирогиры он спиральный, у хламидомонады — чашевидный. Эти органоиды водорослей получили название *хроматофоры*.

В клетках высших растений хлоропласты расположены в постенном слое цитоплазмы. Положение их может меняться в зависимости от внешних условий. Они располагаются в клетке так, что улавливают свет наилучшим образом и вместе с тем не подвергаются действию сильного солнечного излучения, а именно: обращены широкой стороной к боковой части клеточной оболочки или сосредоточены около межклетников.

Хлоропласты (рис. 27) имеют двумембранную оболочку, которая отграничивает основное вещество пластиды — строму (греч. *stroma* — ложе) от гиалоплазмы. Мембраны оболочки лишены рибосом. У хлоропластов, особенно высших растений, значительно развиты внутренние мембранные поверхности, имеющие форму плоских мешков — *тилакоидов* (греч. *тилакоидес* — мешковидный) или *ламелл*. Часть тилакоидов небольшого (0,5 мкм) диаметра собраны наподобие стопки в группы, называемые *гранами* (греч. *гранум* — зерно). Тилакоиды в гране параллельны друг другу, а их

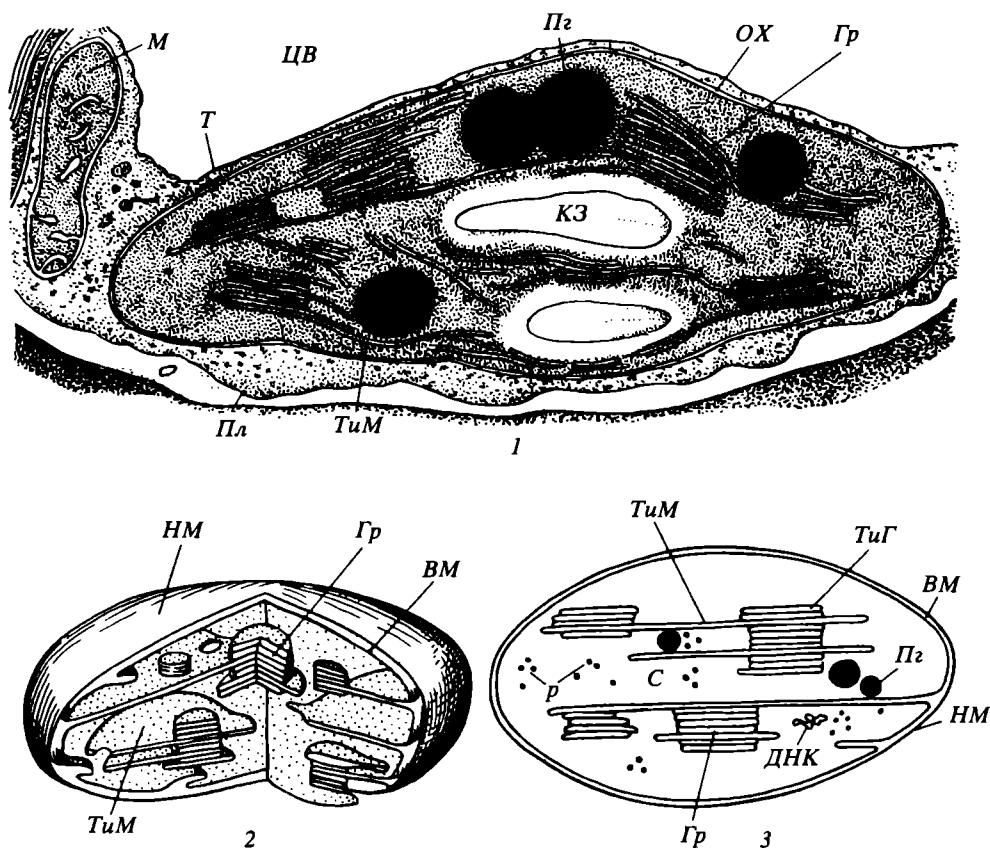


Рис. 27. Хлоропласт:

1 – хлоропласт и митохондрия в клетке мезофилла листа табака под электронным микроскопом (схемат.); увел. 20 000; 2 – схема строения хлоропласта в объемном изображении (трехмерная); 3 – схема строения хлоропласта на срезе; ВМ – внутренняя мембрана оболочки хлоропласта; Гр – грана; ДНК – нить пластидной ДНК; КЗ – крахмальное зерно; М – митохондрия; НМ – наружная мембрана оболочки хлоропласта; ОХ – оболочка хлоропласта; Пг – пластоглобула; Пл – плазмалемма; Р – рибосомы хлоропласта; С – строма; Т – тонопласт; ТпГ – тилакоид грани; ТпМ – межграный тилакоид; ЦВ – центральная вакуоль

число зависит от вида растения и условий его существования и колеблется от 2–3 до нескольких десятков. На тилакоидах гран располагаются молекулы хлорофилла, поэтому грани окрашены в зеленый цвет.

Граны связаны между собой тилакоидами стромы, которые проходят через неё насквозь вдоль пластиды и часто не строго параллельно, имеют различный диаметр и удалены друг от друга на различные расстояния.

В строме хлоропластов встречаются *пластоглобулы* – специфические включения жиров, в которых растворены незеленые пигменты – каротиноиды, есть также рибо-

сомы, нити ДНК, иногда зерна первичного крахмала, белковые кристаллы и структуры, похожие на микротрубочки гиалоплазмы. Число и размер пластоглобул варьируют. В молодых клетках их мало, они очень мелкие (около 0,1 мкм). С ростом клетки размер и число пластоглобул увеличивается. Рибосомы хлоропластов мельче, чем рибосомы гиалоплазмы и более сходны с рибосомами бактерий. Но по массе они могут составлять 30% всех рибосом клетки.

Основная функция хлоропластов — фотосинтез — образование органических веществ из неорганических с использованием энергии света; иными словами — улавливание световой энергии, усвоение и превращение ее в энергию химических связей органических веществ с выделением кислорода.

Хлорофилл поглощает энергию света, которая используется на светозависимые и темновые (не требующие присутствия света) реакции. В ходе светозависимых реакций световая энергия преобразуется в химическую, происходит фотолиз воды с образованием  $H^+$  и  $OH^-$ . Это происходит на мембранах тилакоидов. Темновые реакции — восстановление углекислого газа воздуха ионами водорода до углеводов (фиксация  $CO_2$ ) — протекают в строме хлоропластов.

Кроме того, в хлоропластах проходит еще ряд процессов. Прежде всего, это синтез АТФ из АДФ, как и в митохондриях, но источником энергии здесь является солнечный свет. Здесь же синтезируются и разрушаются полисахариды (крахмал), некоторые липиды и аминокислоты, которые относятся не только к конституционным, но и запасным веществам. А также происходит синтез белков под контролем собственной ДНК, так как ферменты, контролирующие светозависимые реакции фотосинтеза, образуются в основном на мембранах тилакоидов. Белки стромы и липиды мембран синтезируются вне пластид — в цитоплазме клетки.

*Лейкопласты* — бесцветные, обычно мелкие пластиды (рис. 26, б) — обнаружены в 1854 г. немецким цитологом Г. Крюгером. У них тот же коэффициент преломления света, что и у гиалоплазмы, поэтому их трудно увидеть в световом микроскопе. Лейкопласты встречаются в органах растений, скрытых от солнечного света — в корнях, клубнях, корневищах, в семенах, почках. Лейкопласты бывают шаровидными, эллипсоидальными, гантелевидными, чашевидными. Форма их непостоянна: может меняться даже в пределах одной клетки. В отличие от хлоропластов у лейкопластов слабо развиты внутренние мембраны. Они имеют вид одиночных редких тилакоидов, трубочек или пузырьков, которые располагаются обычно без определенной ориентации или параллельны оболочке. Двойная оболочка, структура стромы, наличие рибосом, нити ДНК и пластоглобул сходны с таковыми у хлоропластов.

Лейкопласты связаны с синтезом и накоплением запасных веществ. Эти органеллы получили свое название по названию запасного вещества, так накапливающие крахмал лейкопласты, называют *амилопластами* (греч. *amilon* — крахмал) (рис. 26, в). В отличие от ассимиляционного (первичного) крахмала хлоропластов этот крахмал вторичный, откладывается в форме зерен (см. подразд 2.1.4.3). Запасной белок может откладываться в лейкопластах (*протеопластах*) в форме кристаллов или аморфных включений (иногда вместе с крахмалом), жирные масла — в виде пластоглобул в

*олеопластах*. В некоторых типах клеток лейкопласты не накапливают запасные вещества, а лишь участвуют в их синтезе, особенно в синтезе жирных кислот.

*Хромопласты* впервые констатированы в 1837 г. шведским ученым Й. Берцелиусом (1779–1848), а их структура изучена в 1885 г. немецким цитологом А. Шимпером (1856–1901), впервые проследившим их связь с другими пластидами. Хромопласты (рис. 26, з) встречаются в клетках лепестков многих растений (лютик, калужница, нарцисс, тюльпан, одуванчик), зрелых плодов (томаты, роза, банан, рябина, тыква, арбуз, апельсин), редко – корнеплодов (морковь), а также – в осенних листьях.

Многообразные по форме хромопласты обычно меньших размеров, чем хлоропласты и имеют нелинзовидную форму. Внутренняя мембранная система в них, как правило, отсутствует. Значительный объем пластиды в клетках осенних листьев, например, занимают пластоглобулы, в жирных маслах которых растворены каротиноиды. Довольно редко (клетки корнеплодов моркови, плоды арбуза и рябины) каротиноиды откладываются в виде кристаллов различной формы. Кристалл часто занимает по объему всю или почти всю пластиду, поэтому вид хромопласта в конечном счете определяется его формой. Такие хромопласты могут быть зубчатыми, игловидными, пластинчатыми, в виде треугольников, ромбов, параллелепипедов.

Значение хромопластов в обмене веществ до конца не ясно. Косвенное биологическое значение их состоит в привлечении насекомых для опыления, распространении плодов и семян.

В процессе развития клетки пластиды возникают из зачаточных пластид, называемых пропластидами. Они встречаются в наиболее молодых эмбриональных клетках. Число этих самых молодых пластид в клетке увеличивается за счет их деления путем образования перегородок или почкования, за которыми следуют рост и увеличение числа оргanelл.

В онтогенезе клетки пластиды могут превращаться друг в друга. Наиболее обычны превращения лейкопластов в хлоропласты при развитии листьев из почки и хлоропластов в хромопласты – при осеннем раскрашивании листьев и изменении окраски плодов, например, томатов при созревании. В первом случае в лейкопластах постепенно формируется характерная для хлоропластов структура внутренних мембранных систем, включая граны, на тилакоидах которых накапливается хлорофилл, и пластида становится зеленой.

При превращении хлоропластов в хромопласты постепенно разрушается внутренняя мембранная структура (тилакоиды гран и стромы), пластиды уменьшаются в размерах, идет накопление веществ в пластоглобулах, число и размер которых увеличивается, а позднее они становятся преобладающим компонентом пластид. В дальнейшем хлорофилл полностью разрушается и перестает маскировать каротиноиды, которые становятся отчетливо видимыми и обуславливают желтую и оранжевую окраску осенних листьев. Обратный процесс преобразования хромопластов в хлоропласты в природе не происходит, поэтому хромопласты можно рассматривать как конечный этап развития пластид (этап их старения).

В хромопласты могут превращаться и лейкопласты, например, в некоторых выделительных тканях при их старении, а также при образовании хромопластов в корнеплодах моркови.

**Митохондрии.** Впервые митохондрии (греч. *mitos* — нить и *chondrion* — зерно, гранула) обнаружил впервые в животной клетке в 1882 г. А. Флемминг (1881–1959), а в растительной клетке — немецкий цитолог Ф. Мевес (1878–1923) в 1904 г. Форма, величина, число и положение митохондрий в цитоплазме постоянно меняются. Под электронным микроскопом они выглядят как постоянно перемещающиеся сферические, удлинённые, иногда лопастные диаметром 0,3–1 мкм и более сложные — гантелевидные, чашевидные, ветвистые тельца. Обычно в клетке содержится несколько десятков митохондрий, но может быть и несколько единиц, и несколько сотен. Это зависит от типа клетки, фазы ее развития и состояния. Совокупность митохондрий в клетке называют *хондриомом*.

Двумембранная оболочка этих органелл (рис. 28), в отличие от оболочки ядра, не имеет пор. Внутренняя мембрана также образует особые выросты — *кристы* (лат. *crista* — гребень). Они, в отличие от тилакоидов пластид, расположены беспорядочно. Пространство между кристами заполнено матриксом — гомогенным веществом различной электронной плотности. В нем обычно находятся рибосомы, как правило, более мелкие, чем рибосомы цитоплазмы. В более светлых зонах матрикса располагаются нити митохондриальной ДНК.

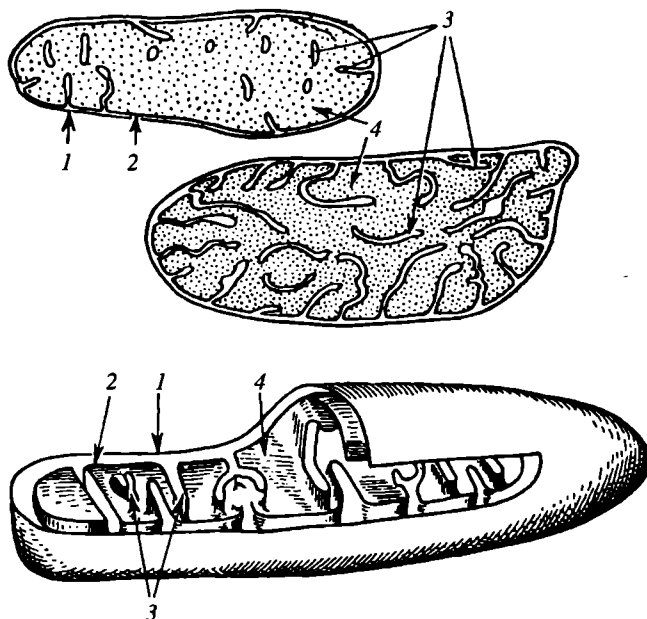


Рис. 28. Строение митохондрии (по Арронет, 1974). Вверху и в середине — вид продольного среза через митохондрию (вверху — митохондрия из эмбриональной клетки кончика корня; в середине — из клетки взрослого листа элодеи). Внизу — трехмерная система, на которой часть митохондрии срезана: 1 — паружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — кристы; 4 — матрикс



На внутренних мембранах митохондрий происходят процессы окислительного фосфорилирования: окисление органических веществ с выделением энергии и связывание этой энергии в виде макроэргических связей при присоединении одного остатка фосфорной кислоты к молекуле АДФ с образованием АТФ. В дальнейшем эта энергия переносится молекулами АТФ в места наиболее интенсивного обмена веществ, туда, где она необходима, и высвобождается при отделении остатка фосфорной кислоты и преобразовании молекулы АТФ снова в АДФ. Поэтому АТФ признали универсальным переносчиком энергии в клетке.

Считается, что наиболее вероятным способом воспроизведения митохондрий является их деление, которому предшествует рост этих органелл. В целом растительные клетки содержат меньше митохондрий, чем животные клетки. Интенсивность окислительного фосфорилирования в них также меньше, что, видимо, связано с особенностями поглощения энергии организмами этих двух царств.

Пластиды и митохондрии объединяет не только наличие двумембранной оболочки и способность мембран к образованию выростов. Во всех этих органоидах есть собственные молекулы ДНК, но развитие их находится под контролем ядра, поэтому пластиды и митохондрии относят к полуавтономным структурам.

**Гипотеза симбиотического происхождения фототрофных растительных клеток.** Общие черты структурной организации пластид и митохондрий (наличие двумембранной оболочки, собственных рибосом и ДНК, автономного белкового синтеза, не контролируемого клеточным ядром и т.п.) подтолкнули ученых к гипотезе о том, что фототрофная эукариотическая клетка в процессе эволюции могла возникнуть в результате внедрения в нее автотрофных и гетеротрофных прокариот, которые и дали начало пластидам и митохондриям. Сходные мысли о сожительстве прокариотических цианобактерий (синезеленых водорослей) с клетками эукариот высказывал во второй половине XIX в. русский физиолог растений А.С. Фаминцын (1835–1918). В наши дни эта гипотеза о происхождении растительных клеток путем симбиоза (сожительства — греч. син (сим) — вместе и биос — жизнь) прокариотических и эукариотических клеток подтверждена новейшими данными о молекулярном строении пластид и митохондрий. Оказалось, что строение их внутренней мембраны, РНК и ДНК близки к таковым у прокариот и значительно отличается от таковых у собственной клетки. Поэтому многие ученые склонны признать теорию симбиотического происхождения фототрофной клетки. Сам процесс внедрения прокариот в клетку представляется следующим образом: предшественниками симбионтов были бактерии, которые оказались «встроенными» в эукариотическую клетку, так как находились в углублениях плазмалеммы, но за пределами протопласта. Затем окружающая их плазмалемма сомкнулась и стала изолирующей наружной мембраной органелл, в которые превратились бывшие симбионты.

**Эндоплазматический ретикулум.** *Эндоплазматическая сеть* — эндоплазматический ретикулум (греч. endon — внутри и plasma — оформленный; лат. reticulum — сеточка) представляет собой трехмерную структуру из системы субмикроскопических цистерн, ограниченных мембранами и пронизывающих цитоплазму. Плоские цистерны

выглядят сбоку как две элементарные мембраны с узким промежутком между ними и имеют вид каналов. Цистерны ретикулума обычно не сплошные, а пронизаны многочисленными отверстиями (окнами), границы которых определяют сливающиеся по краям мембраны. Эндоплазматический ретикулум является, по-видимому, анастомозирующей структурой неопределенной протяженности.

В зависимости от типа и фазы развития клетки, число цистерн меняется. Тем не менее, они есть во всех живых клетках.

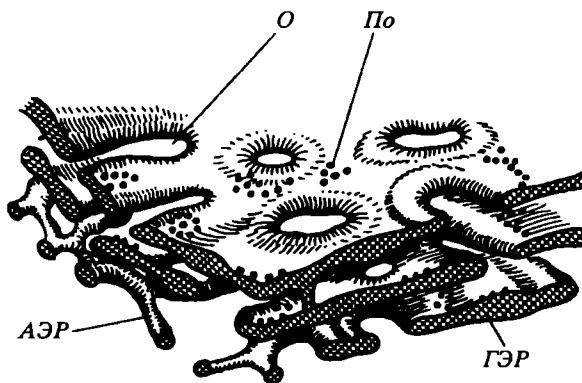
Различают *гранулярный* (шероховатый) эндоплазматический ретикулум с прикрепленными к его мембранам рибосомами и *гладкий агранулярный* — без них (рис. 29). Синтезированные рибосомами белки и разнообразные ферменты накапливаются в цистернах, передвигаются в полости клетки. По каналам могут направленно передвигаться также ионы солей и крупные макромолекулы.

Агранулярный ретикулум обычно развит в клетке слабее, часто вообще отсутствует. Как правило, он представлен узкими (25–75 нм) неветвящимися трубками, реже пузырьками или цистернами. Он образуется из гранулярного ретикулума в результате утраты рибосом. В небольшом количестве этот вид ретикулума присутствует в клетках меристем, в дифференцирующихся и зрелых клетках некоторых тканей он сильно развит, например, в выделительных, особенно образующих много липофильных веществ (эфирные масла, смолы, каучуки).

*Аппарат Гольджи* получил свое название, как уже указывалось, по фамилии открывшего этот органоид итальянского ученого К. Гольджи. В клетках растений он состоит из отдельных *телец Гольджи* (рис. 30), или *диктиосом* (греч. dyction — сеть и soma — тело) и *пузырьков Гольджи*. Диктиосома образована стопкой из 5–7 (иногда до 20) круглых цистерн диаметром около 1 мкм и толщиной 20–40 нм, ограниченных одной мембраной. На поперечном срезе цистерны имеют вид замкнутых прямых или дуговидно загнутых парных мембран. Цистерны диктиосомы пронизаны многочисленными окнами и даже могут переходить в систему тонких ветвящихся трубок.

Рис. 29. Трехмерная схема цистерн гранулярного и трубок агранулярного ретикулума (по А.Е. Васильеву, 1988):

*АЭР* — трубка агранулярного эндоплазматического ретикулума; *ГЭР* — цистерна гранулярного эндоплазматического ретикулума; *О* — окно в ретикулярной цистерне; *По* — прикрепленная полисома



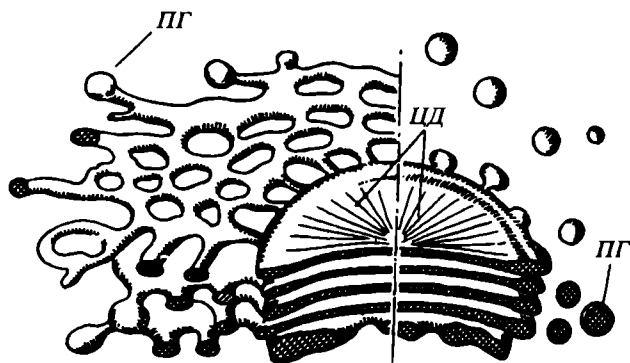


Рис. 30. Диктиосомы (по Васильеву, 1988):

ПГ — пузырек Гольджи; ЦД — цистерна диктиосомы в плане

Число диктиосом в клетке определяется фазой ее развития и может быть от 10–50 до нескольких сотен. В меристематических клетках их много, в клетках некоторых водорослей — всего одна.

Пузырьки Гольджи отчленяются от краев диктиосомных цистерн или концов трубок. Они есть в пределах всего протопласта и даже в непосредственной близости от плазмалеммы. По числу пузырьков Гольджи судят об активности клетки.

Происхождение диктиосом и источник пополнения мембран их цистерн у растений выяснены недостаточно. У водорослей, как и у животных, пополнение цистерн идет за счет отчленяющихся от эндоплазматического ретикулума пузырьков и объединения их в новые цистерны. Эта часть диктиосомы получила название полюса регенерации, или полюса образования диктиосомы. Созревание цистерны происходит по мере ее перемещения к противоположной стороне — стороне секреции, или секреторному полюсу диктиосомы. Поэтому мембранный материал, теряемый на секреторном полюсе диктиосомы, постоянно пополняется за счет пузырьков ретикулума на регенерационном полюсе. Число и размер цистерн в диктиосоме не меняется, а только происходит их непрерывное обновление — «ток» мембран от регенерационного полюса к секреторному.

У высших растений диктиосомы также обладают полярностью. Но четкой связи их с эндоплазматическим ретикулумом не установлено. Неясно также, каким образом увеличивается число диктиосом в клетке этих растений. Возможно, у них происходят поперечное расщепление всех цистерн диктиосомы на две части и последующее расхождение их друг от друга.

Аппарат Гольджи в растительной клетке выполняет важнейшие функции. Первая из них — секреция и концентрация важнейших полисахаридов матрикса клеточных оболочек и полисахаридно-белковых комплексов с высокой вязкостью, составляющих основу слизей, например в кончиках корня. Благодаря пузырькам Гольджи эти вещества транспортируются в определенные участки клетки. В то время, пока пузырек Гольджи перемещается по цитоплазме, его мембрана утолщается и приобретает сходство с плазмалеммой. Именно поэтому возможны соединение ее с плазмалеммой

и удлинение последней, так необходимое при увеличении размеров клетки. При этом вещества пузырька Гольджи изливаются в матрикс оболочки клетки.

Аппарат Гольджи участвует также в распределении и внутриклеточном транспорте гидролитических ферментов, синтезируемых элементами гранулярного ретикулула, в образовании вакуолей и лизосом.

Увеличение плазмалеммы за счет мембран пузырьков Гольджи завершает мембранный поток, который, возможно, начинается от выростов наружной мембраны ядра и проходит через мембраны эндоплазматического ретикулула и аппарата Гольджи. Это может свидетельствовать в пользу гипотезы об естественной эволюции клетки через специализацию ее компартментов, ограниченных мембранными комплексами.

**Лизосомы.** Впервые лизосомы обнаружил в 1955 г. Де Дюв в клетках печени. Матиль нашел их в 1964 г. в гифах гриба *Neurospora crassa*, а в 1968 — в клетках проростков кукурузы. Это мелкие (0,5–2 мкм) цитоплазматические отграниченные мембраной образования с густозернистой стромой, в состав которой входит большое количество гидролитических ферментов — гидролаз, способных расщеплять органические вещества, в том числе — биополимеры.

Главной функцией лизосом в растительной клетке является *локальный автолиз* (греч. *autos* — сам и *lysis* — растворение) или *локальная автофагия* (греч. *phagos* — пожирающий) — разрушение отдельных участков цитоплазмы собственной клетки, заканчивающееся образованием на его месте цитоплазматической вакуоли. Деятельность лизосом двойственна. С одной стороны они очищают полость клетки от уже неработающих органоидов. Соприкасаясь с одним из них, лизосома изолирует с помощью своей мембраны его и часть цитоплазмы вместе с ним, как бы обволакивая участок клетки. Позднее внутренняя мембрана изолирующей цистерны разрушается, и под действием гидролитических ферментов внутреннее содержимое лизируется с образованием цитоплазматической вакуоли. Оболочка лизосомы становится тонопластом. Образующиеся при лизисе низкомолекулярные соединения поступают через тонопласт в протопласт и используются в обмене веществ. Поэтому локальный автолиз в растительной клетке имеет защитное значение, а именно, представляет собой переработку отходов и их реутилизацию. Это особенно важно при недостатке некоторых из веществ, их молекулы и ионы снова включаются в процессы метаболизма.

Лизосомы благодаря гидролитическим ферментам способны очищать полость клетки при отмирании протопласта, например при образовании водопроводящих элементов.

Лизосомы, как и пузырьки Гольджи, выносят в матрикс оболочки отбросы. Это еще один способ освобождения протопласта от веществ, исключенных из обмена.

Образования, сходные с лизосомами, находятся у растений также и в метаболически активных клетках. По мнению А. Фрей-Висслинга, лизосомы в растительных клетках способны не только расщеплять, но и синтезировать некоторые вещества. Они описаны в секреторных клетках нектарников.

И все же главнейшая функция лизосом растительной клетки — образование вакуоли в ходе ее роста растяжением. Ю.В. Гамалей (1972 г.) охарактеризовал все стадии

развития автолитических вакуолей в дифференцирующихся трахеидах ксилемы корней хвойных растений и пришел к заключению, что центральную вакуоль растительной клетки можно интерпретировать как вторичную лизосому. Но эта вакуоль приобретает уже свои, специфические функции: поддержание тургора, хранение запасов и изоляция отходов. Поэтому вакуоль в зрелых клетках, как будет сказано далее, не обладает признаками органоидов и к ним не относится.

**Рибосомы.** *Гранулярные органеллы* без мембранной оболочки — рибосомы образованы двумя (большой и малой) сферическими рибонуклеопротеидными субъединицами, соединенными между собой путем самосборки ионами  $Mg^{2+}$ . Предшественники рибосом, как уже указывалось, образуются в результате деятельности ядрышка, проходят через поры ядерной оболочки и окончательно формируются в цитоплазме. В их составе содержатся в равном количестве белки приблизительно 20 типов, рибосомальная РНК и немного липидов. Они свободно располагаются в цитоплазме, прикреплены к нитям эндоплазматического ретикулума, есть на наружной мембране ядра со стороны цитоплазмы, в строме митохондрий и пластид. Рибосомы цитоплазмы образуют более или менее многочисленные скопления, объединенные нитями информационной РНК — полисомы. Функция рибосом — синтез белков. Существует прямая зависимость между количеством рибосом и интенсивностью синтеза белка в клетке.

**Вакуоль.** В дифференцированной клетке, как правило, имеется крупная центральная вакуоль. Эта полость в клетке заполнена водянистым содержимым — *клеточным* или *вакуолярным соком* и изолирована от протопласта его внутренней пограничной мембраной, которую называют *тонопластом* (лат. *tonus* — напряжение, греч. *пластос* — вылепленный, оформленный). В зрелых клетках центральная вакуоль может занимать до 70–90% объема, а протопласт располагается лишь постенно.

*Клеточный сок* — это, как правило, водный раствор различных веществ. Большинство из них относится к продуктам жизнедеятельности протопласта, появляющимся и исчезающим в различные периоды жизни клетки. Химический состав и концентрация клеточного сока очень изменчивы и зависят от вида растения, состояния клетки и положения ее в теле растения. Более всего в клеточном соке содержится *сахаров*: сахарозы, глюкозы и фруктозы. Они служат основным питательным материалом клетки и играют роль запасных веществ. В клеточном соке кактусовых, толстянковых, орхидных полисахариды накапливаются в виде слизи.

В вакуолях клеток созревающих семян в виде коллоидного раствора содержатся многочисленные *белки*. Эти вакуоли называют белковыми. Позднее при обезвоживании семян во время их созревания белковые вакуоли преобразуются в белковые тельца — алейроновые зерна.

Вакуоли хранят не только запасные вещества, в них содержатся также и продукты, выведенные окончательно из обмена веществ — отбросы.

В клеточном соке наиболее распространены такие *органических кислоты*, как лимонная, яблочная, щавелевая и янтарная. При созревании плодов они обычно используются клеткой, и кислый вкус плодов пропадает. Соли органических кислот необходимы в осмотических процессах в клетке.

*Дубильные вещества* — танины — также присутствуют в клеточном соке. Они имеют вяжущий вкус. Таниноносные клетки могут быть рассеяны между другими клетками или собраны в группы. Богаты танинами клетки коры дуба, ивы, ели, бадана, незрелых плодов грецкого ореха, листьев чая. Эти вещества обладают антисептическими свойствами и защищают растение от инфекции.

В клеточном соке часто представлены *алкалоиды* — разнообразные в химическом отношении вещества горького вкуса. В настоящее время описано более двух тысяч алкалоидов. К ним принадлежат многие растительные яды: кофеин (в семенах кофе), атропин (во всех органах беладонны), морфин, кодеин (в плодах мака). Некоторые алкалоиды используют как лекарственные средства.

*Гликозиды* — соединения сахаров со спиртами и другими веществами также присутствуют в клеточном соке. К гликозидам относятся многие пигменты клеточного сока, придающие ему синий, красный, фиолетовый и желтый цвет.

Значение органических кислот, танинов, алкалоидов и гликозидов пока не выяснено окончательно. Раньше думали, что гликозиды, алкалоиды, дубильные вещества следует относить к отбросам. Сейчас показано, что многие из них могут снова вовлекаться в процессы обмена веществ. Поэтому их можно рассматривать и как запасные вещества.

Главнейшая функция вакуоли — *обеспечение осмотических свойств клетки*, прежде всего, *поддержание тургора* (лат. *turgescere* — набухать) — упругого напряженного состояния клетки, вызванного давлением протопласта на клеточную оболочку. Оно обусловлено высокой концентрацией ионов и сахаров в клеточном соке по сравнению с внешней внеклеточной средой. Тонoplast значительно замедляет диффузию этих веществ из вакуоли и в то же время он легко проницаем для воды. Поэтому при достаточном насыщении оболочки водой из внешней среды она свободно поступает сначала в цитоплазму, а потом в вакуоль. Такой односторонний процесс диффузии воды из зоны с меньшей концентрацией растворенного вещества (из внешней среды или из соседней клетки) в зону с большей концентрацией растворенного вещества (клеточный сок) через полупроницаемые мембраны (плазмалемму и тонoplast) носит название *осмоса*. Поступающая в клеточный сок вода оказывает давление на тонoplast, а через него на постенный слой протопласта и на клеточную оболочку, вызывая напряженное, упругое ее состояние или *тургор* клетки. Плазмалемма в этом случае занимает постенное положение, примыкает к оболочке клетки.

Во многом благодаря тургору у сочных органов (листьев, недревесневших стеблей) сохраняются форма и положение в пространстве, их сопротивление действию механических факторов.

Если клетку поместить в гипертонический (большей концентрации, чем клеточный сок) раствор какой-то соли с некрупными ионами, например, NaCl, начинается осмотический выход воды из вакуоли. Объем вакуоли сокращается, эластичный протопласт отходит от оболочки клетки, плазмалемма следует за ним, теряет постенное положение, клетка переходит в состояние *плазмолиза* (рис. 31). Плазмалемма следует за протопластом в связи с тем, что сила сцепления двух жидкостных структур (ее и

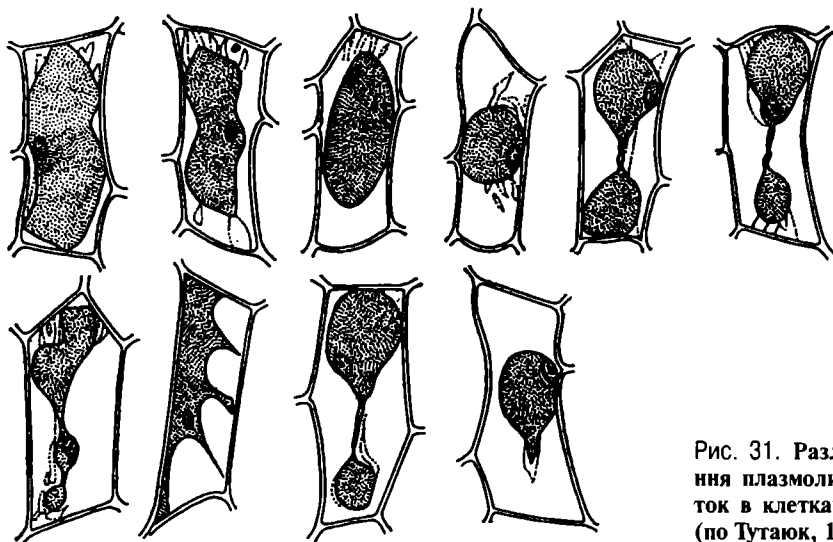


Рис. 31. Различные состояния плазмолизованных клеток в клетках кожицы лука (по Тутаюк, 1980)

протопласта) всегда выше, чем между твердой оболочкой и ею. Пространство между плазмалеммой и оболочкой заполняется раствором плазмолитика, поскольку клеточная оболочка пропускает ионы натрия и хлора и воду, а плазмалемма — лишь молекулы воды.

Понятие «плазмолиз» рассматривают в двух смыслах: как процесс перехода клетки из состояния тургора в состояние плазмолиза и как состояние плазмолиза.

Состояние плазмолиза обратимо, тургор восстанавливается при переносе клетки в воду или гипотонический раствор (раствор меньшей концентрации, чем клеточный сок в данном случае). Процесс перехода клетки из состояния плазмолиза в состояние тургора называют *деплазмолизом*.

Плазмолиз и деплазмолиз служат показателями живого состояния клетки, так как указывают на целостность и полупроницаемость мембран, что свойственно только живым клеткам.

Тургорное давление не только поддерживает форму неодревесневших частей растений. Оно является одним из факторов роста клетки за счет увеличения размеров вакуоли и растяжения первичной оболочки клетки. У клеток животных нет центральной вакуоли, они растут за счет увеличения количества цитоплазмы. Поэтому они обычно меньше по сравнению с растительными клетками.

Центральная вакуоль возникает путем слияния мелких цитоплазматических вакуолей, имеющих уже в меристематических клетках. Происхождение цитоплазматических вакуолей до конца не выяснено, но они могут возникать за счет деятельности лизосом. Они могут возникать также за счет локальных расширений цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, мембраны которого теряют рибосомы. Эти образования изолируются, округляются, а ретикулярная мембрана становится их

тонопластом. Другой возможный путь — отчленение ретикулярными цистернами агранулярных пузырьков, которые, сливаясь друг с другом, дают начало мелким вакуолям.

Образование вакуолей может, по-видимому, происходить и при участии элементов аппарата Гольджи. Некоторые ученые, как уже указывалось, считают вакуоль вторичной лизосомой.

**Клеточные включения.** У растений в отличие от животных нет специализированных органов выделения. Видимо, поэтому каждая клетка содержит в гиалоплазме, различных органеллах, вакуоле, реже — в клеточной оболочке избыточные вещества, выключенные из обмена: запасные и «отбросы». Избыточное накопление этих веществ в органеллах, например в амилопластах, часто приводит к отложению их в аморфном виде или в форме кристаллов. Так образуются клеточные включения. Они всегда имеют определенную форму, по которой их легко различать под микроскопом. Наличие, форма и распределение включений являются в ряде случаев таксономическими признаками — по ним можно различать растения разных видов, родов и даже семейств.

Запасные вещества откладываются в клетке в форме крахмальных зерен, алейроновых (белковых) зерен, капель жира. Чаще всего они локализируются в плодах и семенах, подземных органах запаса — корневищах, клубнях, луковицах, запасующих тканях стеблей и корней. Именно поэтому эти части растений человек обычно использует в пищу и на корм домашним животным.

*Крахмал* является основным запасным веществом растений. Он откладывается во всех органах растения. Особенно богаты им семена, подземные побеги, паренхима проводящих тканей и стеблей древесных растений. В семенах крахмал накапливается сравнительно у немногих растений: злаки, бобовые, гречишные, некоторые виды других семейств. Крахмал зерновок хлебных злаков (рис. 32) — кукурузы, ржи, пшеницы, овса, ячменя, а также клубней картофеля — важнейший источник углеводов для человека и домашних животных. Пшеничная мука, например, почти на 75% состоит из крахмала, в клубнях картофеля крахмала содержится до 20–30%.

По химической природе крахмал — полисахарид  $\alpha$ -1,4-D-глюкан, построенный из сотен глюкозных мономеров. Различают *первичный*, или *ассимиляционный*, и *вторичный*, или *запасной*, крахмалы. Ассимиляционный крахмал в виде одного или нескольких зерен образуется в хлоропластах на свету при избытке сахаров. Это предотвращает чрезмерное повышение осмотического давления в фотосинтезирующих клетках. Ночью ассимиляционный крахмал гидролизуется до растворимых сахаров и в виде так называемого *транзитного* крахмала перемещается в другие части растения. В клетках подземных органов, а также в паренхиме стеблей откладывается запасной крахмал. Вначале в строме амилопласта формируются один-два, несколько или много (в зависимости от вида растения) образовательных центров. Затем последовательно вокруг их происходит наложение новых слоев крахмала на уже имеющиеся. Смежные слои могут иметь разные коэффициенты преломления света и поэтому видны под микроскопом.



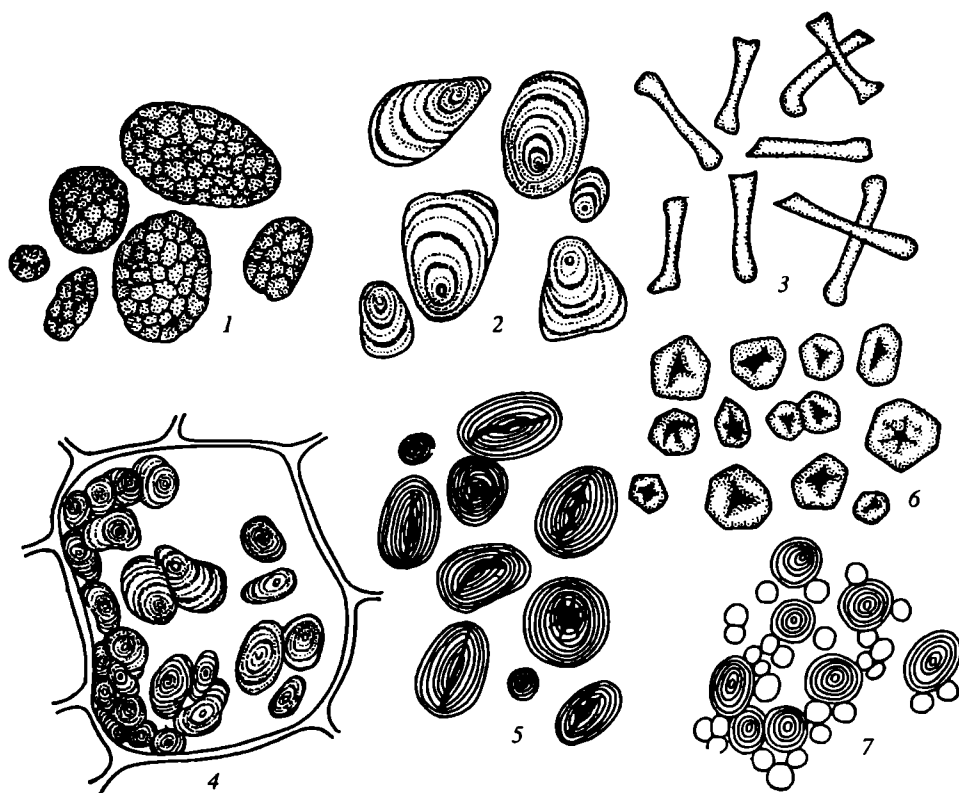


Рис. 32. Крахмальные зерна (по Тутаяк, 1980):

1 – сложные овса; 2 – картофеля; 3 – молочая; 4 – в клетках черешка грани; 5 – фасоли; 6 – кукурузы; 7 – пшеницы

С ростом *крахмального* зерна (или нескольких зерен) объем амилопласта увеличивается, а объем стромы уменьшается. При обильном крахмалонакоплении объем амилопласта увеличивается настолько, что слой его стромы становится тонким и трудно различимым в световом микроскопе.

Обычно крахмальные зерна имеют сферическую, яйцевидную или линзовидную форму (см. рис. 32). Если в амилопласте закладывается один образовательный центр, формируется *простое* крахмальное зерно, если много (у шпината, например, до нескольких тысяч), то *сложное* из многочисленных простых зерен гексагональной формы. Сложные крахмальные зерна можно наблюдать в клетках плодов риса, овса, гречихи. Иногда вокруг нескольких крахмальных зерен начинают откладываться общие крахмальные слои, образуя *полусложное* крахмальное зерно. Такие зерна есть в клетках клубней картофеля.

Крахмальные зерна разных растений различны и по размерам. Наиболее крупные зерна (до 100 мкм) характерны для клеток клубней картофеля. В клетках эндосперма зерновок ржи и пшеницы — два типа крахмальных зерен: мелкие (2–9 мкм) и более крупные (30–45 мкм), в эндосперме зерновок кукурузы формируются только мелкие (5–30 мкм) крахмальные зерна.

Благодаря упорядоченному расположению молекул крахмала, крахмальные зерна обладают свойствами кристаллов. Поэтому в поляризованном свете они дают двойное лучепреломление, в результате которого образуется черный крест с пересечением лучей в центре крахмального зерна. В то же время крахмальные зерна обладают свойствами коллоидов: крахмал набухает в горячей воде, что используется при приготовлении клейстера.

Тип, форма, размер, число крахмальных зерен и их строение (положение образовательного центра, слоистость, наличие или отсутствие трещин) специфичны для вида растения, и иногда даже для отдельных сортов. По особенностям строения крахмальных зерен можно установить, из плодов какого вида растения была получена мука и есть ли в ней примеси муки из других растений.

**Липиды** — второй по значимости для растения тип запасующих веществ после крахмала. Жиры преобладают среди запасующих веществ в семенах, поскольку это наиболее энергетически выгодная и «экономная» группа органических веществ: они вдвое калорийнее углеводов и белков. Семена хлопчатника и арахиса могут содержать до 40% масел от массы сухого вещества. Известны такие растительные масла, как кедровое, облепиховое, рапсовое, оливковое, соевое, подсолнечное и др. Их добывают из семян.

Липиды откладываются в клетках растений в виде *липидных капель* — это субмикроскопические сферические тела, видные в световом микроскопе как сильно преломляющиеся световые точки. Иногда их называют поэтому *сферосомами*. Эти включения содержатся, как правило, в гиалоплазме.

Много жирных кислот откладывается в форме липидных капель осенью в древесинной паренхиме хвойных деревьев, а также липы, березы, дуба. Эти вещества обеспечивают растения энергией весной следующего года во время выхода их из состояния покоя.

**Белковые включения** содержатся в виде аморфных и кристаллических отложений разнообразной формы и строения в различных частях клетки: в нуклеоплазме и перинуклеарном пространстве ядра (железки листьев тополя и ольхи), гиалоплазме (клубни картофеля), строме лейкопластов (корни фасоли), расширениях эндоплазматического ретикулума (корни многих крестоцветных), матриксе митохондрий. Как кристаллические, так и аморфные включения встречаются в вакуолях. Обычно они образуются в клетках запасующих тканей семян.

Различают сложные и простые белковые включения. Простые белковые включения содержат только аморфный белок и встречаются реже (например, в клетках семян бобовых, риса, кукурузы).

Сложные белковые включения называют также *белковыми тельцами* (рис. 33), или алейроновыми зернами (греч. *aleuon* — пшеничная мука). По размерам они различ-

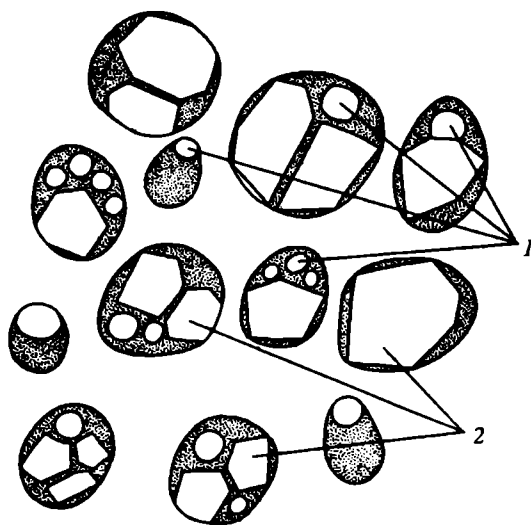


Рис. 33. Алейроновые зерна в семенах клешевины (по Тутаяк, 1980):  
1 – глобоид; 2 – кристаллоид

ны и чаще всего не видимы в световой микроскоп, за редким исключением, как в клетках семян клешевины. Белковые тельца в семенах имеют почти сферическую форму, размерами 0,2–20 мкм, окружены одномоембранной оболочкой. Матрикс их образован аморфным белком. В него погружен один (реже 2–3) ромбоэдрический белковый кристаллоид и один, несколько или много сферических *глобоидов*. Глобоиды содержат кристаллы фитина – калиево-магниево-кальциевой соли инозитгексафосфорной кислоты. Поэтому белковые тельца являются местом хранения не только белков, но и жизненно важных для растения ионов  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{P}^{3+}$ . Такие сложные белковые тельца характерны для клеток семян растений, в которых запасаются не только белки, но и масла: лен, подсолнечник, тыква, горчица, клешевина.

Белковые тельца образуются в клетке во время формирования семян. Сначала белки, синтезированные рибосомами, откладываются в вакуоли. Затем при созревании семян, сопровождающемся их обезвоживанием, белковые вакуоли высыхают, а белок и фитин выпадают в осадок и кристаллизуются. В результате этого в сухом зрелом семени белковые вакуоли преобразуются в белковые тельца (алеироновые зерна).

При прорастании семян белковые тельца набухают, белки и вещества глобоида распадаются на менее сложные и усваиваемые зародышем. Эти вещества поступают к растущим частям зародыша и являются основными на начальных этапах развития молодого растения.

**Кристаллические включения** также присутствуют в клетке. Наряду с органическими белковыми кристаллоидами и кристаллами каротиноидов в хромопластах в растительной клетке могут откладываться кристаллы минеральных веществ: оксалата (реже карбоната) кальция, еще реже – кремнезем. Оксалат кальция кристаллизуется в клеточном соке и в отличие от органических кристаллов является конечным продуктом жизнедеятельности протопласта. Кристаллизация оксалата кальция – это способ

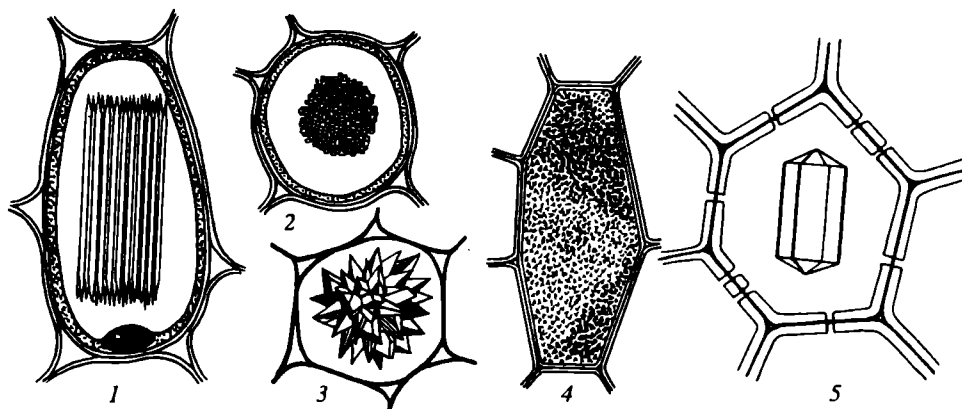


Рис. 34. Формы кристаллов оксалата кальция в клетках:

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

выведения из обмена веществ избытков кальция (рис. 34). Видимо, неслучайно кристаллы оксалата кальция образуются в больших количествах в тех органах и тканях, которые периодически сбрасываются с растения: в листьях, вторичных и третичных покровных тканях стеблей и корней. Однако есть данные о том, что при определенных условиях эти кристаллы исчезают из вакуолей. В этом случае их можно рассматривать как форму отложения запасного кальция.

Форма кристаллов оксалата кальция разнообразна и часто специфична для определенной группы растений. Это могут быть *одиночные кристаллы* ромбоэдрической, октаэдрической или удлинённой формы (в клетках наружных сухих чешуй лука), *друзы* (чешск. druze – группа) – шаровидные образования, состоящие из многих мелких сросшихся кристаллов (в клетках корневищ, коры, корки, черешков и эпидермы листьев многих растений), *рафиды* (греч. raphis – швейная игла) – мелкие игольчатые кристаллы, соединенные в пучки (в клетках стебля и листьев винограда), и кристаллический песок – скопления множества мелких одиночных кристаллов (в паренхимных клетках многих пасленовых). Наиболее часто оксалаты кальция встречаются в форме друз.

#### 2.1.4 Деление клеточных ядер. Морфогенез клетки

**Типы делений клеточных ядер.** Для растений, как и для животных, свойственны два основных типа деления клеточных ядер: *митоз* (греч. mitos – нить), или *кариокinesis*, и *мейоз*. Интерфаза и первые фазы митоза (профаза и метафаза) у растений и животных сходны (рис. 35). Различия начинаются в анафазе, когда на смену волокнам митотического веретена после расхождения хроматид формируется специализированное цилиндрическое образование из микротрубочек – *фрагмопласт* (греч.

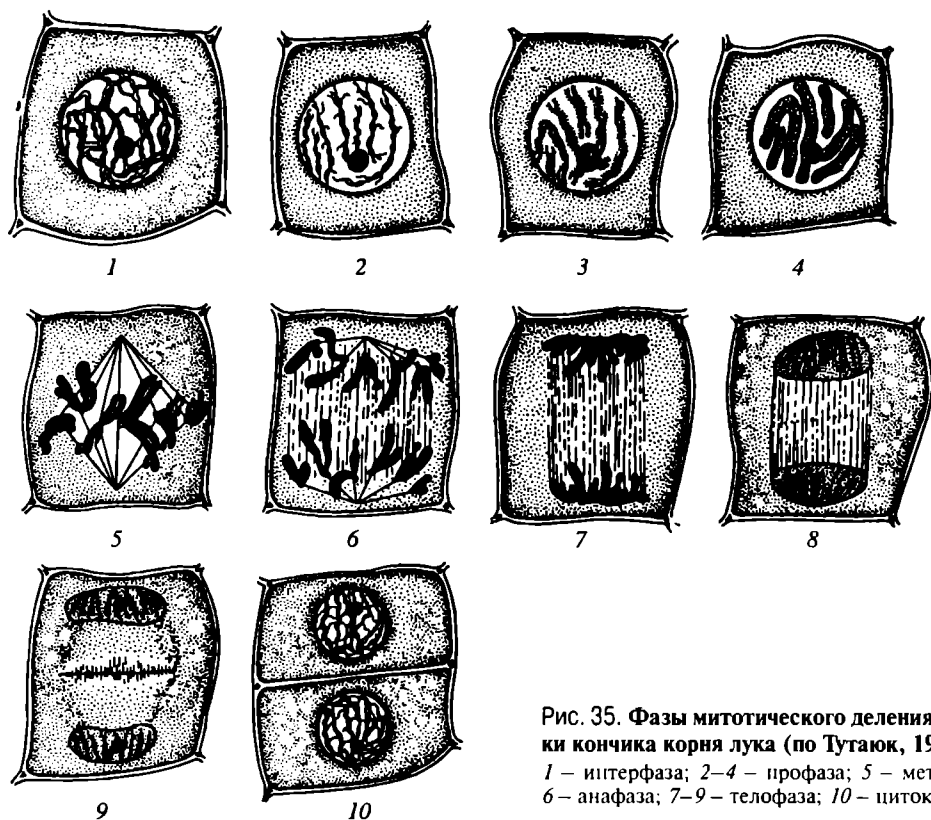


Рис. 35. Фазы митотического деления клетки кончика корня лука (по Тутаяк, 1980):

1 – интерфаза; 2–4 – профаза; 5 – метафаза; 6 – анафаза; 7–9 – телофаза; 10 – цитокinesis

phragmos – перегородка). В дальнейшем в телофазе из пузырьков аппарата Гольджи образуется клеточная пластинка, растущая центробежно. Она делит надвое цитоплазму материнской клетки в плоскости, перпендикулярной ее длинной оси. Происходит *цитокinesis* – деление клетки. Завершается клеточный цикл образованием первичной оболочки у обеих дочерних клеток. Таким образом, у растительных клеток в отличие от животных клеток деление цитоплазмы как и деление ядра регулируется и обеспечивается нитями митотического веретена и фрагмопласта. В результате клеточного цикла образуются две клетки, идентичные между собой и с материнской клеткой.

Чередование митоза и цитокinesis с интерфазой, называемое *клеточным циклом*, свойственно клеткам образовательных тканей (меристем). Деление – их основная функция. Только в меристемах (апикальных корня и побега, боковых – камбия, феллогена и перицикла, интеркалярных) образуются новые диплоидные клетки, из которых в будущем строится тело растения. Биологическое значение митоза состоит в поддержании постоянства числа хромосом в клетках вегетативного тела всего растения.

**Мейоз** (греч. *meioun* — уменьшение) или редукционное деление. Этот процесс протекает у споровых растений в спорангиях, у семенных — в пыльниках и ядре семязачатка. В результате мейоза, как и у организмов других царств, образуются четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. Из этих клеток формируются споры. Поэтому мейоз высших растений называют *спорическим*. Однако мейоз тесно связан с половым процессом: из спор образуются гаметофиты, в разной степени развитые у разных таксономических групп растений (см. детальнее в подразд. 4.1.3). На определенной стадии развития гаметофитов возникают женские и мужские половые органы, в которых со временем формируются половые клетки — гаметы. Позднее происходит оплодотворение — слияние гамет с образованием зиготы и нового организма с диплоидными клетками.

Таким образом, мейоз — особый механизм, посредством которого увеличенное при половом процессе вдвое (обычно диплоидное) число хромосом соответственно уменьшается в два раза — до гаплоидного. Так происходят постоянные из поколения в поколение закономерные уменьшение и увеличение числа хромосом вдвое, а в результате у особей разных поколений одного и того же вида сохраняется постоянный набор хромосом, один из важных видовых критериев. В этом основное биологическое значение мейоза.

В ходе мейоза у растений, как и у животных, во время первого мейотического деления хромосомы могут обмениваться друг с другом отдельными участками хромосом. Благодаря этому и случайному распределению хромосом в анафазе первого мейотического деления, возникающие гаплоидные клетки содержат разнообразнейшие сочетания хромосом. Это обеспечивает разнообразие признаков у последующих поколений и, таким образом, поставяет материал для естественного отбора.

**Полиплоидия.** В некоторых случаях при образовании спор редукционное деление не происходит. В этом случае и гаметофит, и образующаяся затем яйцеклетка и даже спермии остаются диплоидными. В результате клетки дочернего организма будут содержать триплоидный (если редукция произошла при образовании только микроспор, или только мегаспор) или тетраплоидным (если редукция предшествовала образованию обоих типов спор). Такие растения называют *полиплоидными*. Степень плоидности может быть больше четырех (8-, реже 16-, 32-кратной и т.д.). Полиплоидные растения встречаются и в естественных условиях произрастания. У одного и того же вида число хромосом может колебаться значительно: у одной из красивейших вероник Кавказа — вероники горечавковой двойной набор хромосом может быть равен 16, 32, 48, 80. Полиплоидия, видимо, имела большое значение при образовании многих культурных растений от их диких сородичей. Полиплоиды обычно выглядят иначе, чем диплоиды. Они имеют более крупные размеры и тела, и плодов.

Увеличение числа хромосом может быть вызвано искусственным путем: облучением рентгеновскими лучами, обработкой веществами, разрушающими микротрубочки веретена деления, другими воздействиями. Так получают многие современные сорта культурных растений и их гибриды.

**Эндомитоз** (греч. *endon* — внутри) — удвоение числа хромосом в ядрах клеток. В ряде случаев полиплоидными становятся отдельные клетки диплоидного растения.

Это происходит из-за нарушения митоза, когда в профазе ядерная оболочка не фрагментируется, количество хромосомного материала неоднократно удваивается, а хромосомы не расходятся, и дочерние ядра не образуются. Этот процесс получил название эндомитоз. Эндомитоз характерен для некоторых клеток постоянных тканей, таких как клетки железистых волосков, членики сосудов, склериды, волокна и др. Степень плоидности таких клеток может увеличиваться в десятки и сотни раз.

В природе достаточно распространено размножение организмов, не сопровождающееся половым процессом. У растений оно называется *апомиксис* (греч. апо – без, миксис – смешение) – размножение без полового процесса. В случае *апогамии* гаметы не образуются, а зародыш развивается из синергиды или антиподы зародышевого мешка, а также из клеток нуцеллуса. В случае *апоспории* не образуются споры, а зародышевый мешок у цветковых растений формируется из клеток семязпочки. Детальнее об этом см. подразд. 4.2.1.10.

**Морфогенез клетки.** В морфогенезе (греч. *morphe* – форма; *genesis* – происхождение, рождение) любой клетки постоянной ткани растения можно различить 5 фаз: 1) инициальную фазу; 2) фазу роста; 3) фазу дифференциации; 4) фазу зрелости (нормальной активности); 5) фазу старения, заканчивающуюся смертью клетки. Границы между фазами условны, фазы часто перекрываются.

В *инициальной фазе* клетки находятся еще в составе образовательных тканей (меристем). Среди них выделяются инициальные клетки, постоянно сохраняющие способность к делению, и производные инициальных, деление которых ограничено определенным числом. Эти клетки хорошо заметны под лупой и даже без нее на кончике корня под корневым чехликом в зоне деления в виде желтоватого образования. Они имеют строение, типичное для меристематических клеток: небольшие по размерам, изодиаметрической формы, с тонкими первичными оболочками, мелкими и редкими вакуолями, густым протопластом и относительно крупным ядром, многочисленными рибосомами, митохондриями, пропластидами, небольшим числом диктиосом. Жизненный цикл инициальных клеток и их ближайших производных клеток определяется длительностью клеточного цикла. При определенном удалении от конуса нарастания производные инициальных клеток прекращают деление и переходят в фазу роста.

*Фаза роста* характеризуется значительным (иногда в 100 и более раз) увеличением объема клетки. Растительная клетка, как указывалось, растет путем растяжения. Рост сопровождается интенсивным поглощением клеткой воды. Мелкие вакуоли увеличиваются в размерах. Закладываются новые вакуоли за счет локальных расширений цистерн эндоплазматического ретикулума. Отдельные вакуоли сливаются с образованием более крупных, пока не образуется одна центральная вакуоль. Увеличиваются число и размеры пластид и митохондрий, в которых становится больше выростов внутренней мембраны (тилакоидов и крист соответственно). В связи с интенсивным ростом оболочки и плазмалеммы особенно активизируется аппарат Гольджи. Число свободных рибосом в цитоплазме уменьшается, зато увеличивается процент рибосом прикрепленных к эндоплазматическому ретикулуму. Уменьшается размер ядрышка

из-за снижения гранулярного компонента, а ядро смещается обычно к одной стороне клетки. Эти клетки хорошо заметны в зоне роста корня. Из желтоватого корень становится почти прозрачным из-за увеличения в размерах вакуоли.

*Фаза дифференциации* (специализации) некоторых клеток начинается еще в фазе роста. В клетке появляются элементы, специфические для постоянной ткани, в составе которой клетка в дальнейшем будет функционировать. В одних клетках преимущественное развитие получают хлоропласты, в результате чего в будущем из них формируется ассимиляционная ткань; клеточная оболочка при этом не претерпевает значительных изменений. У других клеток основные изменения связаны с формированием вторичной клеточной оболочки. Это — проводящие элементы ксилемы, а также клетки механической ткани. У таких клеток их главная функция обеспечивается особенностями строения клеточных оболочек.

При переходе из эмбрионального состояния в зрелое наблюдается частичная *мацерация клеток*, при которой срединная пластинка растворяется не по всей поверхности, а лишь в некоторых участках, чаще всего по углам клеток. Соседние клетки в этих местах округляются, в результате образуются *межклетники*. Первоначально на поперечном срезе они выглядят как треугольники или четырехугольники, а на продольном как узкие щели. Затем с ростом оболочки соседних клеток межклетники сливаются и образуют связанную между собой разветвленную сеть. Она заполняется парами воды и газами. Наиболее крупные межклетники образуются в аэренхиме — особой воздухозапасующей ткани водных и прибрежно-водных растений. Они улучшают газообмен клеток, органов и всего растения.

Клетки растительных тканей обычно изучают в *фазе зрелости*. Именно в этой фазе морфогенеза клеток их структурные особенности отражают функциональную специализацию. Продолжительность фазы зрелости различна у разных типов клеток. Клетки первичной покровной ткани корня (ризодермы) живут всего несколько дней, первичной покровной ткани побега (эпидермы) у растений сезонного климата — один вегетационный период, членики проводящих тканей — нескольких лет. Фаза зрелости сменяется фазой старения.

*Фазу старения* лучше всех демонстрируют сезонные изменения клеток мезофилла листа. При определенной длине дня осенью уменьшается интенсивность дыхания, одновременно с разрушением хлорофилла прекращается его синтез, и хлоропласты преобразуются в хромопласты. Уменьшается объем цитоплазмы, упрощается структура органелл и сокращается их число за счет локального автолиза.

В конце фазы старения в клетке сохраняется очень мало органелл, и они группируются обычно вокруг ядра. Совсем не остается рибосом и диктиосом. Жизнь клеток заканчивается. Морфологически это проявляется в потере целостности мембран за счет их фрагментации. В клетке наступает хаос. Завершается этот процесс посмертным глобальным автолизом остатков протопласта, приводящим к очищению полости клеток, от которых остаются только оболочки.

Таким образом, растительная клетка, как и любая другая живая система, рождается, растет и формируется и заканчивает жизнь в определенный срок.



**Тотипотентность клеток.** Клетки, способные дать при развитии целый организм или его часть, принято называть тотипотентными. *Тотипотентность* (лат. totus — целый, весь), или *омнипотентность* (лат. omnia — все) — свойство клетки (или клеток), характеризующее все их потенциальные морфогенетические возможности, которые присущи данному виду и реализуются различными путями морфогенеза. У растений обычно тотипотентны меристематические клетки.

Степень тотипотентности клеток видоспецифична и определяется совокупностью факторов, в первую очередь системой (тканью, органом, организмом), из которой клетка (клетки) была взята. Современные эмбриологические исследования показали, что половые клетки (спермии и яйцеклетка) в период их дифференциации, специализации и созревания так же как и зигота в период ее становления и развития не относятся к тотипотентным. Свойство тотипотентности воссоздается каждый раз с момента деления зиготы и утрачивается большинством клеток зародыша в ходе их специализации. Однако в некоторых случаях отдельные клетки в зародыше на разных этапах его развития, а также при дальнейшем формировании проростка и растения остаются меристематическими (меристема ожидания, или меристема покоя).

В критических ситуациях возможна также *дедифференциация* клетки, которая проявляется в интенсивном синтезе компонентов цитоплазмы, в том числе — в образовании органоидов, сопровождающемся фрагментацией тонопласта и исчезновением центральной вакуоли. После этого клетка способна перейти к делению. Показано, что при вегетативном размножении бегонии листовыми черенками или листом начало новому побегу может дать одна клетка высокоспециализированной ткани — эпидермы. Подобные процессы происходят при формировании феллогена чечевички, образовании придаточных корней, вегетативном размножении растений стеблевыми черенками, укоренении стелющихся и ползучих побегов.

Дедифференциация — важнейшее специфическое свойство растительных клеток, которое обеспечивает процессы регенерации растительного организма (восстановление его из части) и вегетативного размножения растений (см. подробнее подразд. 4.1.3; 4.2.1.10).

## 2.2 РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

### 2.2.1 Общая характеристика и классификация тканей

**Определение понятия.** Понятие о тканях как группах сходных клеток появилось уже в трудах первых ботаников-анатомов в XVII в. М. Мальпиги и Н. Грю первыми пришли к выводу о единообразии внутреннего строения растений. В строении растительной массы, состоящей из сложно переплетенных элементов, они увидели сходство с текстильными тканями. Н. Грю предложил термин «ткань» и подчеркнул, что органы растений имеют характерное внутреннее строение.

В 1801 г. немецкий ботаник Г.Ф. Линк (1767–1851) ввел понятие о паренхиматических (шаровидных, изодиаметрических) и прозенхиматических (вытянутых в длину, с заостренными концами) клетках.

Немецкий физиолог растений Ю. Сакс (1832–1897) делил ткани по признаку их происхождения на покровные, пучковые и основные. Они развиваются из разных слоев верхушечных меристем: покровные — из поверхностно лежащей однослойной протодермы, пучковые — из прокамбия, основные — из основной меристемы. Классификацию Сакса используют и в настоящее время.

Одной из самых удачных оказалась классификация тканей, предложенная немецкими ботаниками С. Швенденером (1829–1919) и Ф. Габерландтом (1826–1878). В ее основе лежат функциональные подходы, и она сыграла существенную роль в развитии физиологической анатомии растений. Этой классификации мы и будем придерживаться в нашем учебнике.

Однако, надо заметить, что принятие лишь одного принципа — функционального — неизбежно приводит к большим противоречиям и затруднениям по следующим причинам:

1. Большинство растительных тканей полифункционально, т.е. одна и та же ткань может выполнять две функции и более (например, функции проведения и укрепления, или ассимиляции, укрепления и запасаения веществ и т.д.). Кроме того, ткань может состоять из различных по форме элементов, выполняющих разные функции. В таком случае эту ткань называют *сложной*, в противоположность *простой* ткани, состоящей только из однородных элементов.

2. Часто ткань с возрастом меняет функции или сохраняет лишь некоторые из первоначальных. Например, древесина в начале своего существования выполняет преимущественно водопроводящую функцию, а потом ее теряет и служит только для укрепления растения.

3. Клетки, сходные по строению и функциям, т.е. относящиеся к одной ткани, могут быть рассеяны поодиночке среди клеток других тканей и разобщены между собой. Они представляют собой так называемые *идиобласты* (греч. *idios* — особенный и *blastós* — образование). Примером могут служить толстостенные опорные клетки в паренхиме цветоножек кубышки или клетки с эфирными маслами в листе пеперомии (рис. 36).

Некоторые анатомы в качестве тканей склонны выделять и такие элементы, которые не состоят из клеток и вряд ли могут быть вообще названы тканями, например, систему межклетных пространств.

Таким образом, классификация лишь по преобладающей функции в значительной степени условна. И все же, несмотря на трудность классификации, в теле растения реально существуют хорошо различимые ткани, обладающие целым рядом характерных признаков. Знание этих тканей составляет одну из основ анатомии, без которой немислим анатомический анализ любого органа растения.

Тканями называют устойчивые, т.е. закономерно повторяющиеся, комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций.

Строение растений усложнялось в течение многих миллионов лет. В процессе эволюции возникали новые ткани и увеличивалось число разных типов клеток, входя-

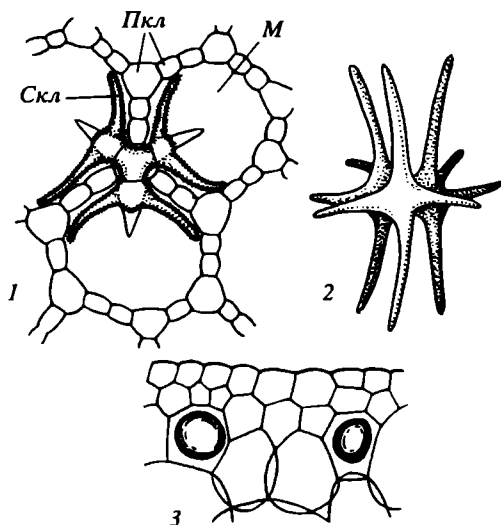


Рис. 36. Идиобласты:

1 – ветвистая опорная клетка (астросклерейда) среди клеток аэренхимы в цветоножке кубышки (*Nuphar luteum*); 2 – та же клетка (вид сбоку); 3 – две клетки с эфирными маслами в листе пеперомии (*Peperomia magnoliifolia*); М – межклетник; Пкл – паренхимная клетка; Скл – склерейда

щих в состав тканей. Так, у бактерий и примитивных водорослей все клетки одинаковы. У прочих водорослей число различных типов клеток также очень невелико, и у наиболее сложных бурых водорослей не превышает 10. У мхов уже насчитывается около 20, у папоротникообразных – около 40, а у покрытосеменных растений – около 80 различных типов клеток.

**Классификация тканей.** Ткани удобно рассмотреть в следующей системе.

- I. Образовательные ткани (меристемы):
  - 1) верхушечные (апикальные);
  - 2) боковые (латеральные):
    - а) первичные (прокамбий, перицикл),
    - б) вторичные (камбий, феллоген);
  - 3) вставочные (интеркалярные);
  - 4) раневые (травматические).
- II. Ассимиляционные ткани.
- III. Запасающие ткани.
- IV. Аэренхима (вентиляционные, или воздухоносные ткани).
- V. Всасывающие ткани:
  - 1) ризодерма;
  - 2) веламен;
  - 3) всасывающий слой щитка в зародышах злаков;
  - 4) гаустории паразитных растений;
  - 5) гидрорезы.
- VI. Покровные ткани:
  - 1) первичная (эпидерма);

- 2) вторичная (перидерма);
- 3) третичная (корка, или ритидом).

#### VII. Выделительные ткани:

- 1) наружные:
  - а) железистые волоски (трихомы) и выросты (эмергенцы);
  - б) нектарники;
  - в) гидатоды;
- 2) внутренние:
  - а) выделительные клетки (с эфирными маслами, смолами, кристаллами, танинами и т.д.);
  - б) многоклеточныеместилища выделений;
  - в) смоляные каналы (смоляные ходы);
  - г) млечники (членистые и нечленистые).

#### VIII. Механические ткани (опорные, скелетные, арматурные):

- 1) колленхима;
- 2) склеренхима:
  - а) волокна;
  - б) склереиды.

#### IX. Проводящие ткани:

- 1) ксилема (древесина);
- 2) флоэма (луб).

Все ткани за вычетом меристем называют *постоянными* тканями.

Ассимиляционную, запасующую ткани и аэренхиму во многих руководствах рассматривают в качестве разновидностей основной паренхимы, к которой, кроме того, причисляют механическую паренхиму; говорят также о неспециализированной паренхиме. Такая классификация основывается на концепции, согласно которой тело растения состоит из трех систем тканей: под эпидермой (первичной покровной тканью) находится сплошная масса основной паренхимы, в которую погружены проводящие ткани. Однако такое понимание, во-первых, отражает лишь первичную структуру, а во-вторых, излишне упрощает общую организацию растительного тела. У перечисленных паренхимных тканей функции ассимиляции, хранения веществ и вентиляции выражены настолько отчетливо и ткани эти так важны для жизни растения, что лучше описывать их как особые типы.

Некоторые из перечисленных тканей будут рассмотрены в дальнейшем при описании органов. Например, ризодерма и веламен подробно описаны в подразд. 3.2.1.

### 2.2.2 Образовательные ткани

**Общие представления о меристемах.** Растение растет всю жизнь. Длительный рост с образованием новых органов и тканей — характерная черта, отличающая растения от животных. Такой рост возможен благодаря наличию меристем.

Меристемы состоят из недифференцированных и по внешнему виду одинаковых клеток, способных многократно делиться. Возникающие из меристем клетки дифференцируются, т.е. становятся различными и дают начало всем тканям и органам растения.

Меристемы могут сохраняться очень долго, в течение всей жизни растения (у ряда деревьев тысячи лет), так как содержат некоторое число *инициальных клеток* (*инициалей*), сохраняющих меристематический характер на протяжении всего своего существования и способных делиться неопределенное число раз. Именно от этих инициалей ведет начало все тело растения. Остальные клетки меристемы являются производными от инициалей; они делятся ограниченное число раз, после чего прекращают делиться и дифференцируются в клетки постоянных тканей.

**Распределение меристем в теле растения.** У высших растений характерное распределение меристем устанавливается очень рано, уже на первых этапах развития организма. Оплодотворенная яйцеклетка делится и образует предзародыш (проэмбрио), составленный эмбриональными, т.е. меристематическими, клетками. На двух противоположных полюсах — на кончике зародышевого корешка и в первичной почечке — локализируются группы инициальных клеток, формирующих *верхушечные*, или *апикальные* (от лат. *apex* — вершина) меристемы. Эти меристемы наращивают корень и побег в длину. При ветвлении каждый боковой побег и каждый боковой корень также обязательно имеют верхушечные меристемы со своими инициалами.

Боковые (латеральные: лат. *lateralis* — боковой) меристемы в осевых органах (стеблях, корнях) образуют цилиндрические слои, на поперечных разрезах имеющие вид колец. Одни из боковых меристем возникают непосредственно под апексами в тесной связи с апикальными меристемами. Такие меристемы относят к *первичным* (прокамбий, перицикл). Другие боковые меристемы (камбий, феллоген) возникают позже, и на этом основании их считают *вторичными*, хотя разграничение меристем на первичные и вторичные в значительной мере условно. В наиболее типичном случае вторичные меристемы, например феллоген, возникают из клеток постоянной ткани путем их дедифференциации, т.е. обратного преобразования в меристему. Часто (например, у большинства однодольных растений) вторичные меристемы отсутствуют, и тогда все тело растения образовано одними лишь первичными меристемами.

Молодые ткани формируются из апикальных меристем, как правило, акропетально, т.е. их развитие идет от основания к верхушке. Акропетальное развитие яснее выражено в корнях, в побегах же оно часто нарушается вследствие деятельности вставочных меристем.

**Вставочные, или интеркалярные** (от лат. *intercalatio* — вставка, добавка), меристемы представляют собой активно растущие меристематические участки, расположенные большей частью в основаниях междоузлий. Их можно назвать остаточными, поскольку они происходят от верхушечных меристем, но их преобразование в постоянные ткани задерживается по сравнению с соседними участками стебля.

От верхушечных и боковых меристем вставочные отличаются тем, что, во-первых, в них имеются некоторые дифференцированные элементы (например, проводящие),

а во-вторых, в них нет инициальных клеток. Поэтому вставочные меристемы имеют временный характер и в конце концов превращаются в постоянные ткани.

*Раневые (травматические) меристемы*, как показывает название, возникают при заживлении поврежденных тканей и органов, например, морозобойных трещин на стволах деревьев. Раневая меристема около пораненного места чаще всего возникает путем дедифференциации живых клеток с последующим образованием защитной пробки или других тканей.

**Цитологическая характеристика меристем.** Типичные признаки наиболее отчетливо выражены в верхушечных меристемах. Эти меристемы составлены изодиаметрическими многогранными клетками, не разделенными межклетниками. Их оболочки тонки, содержат мало целлюлозы и способны растягиваться.

Полость каждой клетки заполнена густой цитоплазмой, с относительно крупным ядром, занимающим центральное положение. Выражение «относительно крупное ядро» имеет в виду отношение объема ядра к объему всей клетки. Величина, определяемая этим отношением, у меристематической клетки значительно больше, чем у полностью выросшей клетки, поскольку объем клетки в процессе роста сильно увеличивается, а объем ядра почти не меняется.

Под световым микроскопом цитоплазма меристематических клеток имеет вид однородной прозрачной массы с тонкой зернистостью. Различные органеллы, погруженные в гиалоплазму, имеют почти одинаковый с ней показатель преломления света, а величина их находится или ниже разрешающей способности (рибосомы, диктиосомы, эндоплазматический ретикулум), или на самой границе разрешения (митохондрии, пластиды) светового микроскопа. Вакуоли под световым микроскопом обычно не заметны. Электронный микроскоп позволяет отметить большое число рибосом и митохондрий, что связано с энергичным синтезом белков и других веществ в меристеме.

**Рост клеток меристемы.** Клетки, возникшие в меристеме, делятся несколько раз, дифференцируются в клетки тех или иных постоянных тканей и оттесняются вновь образующимися клетками. Таким образом, каждая клетка, производная от инициали пребывает в составе меристемы ограниченный срок. Теряя меристематический характер, она испытывает ряд превращений. Пока ее оболочка тонка и податлива к растяжению, она увеличивает свой объем и принимает размеры и форму, характерные для ее окончательного (дефинитивного) состояния. Часто оболочка растягивается очень неравномерно, и тогда возникает клетка, сильно вытянутая в одном направлении или снабженная выступами и ответвлениями (см. рис. 36). Такое неравномерное растяжение объясняется активным влиянием живых протопластов на растяжимость различных участков оболочки.

Оболочки соседних клеток обычно растягиваются согласованно и не скользят (не сдвигаются относительно друг друга). Такой согласованный рост обеспечивает сохранность плазматических связей (плазмодесм) между ними. Поскольку протопласты соседних клеток, связанные между собой плазмодесмами, образуют единую живую систему — симпласт, такой *согласованный рост*, при котором оболочки соседних

клеток не сдвигаются относительно друг друга, носит название *симпластического*.

Иногда, однако, наблюдается так называемый *интрузивный* (лат. *intrudere* — вталкивать) рост, при котором клетка внедряется между соседними и их оболочки скользят одна по другой. Так могут возникать длинные прозенхимные клетки.

Увеличение размеров клетки связано с сильным оводнением. Вакуоли увеличиваются в объеме, они сливаются, и, наконец, образуется одна большая вакуоль, окруженная постенным слоем цитоплазмы.

Почему из одинаковых, казалось бы, клеток меристемы возникают различные клетки?

Внутренний механизм дифференциации очень сложен и еще не изучен в достаточной мере. Однако ответ на вопрос в наиболее общей форме сводится к тому, что молодые клетки меристемы тотипотентные, т.е. потенциально способны к превращению в различные ткани, но конкретный путь развития определен их положением относительно соседних клеток в органе как целостной системе, способной к саморегуляции.

### 2.2.3 Ассимиляционные ткани

**Строение и функции.** Главная функция ассимиляционных тканей — фотосинтез. Именно в этих тканях синтезируется основная масса органических веществ и связывается энергия, получаемая Землей от Солнца. Процесс фотосинтеза определяет характер всей биосферы нашей планеты и делает ее пригодной для жизни (см. подразд. 1.1).

Ассимиляционные ткани имеют относительно простое строение и состоят из довольно однородных тонкостенных паренхимных клеток. В постенном слое их цитоплазмы содержатся многочисленные хлоропласты. Эти ткани называют также хлорофиллоносной паренхимой или *хлоренхимой*.

Хлоропласты обычно располагаются одним слоем вдоль стенок клетки (рис. 37). Такое расположение имеет приспособительное значение: в клетке умещается большое число хлоропластов, которые в наименьшей мере затеняют друг друга и приближены к источнику  $\text{CO}_2$ , поступающего извне. В зависимости от условий освещения и газообмена хлоропласты легко перемещаются (что хорошо видно в листьях элодеи).

В некоторых случаях увеличение поверхности постенного слоя цитоплазмы, а следовательно, и числа хлоропластов в клетке достигается тем, что оболочка образует складки, вдающиеся внутрь клетки, как, например, в хвоинках сосны (см. рис. 37).

Как показали наблюдения с помощью электронного микроскопа и математические расчеты, в растущей клетке хлоренхимы число хлоропластов быстро увеличивается в 5 раз и более; увеличивается также число рибосом и тилакоидов в них. Общий объем хлоропластов может достигать 70–80% всего объема клеточного протопласта. После того как фотосинтез достиг максимума, во взрослой клетке наблюдаются изменения обратного характера, определяющие старение. Однако если в растущих клетках хлоропласты формируются у всех растений в течение 5–10 дней, то продол-

жительность их существования и скорость старения могут колебаться от немногих недель (у трав, листопадных деревьев) до нескольких лет (например, у вечнозеленых растений).

**Расположение в теле растения.** Ассимиляционные ткани в теле растения чаще всего залегают на листьях и молодых стеблях непосредственно под прозрачной кожицей (эпидермой), что обеспечивает газообмен и хорошее освещение.

В хлоренхиме находятся большие межклетники, облегчающие циркуляцию газов. Просвечивая сквозь прозрачную эпидерму, хлоренхима придает зеленый цвет листьям и стеблям.

Иногда хлоренхима находится в глубине стебля, под механической тканью или еще глубже, вокруг проводящих пучков. В последнем случае, вероятно, главное значение имеет не синтез углеводов, а выделение кислорода в процессе фотосинтеза. Этот кислород потребляется для дыхания внутренними тканями стебля, в первую очередь живыми клетками проводящих пучков, которым необходима энергия для проведения веществ.

Хлоренхима имеется также в органах цветка, в плодах. В редких случаях она образуется и в корнях, доступных свету (в воздушных корнях, в корнях водных растений).

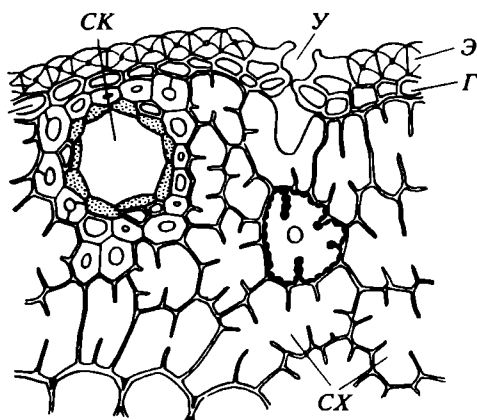


Рис. 37. Часть поперечного среза через хвою сосны:

Г — гиподерма; СК — полость смоляного канала, окруженная клетками эпителия и толстостенными волокнами; СХ — складчатая хлоренхима (в одной клетке показаны хлоропласты и ядро); У — устьице; Э — эпидерма

#### 2.2.4 Запасные ткани

**Строение и функции.** Вещества, синтезированные растением или воспринятые извне, могут откладываться в виде запасов. К накоплению запасных веществ способны все живые клетки. О запасных тканях говорят в тех случаях, когда запасная функция выступает на первое место.

Запасные ткани широко распространены у многих растений и в самых различных органах. Запасаются они и в семенах, где служат для питания и будущего развития зародыша.

У однолетних растений, проходящих весь жизненный цикл за один сезон, обычно не бывает значительных отложений веществ в вегетативных органах. Многолетние растения накапливают запасы веществ как в обычных корнях и побегах, так и в специализированных органах — клубнях, корневищах, луковичах, расходуя эти запасы после периодов покоя.

Запасные ткани состоят из живых, чаще всего паренхимных клеток.



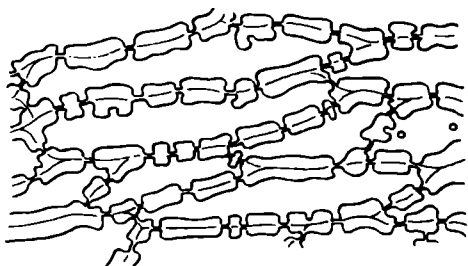


Рис. 38. Толстостенные клетки из семени финиковой пальмы

**Типы запасных веществ.** Вещества накапливаются в твердом или растворенном виде. В виде твердых зерен откладываются крахмал и запасные белки. У некоторых растений запасным веществом могут служить гемицеллюлозы, входящие в состав оболочек. Например, много гемицеллюлоз содержат толстые клеточные оболочки в семенах финиковой пальмы (рис. 38). При прорастании семени гемицеллюлозы под действием ферментов превращаются в сахара, мобилизуемые проростком.

В растворенном виде накапливаются сахара, например в корнеплодах свеклы, моркови, в луковичах лука, в стеблях сахарного тростника, в мякоти плодов винограда, арбуза и т.д.

Растения, периодически испытывающие недостаток воды, иногда образуют особые водоносные запасные ткани. Чаще всего эти ткани состоят из крупных тонкостенных паренхимных клеток, которые содержат слизи, помогающие удерживать воду (рис. 39).

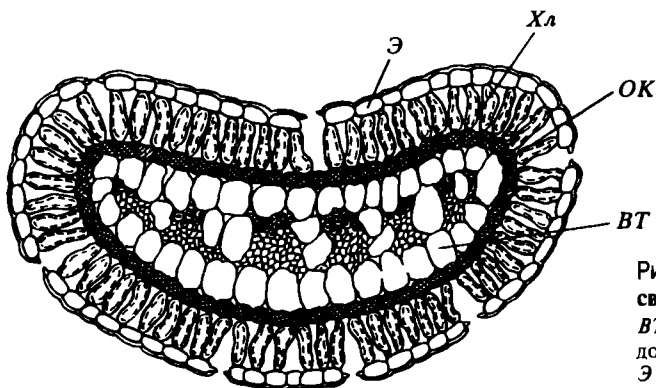


Рис. 39. Поперечный разрез листа сведы (*Suaeda arcuata*): ВТ – водоносная ткань; ОК – обкладочные клетки; Хл – хлоренхима; Э – эпидерма

### 2.2.5 Аэренхима (вентиляционные ткани)

**Функции межклетников.** Во всех органах и почти во всех тканях имеются межклетники, образующие связные системы. Несмотря на то что системы межклетников сообщаются с внешней атмосферой через многочисленные проходные отверстия в покровных тканях, газовый состав в межклетниках сильно отличается от газо-

вого состава атмосферы, так как клетки в процессе своей жизнедеятельности (фотосинтеза, дыхания, испарения) выделяют в межклетники одни газы и поглощают другие. Условия обитания и общая организация того или иного растения определяют характер циркуляции газов по межклетникам, необходимый для нормальной жизни.

Довольно часто в растениях образуется ткань с очень большими межклетниками. Если у такой ткани функция вентиляции выступает на первое место, то ее называют *аэренхимой* (от греч. *aer* — воздух и *enchyma* — ткань).

**Строение аэренхимы.** Чаше всего она представляет собой своеобразную модификацию паренхимы. Однако клетки в ней могут иметь самую различную форму, и крупные межклетники возникают при различных сочетаниях клеток. В цветоножке кубышки (см. рис. 36) аэренхима составлена округлыми клетками, а в стебле ситника — звездчатыми (рис. 40). Иногда в состав аэренхимы входят механические, выделительные и другие клетки.

Особенно сильного развития аэренхима достигает у растений, которые обитают в среде, затрудняющей нормальный газообмен и снабжение внутренних тканей кислородом, например у растений, погруженных в воду или растущих на болотной почве. Прямые эксперименты было показано, что кислород из надземных органов поступает в корневище и корни по межклетникам.

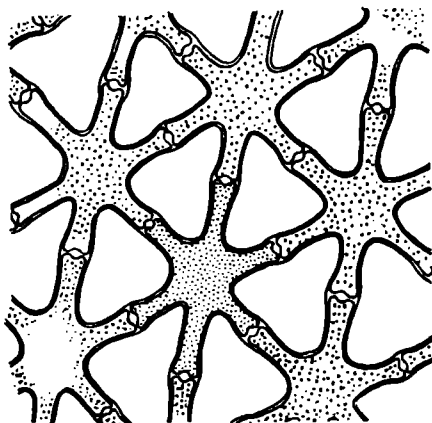


Рис. 40. Аэренхима в стебле ситника (*Juncus effusus*)

### 2.2.6 Всасывающие ткани

Всасывающие ткани, перечисленные выше, играют важную роль в жизни растений. Через них в тело растения из внешней среды поступают вода и растворенные в ней вещества. Они очень различны по структуре и по распространенности среди высших растений. Наибольшее значение имеет *ризодерма* (греч. *rhyza* — корень и *derma* — кожа) — наружный слой клеток на всех молодых корнях. Через ризодерму в корень всасывается из почвы вода и поглощаются растворенные в ней вещества (см. подробнее подразд. 3.2.1).

Остальные типы всасывающих тканей или встречаются в каких-то определенных систематических группах, или их наличие связано с приспособлением к особым условиям существования. Поэтому они будут рассмотрены более подробно при описании соответствующих органов или групп растений. Веламен особенно хорошо развит на воздушных корнях орхидей. Всасывающий слой на щитке у зародышей злаков подробно изучается на лабораторных занятиях. Гаустории паразитных растений, внедряющиеся в тело растения-хозяина, описаны в подразд. 5.2.

Гидропоты состоят из одной или из группы клеток, чаще всего на поверхности листьев у растений, погруженных в воду, и способны избирательно поглощать растворенные в воде вещества. Их можно видеть на нижней стороне плавающих листьев кубышки (см. рис. 305).

### 2.2.7 Покровные ткани

В соответствии с происхождением из различных меристем и структурой выделяют три покровные ткани — эпидерму, перидерму и корку (ритидом). Эпидерма (греч. *epi* — сверху) возникает из наружного слоя апикальной меристемы побега (из протодермы) и покрывает листья и молодые стебли. На смену ей из вторичных меристем могут образоваться перидерма и корка. Перидерма возникает также на корнях.

#### 2.2.7.1 Эпидерма

**Строение и функции.** Тело растения не может быть изолировано от внешней среды, так как оно существует в состоянии непрерывного с ней обмена веществ. Поэтому главной функцией эпидермы является регуляция газообмена и *транспирации* — испарения воды, регулируемого живыми тканями. В процессе эволюции эпидерма возникла очень давно, в самом начале приспособления высших растений к жизни на суше. Без нее немыслимо само существование высших наземных растений. Уже у ринии (см. рис. 5, б) имелась вполне типичная эпидерма.

Необыкновенно тонкая и эффективная регуляция газообмена возможна благодаря замечательным структурным особенностям эпидермы. Клетки эпидермы плотно сомкнуты между собой (за исключением устьичных щелей) и имеют ряд других приспособлений, препятствующих потере воды. Однако важнейшая особенность эпидермы заключается в том, что она состоит из живых клеток, и пока эпидерма жива она выполняет свои регулирующие функции.

Эпидерма, кроме того, имеет целый ряд других функций. Она препятствует проникновению внутрь растения болезнетворных организмов, защищает внутренние ткани от механических повреждений и придает органам большую прочность; через эпидерму могут выделяться наружу эфирные масла, вода, соли. Эпидерма может функционировать как всасывающая ткань. Наконец, эпидерма принимает участие в синтезе различных веществ, в восприятии раздражений, в движении листьев. Таким образом, эпидерма — многофункциональная ткань.

Эпидерма — сложная ткань, так как в ее состав входят морфологически различные клетки:

- основные клетки эпидермы;
- замыкающие и побочные клетки устьиц;
- трихомы, т.е. производные эпидермальных клеток в виде выростов, волосков.

**Основные клетки эпидермы.** Объемную форму этих клеток можно представить, рассматривая их с поверхности (рис. 41) и на разрезах, проведенных перпендикулярно к поверхности органа (рис. 42). Боковые стенки (*антиклинальные*, т.е. направленные перпендикулярно поверхности органа) часто бывают извилистыми (рис. 41, поз. 1, 3), что повышает прочность эпидермы. Наружные стенки обычно толще антиклинальных и внутренних (см. рис. 42).

Наружные стенки имеют сложное строение, выявленное методами световой и электронной микроскопии. Внутренний, наиболее мощный слой стенки составлен целлюлозой и пектиновыми веществами. С наружной стороны вся эпидерма покрыта сплошным слоем *кутикулы*. Ранее представляли, что кутикула состоит из однородной массы кутина, однако выяснилось, что кутикула неоднородна. Внутри ее вкраплены включения растительных восков, причем как раз наличие воска в толще кутина понижает проницаемость для воды и газов. Воск может выделяться и на поверхность кутикулы, образуя чешуйки, палочки и другие структуры различной мощности и формы. На листьях капусты и плодах сливы этот воск образует сизый легко стирающийся налет.

На границе кутикулы и целлюлозного слоя находится прослойка пектиновых веществ. Эта прослойка непосредственно связана с пектиновыми веществами срединной пластинки, разделяющей соседние клетки эпидермы. С пектиновой прослойкой связана также система чрезвычайно тонких и разветвленных канальцев (прожилок), пронизывающих толщу кутикулы. Эти прожилки, обнаруженные с помощью электронного микроскопа, также содержат пектины. Думают, что вещества-предшественники, из которых образуются кутин и воски, вырабатываются живыми эпидермальными клетками, выделяются ими в пектиновые прослойки и прожилки и передвигаются по ним наружу, а потом превращаются в кутин и воски.

Мощность кутикулы, распределение в ней восков и кутина, число и характер пор в клеточных стенках определяют важнейшие свойства эпидермы — степень проницаемости для растворов и газов, противодействие болезнетворным микробам, химическую стойкость.

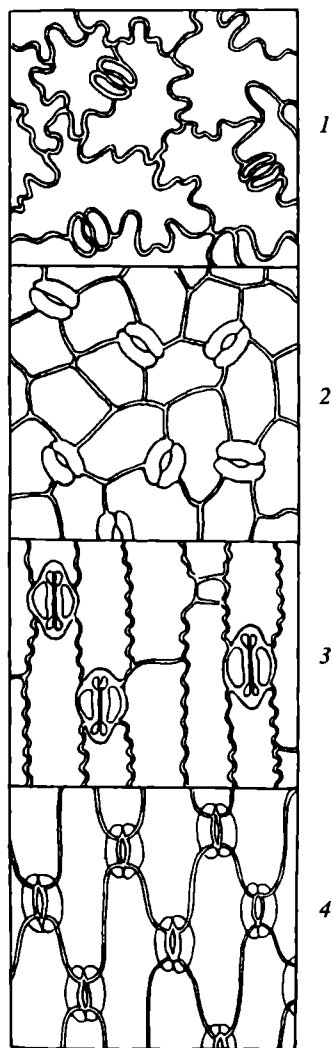


Рис. 41. Эпидерма с устьицами (вид с поверхности):

1 — буквица; 2 — арбуз; 3 — кукуруза; 4 — ирис

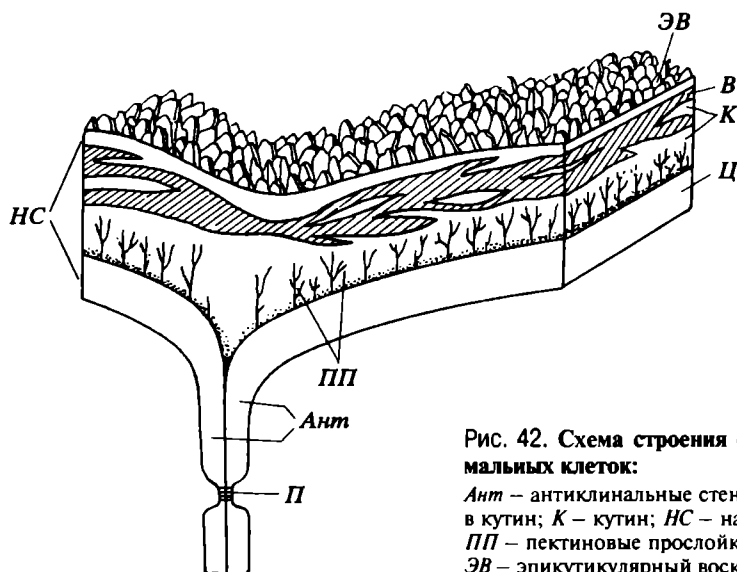


Рис. 42. Схема строения оболочки у двух эпидермальных клеток:

*Ант* – антиклинальные стенки; *В* – воск, включенный в кутин; *К* – кутин; *НС* – наружные стенки; *П* – пора; *ПП* – пектиновые прослойки; *Ц* – целлюлозные слои; *ЭВ* – эпикутикулярный воск

Существенная особенность кутикулы состоит в том, что во влажном состоянии она более проницаема для жидкостей и газов, а при подсушивании проницаемость резко снижается.

Описанное сложное строение эпидермальных оболочек не остается неизменным в течение жизни растения. Оно непрерывно меняется в зависимости от возраста органа и условий жизни растения, и эти изменения возможны только благодаря деятельности живых протопластов.

В протопластах основных клеток обнаруживаются тонкий постенный слой цитоплазмы с мелкими редкими хлоропластами (их часто называют лейкопластами) и ядро. В некоторых клетках эпидермы хорошо развиты эндоплазматический ретикулум и высокоактивный аппарат Гольджи, что указывает на энергичную синтетическую деятельность.

Иногда эпидерма состоит из нескольких слоев клеток (2–15). При образовании многослойной эпидермы клетки протодермы делятся один или несколько раз параллельно поверхности органа. Такая эпидерма отмечена преимущественно у тропических растений, живущих в условиях непостоянной обеспеченности водой (бегонии, пеперомии, фикуса). Можно думать, что многослойная эпидерма представляет собой водозапасающую ткань. Эту функцию может выполнять и однослойная эпидерма, если объем ее клеток велик, как, например, у зебрины, обычно изучаемой на лабораторных занятиях.

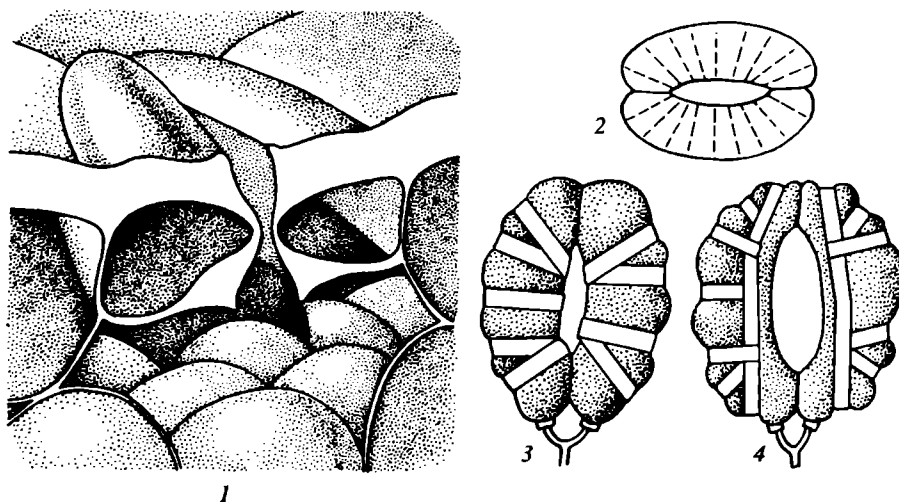
От многослойной эпидермы следует отличать *гиподерму* (греч. *хурб* – ниже, под), под которой понимают слой клеток, прилежащий к эпидерме изнутри, но возникающий независимо от нее из клеток основной меристемы и отличающийся по строению

от глубже лежащих тканей. Гиподерма может выполнять различные функции. В одних случаях ее клетки имеют сильно утолщенные оболочки, которые усиливают изолирующие и механические свойства эпидермы (см. рис. 37); в других случаях в гиподерме накапливаются различные вещества (пигменты, танины и пр.).

**Устьица.** Среди основных клеток эпидермы размещены устьица в характерном для каждого вида порядке и числе. Отдельное устьице состоит из двух бобовидных *замыкающих клеток*, между которыми находится *устьичная щель* (рис. 43). Эта щель может то расширяться, то сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Клетки эпидермы, примыкающие к замыкающим клеткам, часто отличаются от остальных основных клеток, и тогда их называют *побочными клетками устьица*. Замыкающие клетки вместе с побочными образуют *устьичный аппарат*.

Механизм движения замыкающих клеток неодинаков у различных растений, но он всегда основан на том, что оболочки замыкающих клеток неравномерно утолщены, следовательно, форма клеток меняется при изменении их объема и неравномерном растяжении оболочек.

Изменение объема клеток устьичного аппарата происходит вследствие того, что в клетках меняется концентрация осмотически деятельных веществ. Предполагают, что клетки устьичного аппарата при раскрытии щели активно (т.е. против градиента концентрации и, следовательно, с затратой энергии) оттягивают от окружающих клеток ионы калия, что ведет к повышению осмотического давления в клетках и увеличению их объема за счет всасывания воды. Отток же ионов совершается пассивно, т.е.



**Рис. 43. Замыкающие клетки устьиц:**

1 — объемное изображение устьица, разрезанного поперек; 2 — ориентация мицелл в оболочках замыкающих клеток; 3, 4 — модель, показывающая механизм изменения ширины устьичной щели (объяснение см. в тексте)

по градиенту концентрации. Тогда вода уходит из замыкающих клеток, их объем уменьшается и устьичная щель закрывается. В связи с потребностью в источнике энергии для активного транспорта ионов замыкающие клетки содержат многочисленные митохондрии в активном состоянии. В замыкающих клетках имеются хлоропласты с сильно развитыми тилакоидами. Они синтезируют углеводы, необходимые для активной деятельности митохондрий.

Работу замыкающих клеток можно продемонстрировать на модели (рис. 43, поз. 3, 4). Два резиновых мешочка, подобные замыкающим клеткам, скреплены концами, а их поверхность оклеена лентами, чтобы воспрепятствовать растяжению в толщину и длину. При нагнетании воздуха мешочки изгибаются и открывают устьичную щель. Было обнаружено, что в стенках замыкающих клеток направление микрофибрилл целлюлозы сходно с расположением лент на модельных мешочках (рис. 43, поз. 2). Искривлению замыкающих клеток способствует то, что брюшные стенки (обращенные к щели) толще спинных стенок (обращенных в противоположную сторону) и, значит, растягиваются слабее.

Движение устьичных клеток имеет очень сложный характер, так как зависит от нескольких причин (света, температуры). Подробнее этот вопрос рассматривается в курсе физиологии растений.

Злаки, осоки и некоторые другие растения обладают устьицами особого типа. Их замыкающие клетки расширены на концах и сужены в средней части, а оболочки сильно утолщены посередине (см. рис. 41, поз. 3). При увеличении объема клеток тонкостенные участки раздуваются и раздвигают края щели. Интересно, что у злаков концевые участки обеих замыкающих клеток соединены сквозными отверстиями в оболочках, через которые протопласты соединены между собой. Вероятно, это помогает работе клеток как единой системы.

Число и распределение устьиц очень варьирует в зависимости от вида растения и условий жизни. У обычных растений луга, леса, а также у многих культурных растений число их колеблется от 100 до 700 на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности листа. Такое колоссальное число находит объяснение с чисто физической точки зрения. Если сосуды, наполненные жидкостью, закрыть пластинками с отверстиями и измерить скорость испарения, то окажется, что при одной и той же суммарной площади отверстий скорость испарения тем выше, чем больше число отверстий (закон Дальтона).

Измерения показали, что если устьица полностью открыты, то транспирация идет с такой же скоростью, как если бы эпидермы вовсе не было. При закрытых же устьицах транспирация резко снижается и фактически может идти только через кутикулу. Таким образом, эпидерма эффективно регулирует газообмен и транспирацию в широком диапазоне.

**Трихомы.** Клетки эпидермы образуют наружные выросты, которые объединяют под названием *трихомов* (греч. *tríchos* – волос). Трихомы отличаются крайним разнообразием, оставаясь вместе с тем вполне устойчивыми и типичными для определенных видов, родов и даже семейств. Поэтому признаки трихомов широко используются в систематике растений в качестве диагностических.

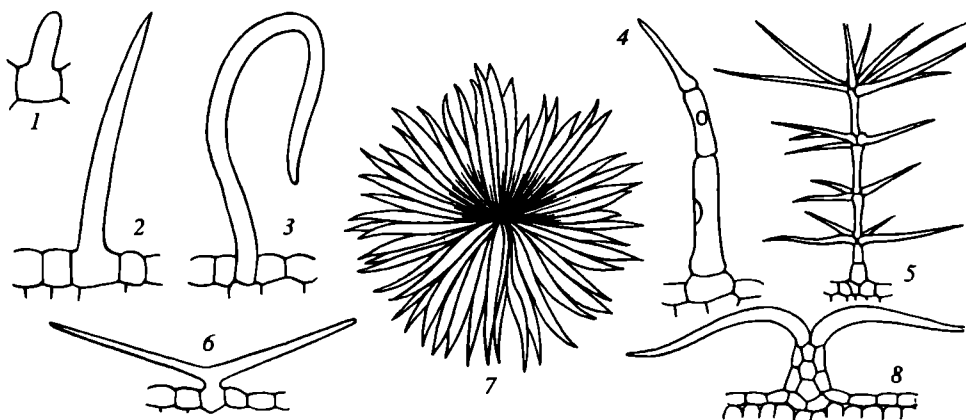


Рис. 44. Кроющие трихомы:

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

Трихомы бывают железистые и кроющие. *Железистые трихомы* образуют вещества, которые рассматриваются как выделения (экскреты или секреты). Они будут рассмотрены в подразд. 2.2.8, посвященном выделительным тканям.

*Кроющие трихомы* имеют вид простых, разветвленных или звездчатых волосков, одно- или многоклеточных (рис. 44). Кроющие трихомы могут длительное время оставаться живыми, но чаще они быстро отмирают и заполняются воздухом.

Образованный волосками шерстистый, войлочный или иной покров отражает часть солнечных лучей и уменьшает нагрев, создает затишное пространство около эпидермы, что в совокупности снижает транспирацию. Иногда волоски образуют густой покров только там, где расположены устьица, например на нижней стороне листьев у мать-и-мачехи.

Однако живые волоски, увеличивая общую испаряющую поверхность, могут способствовать и повышению транспирации, что полезно растениям, живущим в условиях, когда транспирация затруднена.

От трихомов, возникающих только из эпидермальных клеток, следует отличать *эмергенцы* (лат. *emergere* – выдаваться), в образовании которых принимают участие и более глубоко расположенные ткани.

### 2.2.7.2 Перидерма

**Строение и функции.** *Перидермой* называют сложную многослойную покровную ткань, которая приходит на смену первичным поверхностным тканям. Она может возникнуть и в результате заживления поврежденных тканей раневой меристемой. Сложной перидерма является потому, что состоит из комплекса клеток, различных по строению и функциям (рис. 45). Эти клетки составляют: а) *феллему* (*пробку*),



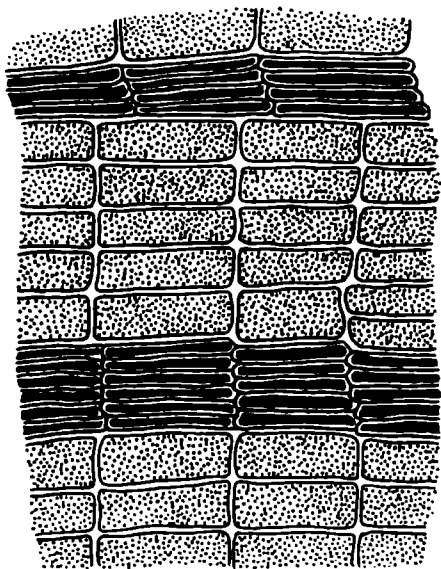


Рис. 45. Перидерма березы

выполняющую главные защитные функции; б) *феллоген (пробковый камбий)*, за счет работы которого перидерма длительное время нарастает в толщину; в) *феллодерму*, выполняющую функцию питания феллогена.

Феллоген — это один слой коротких меристематических клеток, имеющих на поперечном сечении таблитчатые очертания и откладывающих наружу многочисленные слои клеток пробки, и внутрь — один слой клеток феллодермы. В феллогене преобладают *периклиналиные (тангентальные)* деления, т.е. перегородки между делящимися клетками формируются параллельно поверхности органа. В результате клетки пробки располагаются рядами друг над другом.

Клетки пробки, отложенные феллогеном, сначала имеют тонкие оболочки. Затем возникают вторичные оболочки, состоящие из чередующихся слоев суберина и воска. Из

этих веществ именно растительный воск представляет наибольшее препятствие для проникновения воды. В этом отношении опробковевшая оболочка похожа на кутикулу.

Одновременно с опробковением оболочки, т.е. отложением слоев суберина и воска, живое содержимое клеток отмирает и клетки пробки заполняются воздухом. Иногда в них остаются отложенные вещества. Таблитчатые клетки пробки соединены без всяких межклетников (за исключением чечевичек, о которых будет сказано далее).

Главное значение пробки — защита от потери влаги. Но пробка выполняет и другие важные функции. Она предохраняет растение от проникновения в него болезнетворных организмов. Этому способствуют большая устойчивость пробки против разрушения, а также постоянное обновление пробки и сдвигание ее наружных слоев. Многолетняя пробка дает солидную механическую защиту стволам и ветвям деревьев, а феллоген заживает нанесенные повреждения, образуя новые слои пробки. Наконец, пробковый футляр обладает малой теплопроводностью (его клетки заполнены воздухом) и хорошо предохраняет от резких колебаний температуры.

Иногда пробка состоит из разнородных элементов. У березы толстостенные клетки с одревесневшими оболочками чередуются с типичными клетками пробки (см. рис. 45). На ветвях пятилетнего возраста и старше тонкостенные клетки заполнены белым веществом — *бетулином*, который придает ветвям березы белый цвет. Со временем клетки на поверхности ствола разрушаются и бетулин высыпается. Предполагают, что бетулин обладает антисептическими свойствами.

На длительно утолщающихся стеблях и корнях перидерма испытывает деформацию двоякого рода. Она растягивается по окружности (поскольку увеличивается объ-

ем органа) и сплющивается в радиальном направлении под давлением нарастающих изнутри тканей. Молодые клетки пробки и феллогена, находящиеся в состоянии тургора, противостоят сплющиванию, а на растяжение отвечают делением и ростом. Мертвые же клетки пробки неизбежно сильно деформируются, а затем разрываются и сдуваются, заменяясь новыми, молодыми слоями.

**Заложение перидермы.** Формирование перидермы начинается с заложения феллогена (рис. 46). У большинства деревьев и кустарников феллоген закладывается в однолетних побегах уже в середине лета. Он может возникнуть в самой эпидерме путем тангентального деления ее клеток, пример чего дает ива (рис. 46, поз. 2). Однако чаще феллоген возникает в субэпидермальном слое, т.е. в клетках, расположенных непосредственно под эпидермой (рис. 46, поз. 1). Иногда феллоген образуется в более глубоких слоях коры (у смородины, у малины, рис. 46, поз. 3).

Клетки возникшего феллогена начинают откладывать пробку наружу и феллодерму внутрь. Однако часто феллоген работает односторонне, откладывая только пробку, а феллодерма остается однослойной (как у бузины, см. рис. 46, поз. 1).

По мере формирования пробки зеленый цвет побегов сменяется бурым. «Вызревшие» побеги, защищенные пробкой, подготовлены к зиме.

**Чечевички.** Лежащие под пробкой живые ткани испытывают потребность в газообмене. Поэтому в перидерме с самого начала ее образования формируются чечевички — проходные отверстия, через которые происходит газообмен.

На поверхности молодых побегов деревьев и кустарников видны небольшие бугорки (рис. 47). Поперечный разрез показывает, что пробковые слои в этом месте разорваны и чередуются с паренхимными клетками, рыхло соединенными между собой. По межклетникам этой выполняющей ткани циркулируют газы. Феллоген подстилает выполняющую ткань и, по мере того как она отмирает снаружи, дополняет новыми слоями. В самом феллогене также имеются узкие межклетники, и он не препятствует газообмену.

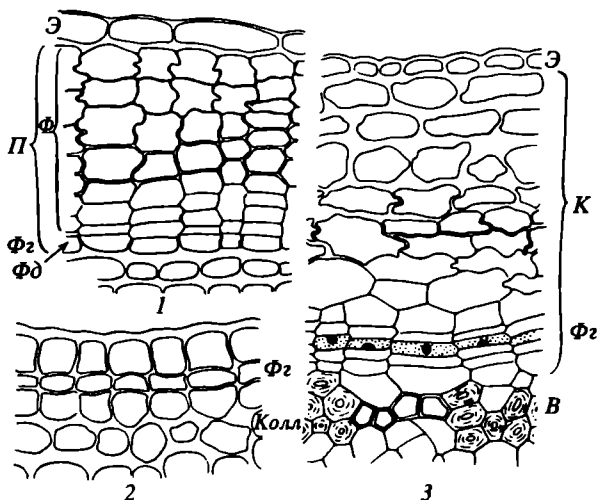
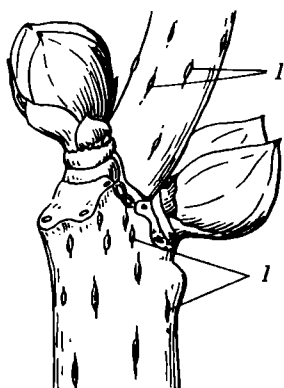
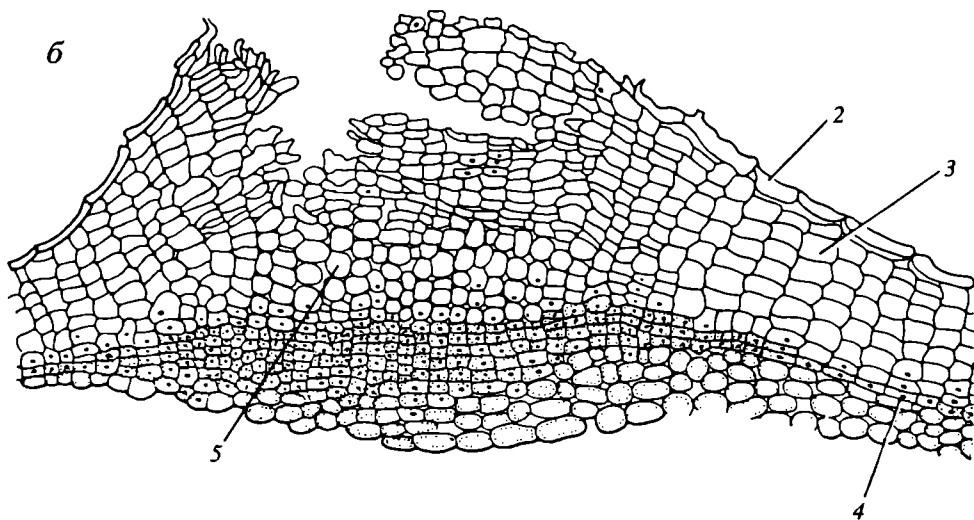


Рис. 46. Типы заложения перидермы:

1 — в субэпидермальном слое у бузины; 2 — в эпидерме у ивы; 3 — во внутреннем слое коры у малины душистой; В — волокна; К — кора; Колл — колленхима; П — перидерма; Ф — феллема; Ф2 — феллоген; Фд — феллодерма; Э — эпидерма

*a***Рис. 47. Чечевички:**

*a* – внешний вид чечевичек на ветке бузины; *б* – чечевичка на поперечном разрезе; 1 – чечевичка; 2 – остатки эпидермы; 3 – пробка; 4 – феллоген; 5 – выполняющая ткань

*б*

Отдачу водяного пара через чечевички можно доказать простым способом. Если весной на безлистную ветку дерева надеть чехол, склеенный из полиэтиленовой пленки и плотно завязать ее у основания побега, то через некоторое время против каждой чечевички появится крошечная капелька воды, возникшая после конденсации водяного пара, вышедшего из чечевички.

С наступлением холодного сезона феллоген откладывает под выполняющей тканью замыкающий слой, состоящий из опробковевших клеток. Чечевичка как бы закупоривается на зиму. Весной этот слой под напором новых клеток разрывается.

В замыкающих слоях имеются небольшие межклетники, так что ветви деревьев даже зимой не отграничены наглухо. По мере утолщения ветви форма чечевичек меняется. У березы они растягиваются по окружности ствола и образуют характерный рисунок из черных черточек на белом фоне. У осины они принимают форму ромбов.

### 2.2.7.3 Кorka (ритидом)

У большинства древесных пород на смену гладкой перидерме приходит трещиноватая корка. У яблони это наблюдается на 6–8-м году, у граба — лет через 50. У некоторых древесных пород (платана, эвкалипта) корка вообще не появляется.

Кorka образуется в результате многократного заложения новых прослоек перидермы во все более глубоких тканях коры. Живые клетки, заключенные между этими прослойками, гибнут. Таким образом, корка состоит из чередующихся слоев пробки и прочих отмерших тканей коры, т.е. представляет собой комплекс тканей и имеет сложный гистологический состав (рис. 48).

Мертвые ткани корки не могут растягиваться, следуя за утолщением ствола. Рано или поздно на стволе появляются трещины, не доходящие, однако, до глубинных живых тканей. Граница между перидермой и коркой внешне заметна по появлению этих

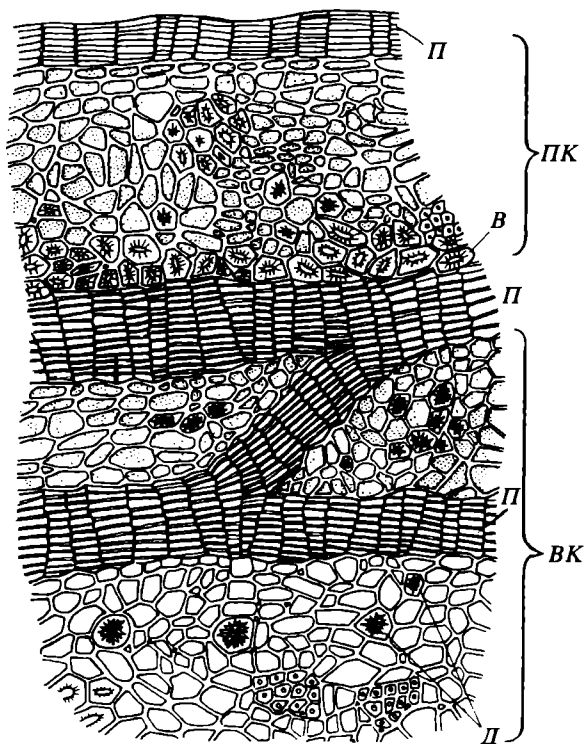


Рис. 48. Кorka дуба:

*В* — волокна; *ВК* — вторичная кора;  
*Д* — друзы оксалата кальция; *П* —  
 перидерма; *ПК* — остатки первичной  
 коры

трещин, особенно ясна эта граница у березы, у которой белая береста (перидерма) сменяется черной трещиноватой коркой.

Толстая корка надежно предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур.

### 2.2.8 Выделительные ткани

**Общая характеристика.** Эти ткани выделяют вещества (экскреты или секреты), исключаясь из обмена веществ (метаболизма).

Изучение выделительных тканей имеет ряд трудностей. Во-первых, эти ткани очень разнообразны по строению и размещению в теле растения. Во-вторых, растения выделяют вещества, очень разнообразные в химическом отношении, причем разные вещества могут выделяться сходными морфологическими структурами, а одинаковые вещества вырабатываются различными видами выделительных тканей. В-третьих, остается неясным значение многих выделяемых веществ для самих растений. Вполне определенно можно говорить о функциях лишь немногих выделительных тканей (нектарников, пищеварительных желез).

Вероятно, некоторые вещества представляют собой отбросы, возникающие как побочные продукты в обмене веществ растений. То обстоятельство, что многие из таких веществ выделяются в меристемах, позволяет думать, что их образование сопровождается метаболизмом при интенсивных процессах роста. Но также вероятно, что некоторые отбросные вещества в процессе приспособительной эволюции получили какую-то дополнительную, вторичную функцию. Например, некоторые смолы и эфирные масла делают растения несъедобными и отпугивают травоядных животных. Наличие смол в древесине хвойных придает ей большую устойчивость против гниения.

Выделяемые растениями вещества делятся на несколько групп. Наиболее характерную группу составляют терпены (сильно восстановленные производные непредельного углеводорода изопрена). С увеличением их конденсационного числа возникают все менее летучие жидкости, а затем и твердые вещества. К терпенам принадлежат эфирные масла, бальзамы, смолы и каучук.

Терпены образуются чаще всего в смеси друг с другом. Например, живица, добываемая из стволов хвойных деревьев путем подсочки, состоит из целого ряда различных терпенов. Фракционной разгонкой из живицы получают скипидар и канифоль, которые также представляют собой смеси химических соединений.

Растения могут также выделять полисахариды (слизи, сахара), белковые вещества, соли, воду.

Ультраструктура выделительных клеток определенным образом зависит от химической природы выделяемых веществ. Выделение терпенов связано с сильным развитием агранулярного эндоплазматического ретикулума, выделение слизи — с развитием аппарата Гольджи, а выделение белков — с развитием гранулярного ретикулума.

Несмотря на морфологическое и химическое разнообразие, можно указать на несколько типов наиболее часто встречающихся выделительных тканей, которые име-

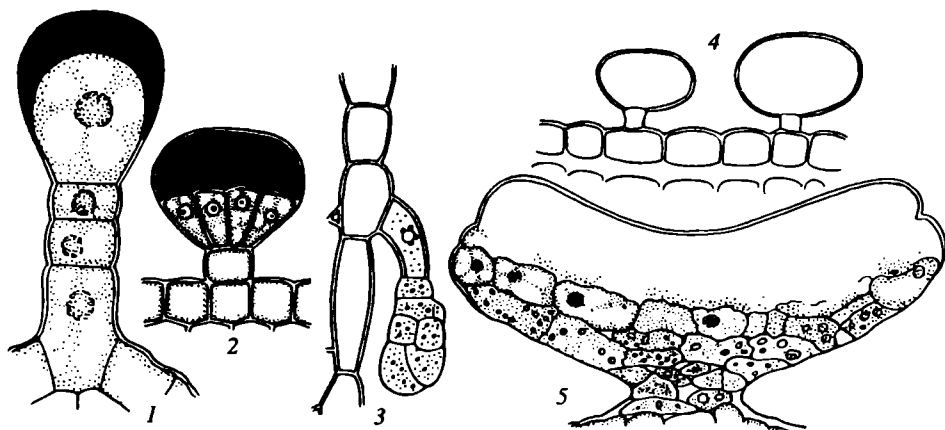


Рис. 49. Железистые волоски и пельтатная (щитовидная) железка:

1 — волосок пеларгонии с экскретом, выделенным под кутикулу; 2 — волосок розмарина; 3 — волосок картофеля; 4 — пузырчатые волоски лебеды с водой и солями в вакуолях; 5 — пельтатная железка с листа черной смородины

ют довольно постоянные признаки и легко узнаются при анатомическом анализе. Эти ткани делятся на две группы в зависимости от того, выделяют ли они вещества наружу или эти выделенные вещества остаются внутри растения. Разумеется, провести резкую границу трудно.

**Наружные выделительные ткани.** Железистые волоски представляют собой трихомы, т.е. производные эпидермы. У пеларгонии железистый волосок состоит из многоклеточной ножки и одноклеточной головки, которая выделяет эфирные масла в пространство между целлюлозной оболочкой и кутикулой (рис. 49). При разрыве кутикулы экскрет изливается наружу, после чего может образоваться новая кутикула и накопиться новая капля экскрета. Железистые волоски могут быть сидячими, иметь многоклеточную головку и т.д. У мари и лебеды на листьях виден как бы мучнистый налет: он составлен головчатыми трихомами, выделяющими воду и соли (рис. 49, поз. 4).

Иногда наружные железы имеют вид щитка на ножке (например, *пельтатные железы* у смородины, рис. 49, поз. 5). Если такие железы формируются с участием не только одной эпидермы, но и более глубоко лежащих тканей, то их причисляют не к трихомам, а к эмергенцам.

К наружным железистым эмергенцам можно отнести жгучие волоски крапивы (рис. 50). Они имеют любопытные особенности, позволяющие им действовать наподобие миниатюрных шприцев, впрыскивающих едкие вещества под кожу животного или человека. Большая клетка, наполненная едким соком, находится в состоянии тургора. Вытянутый кончик волоска имеет окремневшие, очень хрупкие стенки, которые при легком прикосновении обламываются и образуют острые края (как у осколка стекла). Волосок впицается в кожу и выдавливает сок.

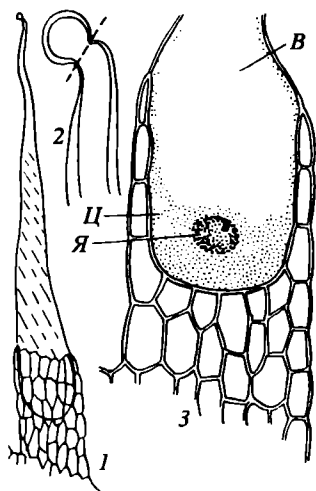


Рис. 50. Жгучий волосок крапивы:

1 — общий вид; 2 — окончание волоска (показана линия облома); 3 — основание волоска с цитоплазмой (Ц), ядром (Я) и вакуолью (В)

но крупное водяное устьице.

При временном избыточном поступлении воды в растение и ослабленной транспирации через гидатоды происходит *гуттация*, т.е. выдавливание капелек воды. Гуттацию можно наблюдать у многих растений, особенно травянистых (земляники, манжеток), по утрам после прохладных и влажных летних ночей. Так как гидатоды чаще всего расположены по краям листьев, на зубчиках, то как раз на них можно видеть висящие капельки воды.

Значение гуттации, видимо, заключается в том, что растение освобождается от избыточных воды и солей.

К наружным выделительным тканям относят *пищеварительные железки* насекомоядных растений (росянки и др.). Жидкость, выделяемая этими железками, содержит вещества (ферменты, кислоты), с помощью которых перевариваются пойманные животные.

**Внутренние выделительные ткани.** Выделительные клетки рассеяны среди других тканей в виде идиобластов (см. рис. 36). Они накапливают различные вещества — оксалат кальция (в виде одиночных кристаллов, друз или рафид), терпены, слизи, танины и пр. Эфирно-масляные клетки начинают накапливать терпены внутри маленького пузырька, прикрепленного к стенке клетки. По мере накопления экскрета пузырек увеличивается и замещает полость клетки. Одновременно на оболочку клетки изнутри откладывается суберин, изолируя ядовитый экскрет от окружающих живых тка-

*Нектарники* выделяют сахаристую жидкость — нектар, служащий приманкой для насекомых-опылителей. Чаще всего они находятся в цветках (см. подразд. 4.2.1.1). Выделительные клетки нектарников имеют густую цитоплазму и высокую активность обмена веществ. К нектарнику может подходить проводящий пучок (рис. 51).

*Гидатоды* (греч. hydor, hydatos — вода и odos — путь) выделяют наружу капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли. Одну из наиболее сложно-организованных гидатод можно наблюдать на листьях толстянки (рис. 52). Такая гидатода состоит из проводящего пучка, связанного с проводящими тканями листа, мелких бесцветных живых клеток *эпитемы*, прилегающей к окончанию проводящего пучка, и участка эпидермы над эпитемой. От хлоренхимы листа гидатода отграничена непрерывным слоем бесцветных клеток, образующих обкладку. В эпидерме, лежащей над эпитемой, находятся водяные устьица, отличающиеся от обычных устьиц тем, что лишены подвижности, а щели постоянно открыты. У ряда растений каждая гидатода имеет од-

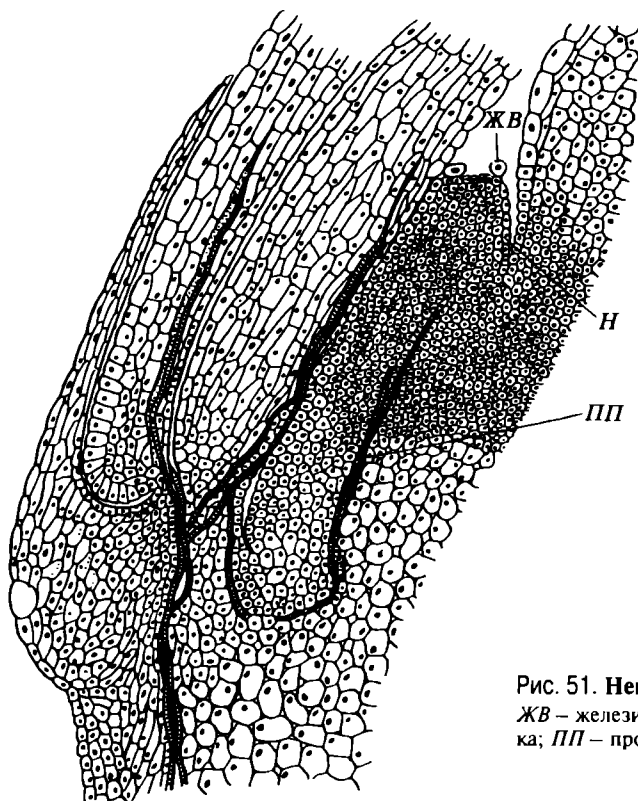


Рис. 51. Нектарник в цветке бархатцев:

ЖВ – железистые волоски; Н – ткань нектарника; ПП – проводящий пучок

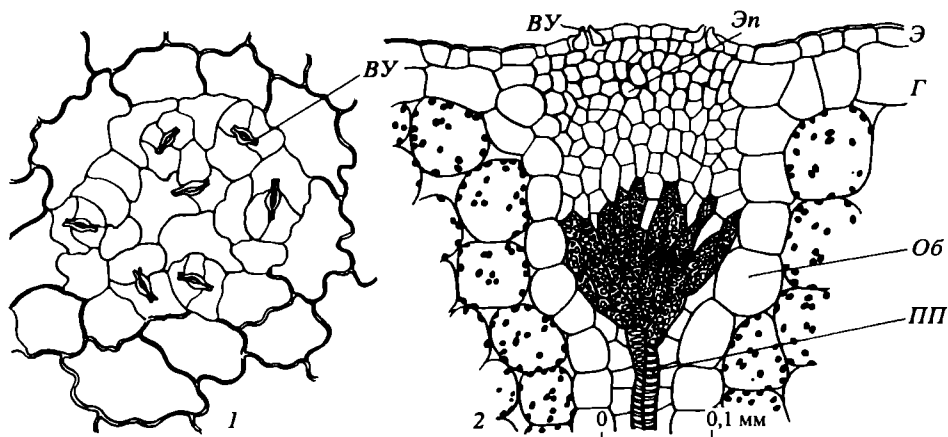


Рис. 52. Гидатода в листе толстянки портулаковой:

1 – вид с поверхности; 2 – на поперечном разрезе листа; ВУ – водяные устьица; Г – гиподерма; Об – обкладка; ПП – проводящий пучок; Э – эпидерма; Эн – эпитема



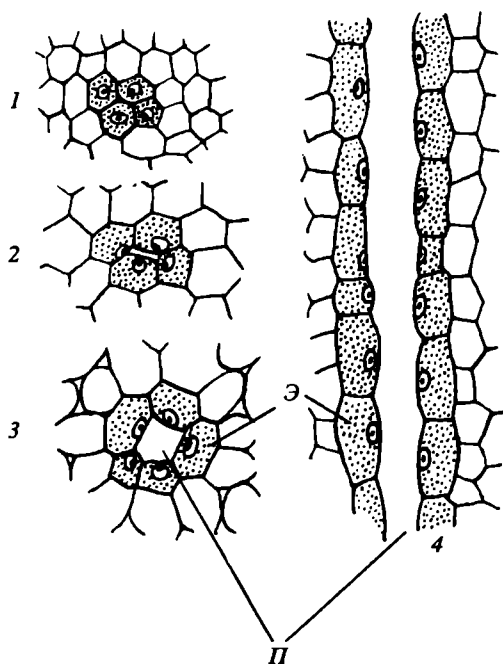


Рис. 53. Схема развития схизогенного смоляного канала:

1–3 – на поперечных разрезах; 4 – на продольном разрезе; П – полость канала; Э – эпителий

выделяет экскрет внутрь полости и изолирует его от живых тканей (см. рис. 53). Смоляные каналы могут ветвиться, образовывать перепоны (анастомозы), создавая сложно разветвленную систему.

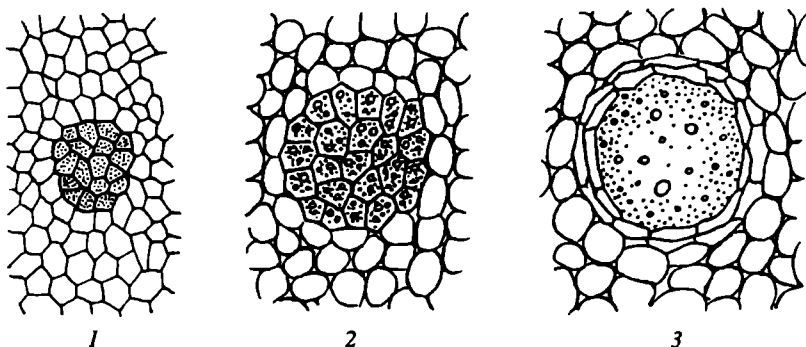


Рис. 54. Схема развития лизигенного вместилища:

1–3 – последовательные этапы

ней. Эфирно-масляные идиобласты характерны для ряда семейств – лавровых, магнолиевых, перечных, кирказоновых и др.

*Вместилища выделений* очень разнообразны по форме, величине и происхождению. Различают *схизогенные* (греч. shisein – расщеплять) и *лизигенные* (греч. lysis – растворение) вместилища. Первые возникают из межклетников, заполненных выделенными веществами и окруженных живыми клетками эпителия (рис. 53). Вторые образуются на месте группы клеток, которые распадаются после накопления веществ (рис. 54). Есть промежуточные типы вместилищ.

*Схизогенные смоляные каналы* (смоляные ходы) характерны для семейств зонтичных, аралиевых, многих сложноцветных, для хвойных и других. Смоляной канал представляет собой длинный трубчатый межклетник, заполненный смолой и окруженный живыми клетками *эпителия*. Эпителий

Схизогенные вместилища могут быть короткими и округлыми и образовывать не смолу, а слизи.

Лизигенные вместилища с эфирными маслами хорошо развиты в кожуре цитрусовых (лимона, апельсина, мандарина).

*Млечные трубки (млечники)* представляют собой живые клетки, содержащие в вакуолях млечный сок, обычно молочно-белого цвета. У чистотела, однако, млечный сок ярко-оранжевый.

В млечниках терпены (смолы, каучук) накапливаются в виде гидрофобных капелек, взвешенных в водянистом клеточном соке, и, таким образом, содержимое вакуоли представляет собой эмульсию, похожую на молоко. Млечный сок, вытекающий при перерезке млечников, кроме смол и каучука, содержит эфирные масла, белковые соединения, различные алкалоиды. Этот млечный сок, называемый *латексом*, добывают из стволов таких тропических каучуконосов, как гевея бразильская, культивируемая повсеместно в экваториальной зоне.

Для получения промышленного каучука латекс подвергают сложной технологической обработке.

Млечники бывают двух типов — *членистые* и *нечленистые*. Первые возникают из многих отдельных млечных клеток, которые в местах соприкосновения друг с другом растворяют оболочки, и их протопласты и вакуоли сливаются в единую разветвленную систему (рис. 55, поз. 1). Членистые млечники найдены у сложноцветных, маковых, колокольчиковых и многих других.

Нечленистый млечник представляет собой одну гигантскую клетку, которая, возникнув в зародыше, более не делится, а непрерывно растет, удлиняется и ветвится. Такими млечниками обладают молочайные, тутовые и другие (рис. 55, поз. 2).

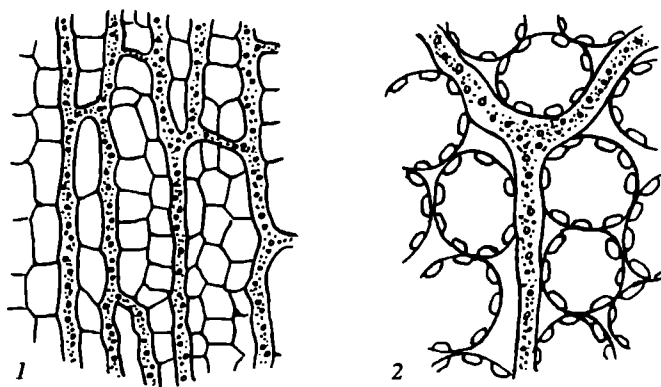


Рис. 55. Млечники:

1 — членистый млечник; 2 — нечленистый млечник

### 2.2.9 Механические ткани

**Типы механических тканей.** Одноклеточные водоросли обладают сплошной упругой оболочкой, которая играет роль наружного скелета и при наличии тургора обеспечивает постоянную форму организма.

У многоклеточных растений живые клетки сохранили эту особенность своих одноклеточных предков. Если многоклеточный организм имеет небольшие размеры, тем более если он погружен в воду, наличия тонкой оболочки у каждой из его клеток оказывается вполне достаточным для обеспечения прочности и поддержания формы организма. Однако для крупных наземных растений такой опорной системы оказалось недостаточно, и у них возникли специализированные механические ткани, состоящие из клеток с утолщенными оболочками, которые даже после отмирания живого содержимого продолжают служить опорой для организма.

Механические ткани чаще всего выполняют свои функции только при сочетании с остальными тканями растения, образуя среди них скелетный каркас, или арматуру. Поэтому механические ткани называют также *арматурными*.

Различают два основных типа механических тканей — колленхиму и склеренхиму.

**Колленхима** (греч. *kolla* — клей) состоит из вытянутых в длину живых клеток с тупыми или скошенными концами (рис. 56). Их оболочки неравномерно утолщены, т.е. одни участки остаются тонкими, тогда как другие значительно утолщены, что придает этой ткани очень своеобразный вид. В утолщенных участках слои, богатые

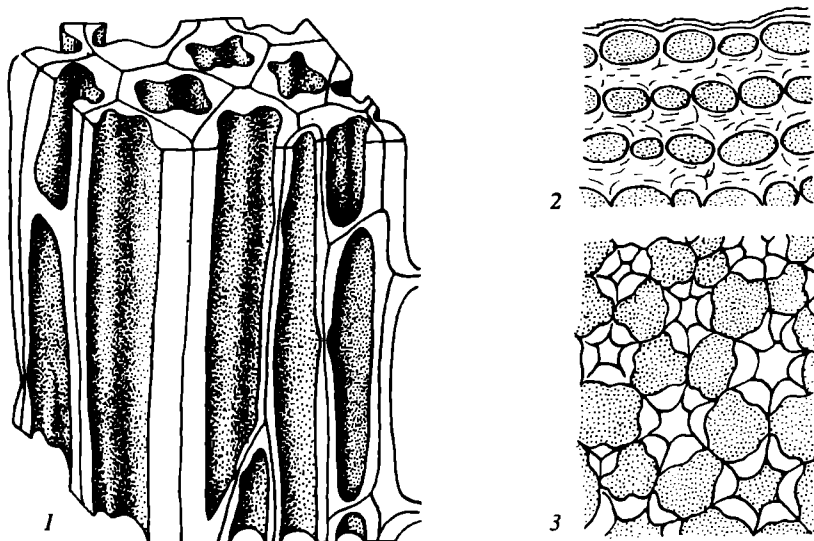


Рис. 56. Колленхима:

1 — объемное изображение уголкового колленхимы; 2 — поперечный разрез через пластинчатую колленхиму; 3 — рыхлая колленхима с межклетниками

пектинами и гемицеллюлозой и с большим содержанием воды, чередуются со слоями, образованными преимущественно целлюлозой. Замечательная особенность состоит в том, что в оболочках не удается обнаружить границу между первичной и вторичной оболочками.

Особенности оболочки объясняются той ролью, которую колленхима играет в растении. Колленхима рано возникает в молодых побегах (но не в корнях), когда еще продолжается растяжение в длину. Если бы в это время возникали жесткие ткани, то растяжение органов стало бы невозможным. Колленхима же, обеспечивая прочность молодых органов, сама способна растягиваться по мере растяжения окружающих тканей. Пластичное (остаточное) растяжение ее оболочек возможно лишь при активном участии живого содержимого, которое влияет на химический состав и текстуру оболочек. Итак, пластичной растяжимостью обладают оболочки живых клеток. Пластичность оболочек колленхимы сохраняется еще и потому, что они не одревесневают.

Одна из особенностей колленхимы состоит в том, что она выполняет свои функции только в состоянии тургора. Если листья или молодые стебли теряют воду, тонкие участки оболочек складываются «гармошкой» и побеги увядают, т.е. теряют упругость и обвисают. Наличие хлоропластов в клетках колленхимы, по-видимому, имеет прямое отношение к поддержанию тургора.

Различают уголковую, пластинчатую и рыхлую колленхиму. В *уголковой* колленхиме утолщенные по углам части оболочек у соседних 3–5 клеток сливаются между собой, образуя трех-, пятиугольники (рис. 56, поз. 1). В *пластинчатой* колленхиме утолщенные части оболочек расположены параллельными слоями (рис. 56, поз. 2). *Рыхлая* колленхима (колленхима с межклетниками) отличается тем, что между слившимися утолщенными участками имеются межклетники (рис. 56, поз. 3). Такая колленхима встречается у растений, обитающих в условиях, способствующих образованию аэренхимы. Здесь как бы сочетаются признаки колленхимы и аэренхимы.

Склеренхима отличается от колленхимы тем, что состоит из клеток с равномерно утолщенными и большей частью одревесневшими оболочками, а содержимое клеток отмирает после окончательного формирования оболочек. Таким образом, склеренхима выполняет свою функцию уже после отмирания протопластов.

Оболочки склеренхимных клеток обладают высокой прочностью, близкой к прочности стали. Они превосходят сталь по способности противостоять динамическим нагрузкам, не испытывая остаточной деформации. Отложение лигнина (одревеснение) повышает прочность оболочек, их способность противостоять раздавливанию. Однако одревеснение делает оболочки более хрупкими. Тем более ценны редкие исключения, когда склеренхимные клетки остаются неодревесневшими. Высокие технологические качества льняных волокон объясняются именно отсутствием у них одревеснения. Различают два основных типа склеренхимы — волокна и склереиды.

*Волокна* — это прозенхимные клетки, сильно вытянутые в длину и заостренные на концах. Обычно они имеют толстые стенки и очень узкую полость. Прочность стенок повышается еще и оттого, что фибриллы целлюлозы проходят в них винтообразно, а направление витков во внешних и внутренних слоях чередуется. Поры немногочис-

ленные, простые узкие щелевидные и ориентированные соответственно направлению фибрилл.

Волокна, входящие в состав древесины, называют *древесинными волокнами* (*волоками либриформа*), а входящие в состав луба — *лубяными* волокнами. Волокна могут также входить в состав других тканей, располагаться целыми группами или поодиночке.

*Склереидами* называют склеренхимные клетки, не обладающие формой волокон. Они могут быть округлыми (*каменистые клетки*, *брахисклерейды*, см. рис. 15, поз. 3), ветвистыми (*астрисклерейды*, см. рис. 36, поз. 1, 2) или иной формы. Так же как волокна, склерейды могут образовывать сплошные группы, как, например, в скорлупе ореха или косточке сливы, или же располагаться среди других тканей поодиночке, в виде идиобластов.

**Распределение механических тканей в теле растения.** Растения обладают поразительной способностью противостоять различного рода механическим нагрузкам. Тонкая соломина поддерживает тяжелый колос и листья, раскачивается при порывах ветра, но не ломается. Громадные механические нагрузки выдерживают стволы деревьев.

Целесообразность строения растений с точки зрения механики пытались объяснить Галилей, а затем Гук и Грю. Однако лишь много лет спустя, в 1874 г., Швенденер подробно рассмотрел распределение механических тканей в различных органах растений с точки зрения инженерно-технических расчетов (теории сопротивления материалов).

Если стержень, испытываемый на прочность, положить на две опоры и нагрузить, то он прогнется (рис. 57). При этом его нижняя сторона будет растягиваться, т.е. противодействовать силам, стремящимся его разорвать. Иными словами, нижняя сторона будет «работать на разрыв». Наоборот, верхняя сторона будет сокращаться, сжиматься, т.е. противодействовать раздавливанию. Материал, находящийся в центре стержня (по линии  $b-b$ ), останется в этом отношении более нейтральным. С этой точки зрения материал, укрепляющий стержень, целесообразно сосредоточить сверху и внизу стержня, где он будет выдерживать наибольшую нагрузку. В центре же с целью экономии и облегчения всей конструкции материал нужно употребить лишь в той мере, чтобы предотвратить смятие конструкции в поперечном направлении. В соответствии с механико-математическими расчетами инженеры установили наиболее целесообразную конструкцию в виде *двутавровой* балки, применяемой для перекрытий (рис. 58, поз. 1). Вертикальная полоса, связывающая верхнюю и нижнюю стороны в единое целое, не позволяет им изгибаться порознь.

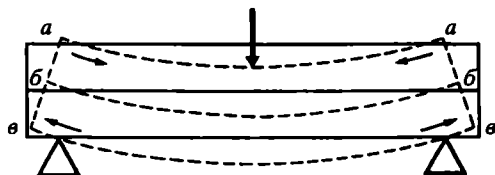


Рис. 57. Напряжения, возникающие в стержне при его прогибе.

Верхняя сторона ( $a-a$ ) сокращается и испытывает сдавливание; нижняя сторона ( $в-в$ ) растягивается; осевая часть ( $б-б$ ) остается нейтральной

Швенденер показал, что в листьях растений механические ткани по расположению очень напоминают двутавровые балки.

Вертикальный стебель подвергается изгибам в различных направлениях, и, согласно теории, развитой Швенденером, его можно сравнить с такой инженерной конструкцией, как вертикальная труба. Наиболее экономным и прочным в этой конструкции будет распределение механических элементов в виде комплекса двутавровых балок (рис. 58, поз. 2). Иными словами, механически работающие элементы должны быть отнесены к периферии конструкции. Действительно, в стеблях колленхима и склеренхима чаще всего располагаются или непосредственно под эпидермой, или несколько глубже, но все же близко к поверхности. Центр стебля обычно занят тонкостенной паренхимой или даже иногда имеет обширную полость.

Теория сопротивления материалов позволяет понять, почему в корнях механические элементы сосредоточены в центре органа: корню, окруженному почвой, не грозит опасность изгиба и излома. Корень выполняет другую механическую задачу — он «заякоривает» растение в почве и противодействует напряжениям, стремящимся выдернуть его, т.е. противодействует разрыву. Соответственно этому целесообразно размещение механических элементов в самом центре корня.

В разбираемую проблему существенный вклад внес наш соотечественник — ботаник В.Ф. Раздорский (1883—1955). Он указал на то, что нельзя рассматривать механические ткани изолированно от прочих тканей растения.

В соответствии с теорией строительно-механических принципов, которая была разработана В.Ф. Раздорским, тело растения можно сравнить с сооружением из железобетона, в котором оба материала, т.е. железо и бетон, дополняют друг друга. Железная арматура (каркас) препятствует разрыву, а бетон (заполнитель) противодействует раздавливанию и не допускает смятия арматуры. В результате вся конструкция обладает значительно большей прочностью, чем железо и бетон, взятые порознь. В теле растения тяжи склеренхимы или колленхимы играют роль арматуры (каркаса), погруженной в упругую массу живых тургесцентных клеток, и это дает удивительную прочность растительным органам.

Растение редко обладает такой жесткостью конструкции, которая, например, необходима при строительстве жилых зданий и многих других инженерных сооруже-

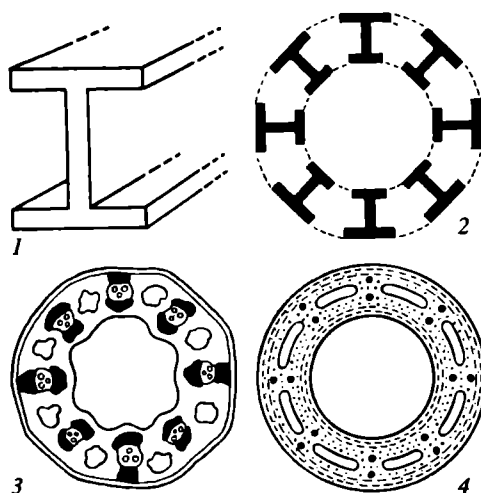


Рис. 58. Механические конструкции:

1 — двутавровая балка; 2 — полый цилиндр как совокупность двутавровых балок; 3 — поперечный разрез стебля пухляка; 4 — сечение фабричной трубы

ний. Растение непрерывно подвергается разнообразным динамическим, т.е. быстро меняющимся, нагрузкам (порывам ветра, ударам дождевых капель, вытаптыванию животными и т.д.). Значит, органы растений должны действовать подобно пружинам, которые способны возвращаться в исходное состояние после снятия нагрузки. Поэтому ствол дерева, раскачивающийся под тяжестью кроны, имеет конструкцию не полый жесткой трубы, а сплошной упругой пружины.

## 2.2.10 Проводящие ткани

### 2.2.10.1 Общая характеристика проводящих тканей

**Функции и типы проводящих тканей.** Проводящие ткани, т.е. ткани, по которым происходит массовое передвижение веществ, возникли как неизбежное следствие приспособления к жизни на суше. Тело высшего растения оказалось расчлененным на две части, обеспечивающие воздушное и почвенное питание. Возникли две проводящие ткани, по которым вещества передвигаются в двух направлениях. По ксилеме (греч. *xýlos* — древесина) в направлении снизу вверх (от корней к листьям) поднимаются вещества почвенного питания — вода и растворенные в ней соли (восходящий ток). Таким образом, ксилему можно назвать водопроводящей тканью. Однако сказанное нельзя понимать слишком прямолинейно. Во-первых, понятия «верх» и «низ» в данном случае справедливы, только если иметь в виду организацию типичного растения. Могут быть случаи, когда олиственные побеги свешиваются ниже корней. У деревьев с плакучими ветвями вещества опускаются по ксилеме ветвей вниз (в геометрическом смысле). Во-вторых, по ксилеме могут передвигаться и такие вещества, как сахара, мобилизуемые весной для построения молодых побегов, и органические вещества, синтезируемые в корнях.

*По флоэме* (греч. *phloîds* — кора) в направлении сверху вниз (от листьев к корням) передвигаются вещества, синтезируемые в листьях, главным образом сахароза (нисходящий ток). Так как эти вещества представляют собой продукты ассимиляции  $\text{CO}_2$  и служат для построения новых клеток и тканей, их называют также *ассимилятами и пластическими веществами*.

Оговорки, сделанные в отношении ксилемы, еще более справедливы и в отношении флоэмы. Массовый транспорт ассимилятов, необходимых для работы меристем, идет от функционирующих листьев в нижней части побега к его верхушке. То же наблюдается при передвижении ассимилятов к созревающим плодам.

**Общие черты ксилемы и флоэмы.** Ксилема и флоэма имеют ряд общих особенностей.

1. Они образуют в теле растения *непрерывную* разветвленную систему, соединяющую все органы растения, — от тончайших корешков до самых молодых побегов.

2. Ксилема и флоэма представляют собой *сложные* ткани, т.е. в их состав входят разнородные элементы — проводящие, механические, запасающие, выделительные. Естественно, самые важные из них — проводящие элементы.

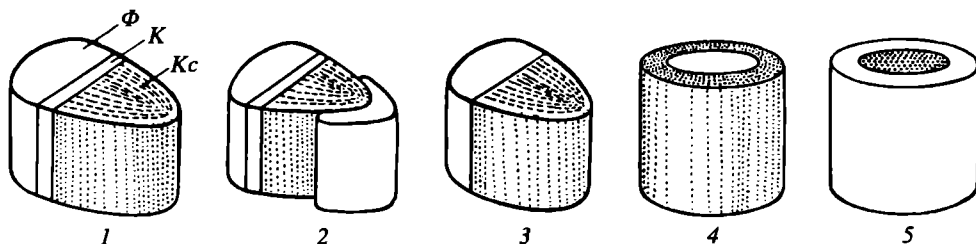


Рис. 59. Типы проводящих пучков:

1 – открытый коллатеральный; 2 – открытый биколлатеральный; 3 – закрытый (лишенный камбия) коллатеральный; 4, 5 – соответственно амфивазальный и амфикрибральный концентрические; К – камбий; Кс – ксилема; Φ – флоэма

3. Проводящие элементы как в ксилеме (трахеиды и сосуды), так и во флоэме (ситовидные элементы) *вытянуты* по направлению тока веществ, иногда очень значительно.

4. Стенки проводящих элементов содержат поры или сквозные отверстия (*перфорации*), облегчающие прохождение веществ.

**Проводящие пучки.** В громадном большинстве случаев ксилема и флоэма расположены рядом, образуя или слои, или так называемые проводящие пучки.

Различают несколько типов проводящих пучков (рис. 59). Наиболее обычны *коллатеральные открытые* пучки, в которых между флоэмой и ксилемой залегает камбий. *Биколлатеральный* открытый пучок обладает добавочно внутренней флоэмой (например, у тыквы). *Закрытые* пучки, напротив, лишены камбия (им как бы «закрыт» путь к вторичному камбиальному утолщению). В *концентрических* пучках ксилема окружает флоэму (*амфивазальные* пучки), или наоборот (*амфикрибральные* пучки).

Изучение проводящих тканей составляет одну из самых важных и сложных задач анатомии растений. Эти ткани сами по себе очень важны в физиологическом отношении. Кроме того, различные группы растений обладают характерными и очень устойчивыми особенностями проводящей системы, что позволяет использовать признаки строения этих тканей для установления родства между группами и восстанавливать пути их эволюции. Решать эти задачи помогает еще и хорошая сохранность элементов ксилемы во многих ископаемых остатках растений.

### 2.2.10.2 Ксилема (древесина)

**Состав ксилемы.** В состав ксилемы входят проводящие, механические, запасающие и некоторые другие элементы. Рассмотрим подробнее проводящие элементы как наиболее важные, определяющие характер всей ткани. Остальные элементы будут рассмотрены позднее (см. подразд. 3.2.1, 3.3.3.1 и 3.3.3.2).

**Строение и функции трахеальных элементов.** Различают два типа проводящих, или *трахеальных элементов* – *трахеиды* и *трахеи*, или *сосуды* (иногда к трахеальным, эле-



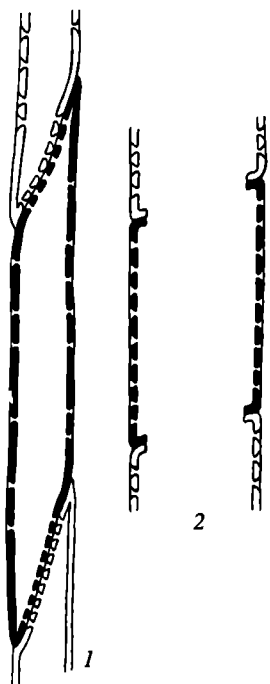


Рис. 60. Схема строения и сочетания трахеид (1) и члеников сосуда (2) (отдельная трахеида и членик сосуда зачернены)

ментам причисляют и древесинные волокна, поскольку между ними и трахеидами нет резкой границы). Трахеида представляет собой сильно вытянутую в длину водопроводящую клетку с ненарушенными первичными стенками. Проникновение растворов из одной трахеиды в другую происходит путем фильтрации через эти стенки, точнее, через окаймленные поры (рис. 60, поз. 1). Сосуд состоит из многих клеток, называемых члениками сосуда. Членики расположены друг над другом, образуя трубочку (рис. 60, поз. 2). Между соседними члениками одного и того же сосуда путем растворения возникают сквозные отверстия (перфорации). По сосудам растворы передвигаются значительно легче, чем по трахеидам.

В сформировавшемся, т.е. в функционирующем, состоянии трахеальные элементы состоят лишь из оболочек, так как протопласты распадаются, а полости трахеальных элементов заполняются растворами.

Сосуды и трахеиды передают растворы не только в продольном, но и в поперечном направлении в соседние трахеальные элементы и в живые клетки. Боковые стенки трахеид и сосудов сохраняются тонкими на большей или меньшей площади. Но в то же время они обладают различного рода утолщениями, придающими стенкам прочность. В зависимости от характера боковых стенок трахеальные элементы называются кольчатыми, спиральными, сетчатыми, лестничными и точечно-поровыми (рис. 61).

Вторичные кольчатые и спиральные утолщения прикрепляются к тонкой первичной оболочке посредством узкого выступа. При сближении утолщений и затем при образовании между ними перепонок возникает сетчатое утолщение, переходящее в окаймленные поры.

Эту серию, представленную на рис. 61, можно рассматривать как морфогенетический, эволюционный ряд (см. подразд. 1.3). Но эта же последовательность (хотя представленная не всеми членами) возникновения сначала кольчатых и спиральных элементов, а потом остальных наблюдается в гистогенезе одного и того же проводящего пучка. Наличие различных элементов в одном пучке объясняется тем, что первые из них возникают в то время, когда еще не закончился рост в длину всего органа, а кольчатые и спиральные элементы не препятствуют этому росту, так как способны растягиваться. Когда рост органа прекращается, возникают сетчатые, лестничные и точечно-поровые элементы, неспособные к продольному растяжению.

**Эволюция трахеальных элементов.** Трахеиды появились у высших растений в связи с выходом на сушу. Они найдены у ринии и других риниофитов (см. подразд. 1.3). Сосуды появились значительно позже путем преобразования трахеид. На рис. 62 по-

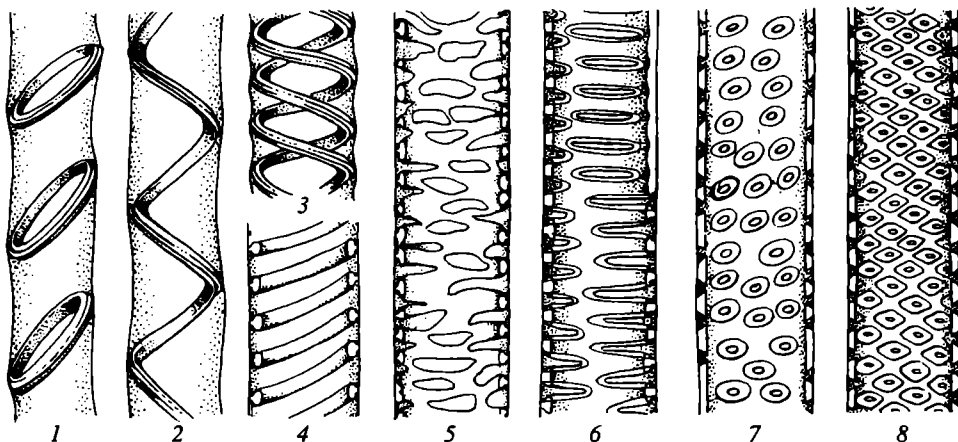


Рис. 61. Типы утолщения (1–5) и поровости (6–8) боковых стенок у трахеальных элементов: 1 – кольчатое; 2–4 – спиральные; 5 – сетчатое; 6 – лестничная; 7 – супротивная; 8 – очередная

казаны превращение трахеиды в членик сосуда и постепенное видоизменение последнего в процессе эволюции. Окаймленные поры превратились в сквозные отверстия – перфорации. Концы возникших сосудов, первоначально сильно скошенные, заняли горизонтальное положение, а примитивная лестничная перфорация со многими перекладинами превратилась в простую перфорацию. Параллельно этому членики сосудов становились более короткими и широкими.

Сосудами обладают почти все покрытосеменные растения. Папоротникообразные и голосеменные растения, как правило, лишены сосудов и обладают только трахеидами. Лишь в виде редкого исключения сосуды встречаются у таких высших споровых, как селлагинелла, хвощи и некоторые папоротники, а также у немногих голосеменных (гнетовых). Однако у этих растений сосуды возникли независимо от сосудов покрытосеменных.

Возникновение сосудов у покрытосеменных растений означало важное эволюционное достижение, так как облегчило проведение воды; покрытосеменные растения оказались более приспособленными к жизни на суше.

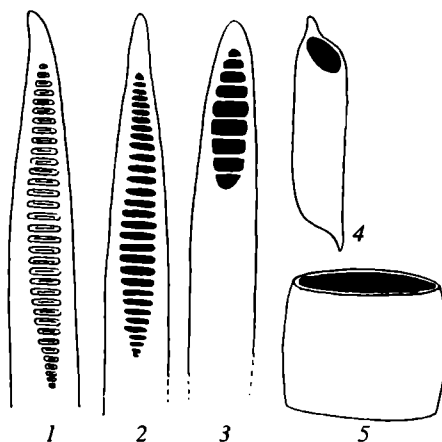


Рис. 62. Эволюция перфораций:

1 – лестничная поровость трахеиды (перфорации отсутствуют); 2, 3 – лестничные перфорации; 4, 5 – простые перфорации

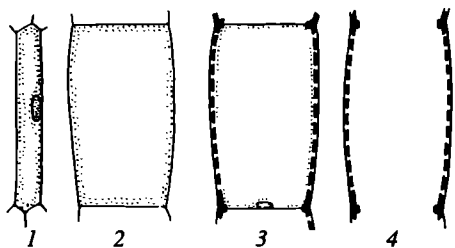


Рис. 63. Схема гистогенеза члена сосуда:

1 – клетка, образованная камбием; 2 – растяжение; 3 – утолщение боковых стенок; 4 – образование перфораций и отмирание протопласта

**Гистогенез трахеальных элементов.** Члены сосуда возникают из живых клеток, которые имеют тонкие растяжимые оболочки и растут в ширину (рис. 63). После достижения окончательных поперечных размеров протопласт утолщает боковые стенки и в то же время растворяет поперечные стенки (образует перфорации). Превращение исходной живой клетки в зрелый член сосуда (или в трахеиду) протекает быстро, иногда за несколько часов. За этот короткий срок протопласт выполняет большую работу, а затем разрушается. Соответственно этому изменяется его характер: на первых этапах в протопласте хорошо развиты структуры, ответственные за построение оболочки (эндоплазматический ретикулум, диктиосомы, микротрубочки). После утолщения боковых и растворения поперечных стенок развиваются лизосомы, происходят сильная вакуолизация и лизис всего протопласта. Остается оболочка, а полость заполняется жидкостью.

*Древесинные волокна* имеют толстые оболочки и узкие простые (неокаймленные) поры. Древесинные волокна эволюционно возникли, как и сосуды, из трахейд, но их преобразование шло в другом направлении, именно в сторону потери проводящей функции и повышения механической прочности (рис. 64). Наличие волокон в составе древесины делает эту ткань прочнее.

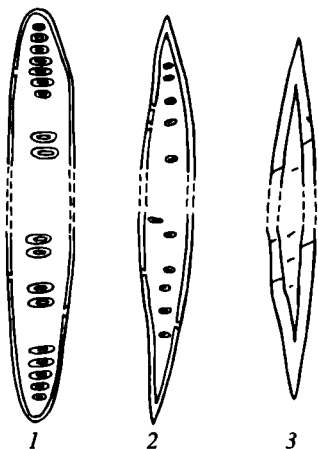


Рис. 64. Эволюционный переход от трахеиды 1 к волокнистой трахеиде 2 и к древесинному волокну 3

### 2.2.10.3 Флоэма (луб)

**Состав и строение элементов флоэмы.** Флоэма, как и ксилема, — ткань сложная и состоит из проводящих (ситовидных) элементов, нескольких типов паренхимных клеток и флоэмных (лубяных) волокон. Рассмотрим вначале проводящие элементы флоэмы (остальные см. в подразд. 3.2.1, 3.3.2.3, 3.3.3.2). Проводящие элементы флоэмы называют *ситовидными* потому, что на их стенках имеются группы мелких сквозных отверстий (перфораций), похожие на ситечки. Эти участки клеточной оболочки окружены утолщенными валиками и называются *ситовидными полями*. Ситовидные элементы в отличие от трахеальных — живые клетки. Через перфорации ситовидных полей проходят течи цитоплазмы, по которым и перемешаются растворы органических веществ.

Ситовидные элементы, как и трахеальные, бывают двух типов: ситовидные клетки и ситовидные трубки. *Ситовидные клетки* — длинные прозенхимные, с ситовидными полями на продольных стенках. *Ситовидные трубки* образованы вертикальным рядом расположенных друг над другом *клеток-члеников*, поперечные перегородки между которыми превращены в ситовидные пластинки с более широкими, чем у ситовидных полей, перфорациями. На продольных стенках сохраняются ситовидные поля. На ситовидных пластинках располагаются «ситечки» (ситовидные поля). Если на ситовидной пластинке одно «ситечко», ее называют *простой*, а если несколько — *сложной*.

Ситовидные клетки более примитивны и встречаются у папоротникообразных и голосеменных. Ситовидные трубки функционально более совершенны, чем ситовидные клетки и свойственны исключительно покрытосеменным растениям. Членики ситовидных трубок физиологически зависимы от соседних с ними *клеток-спутниц* и имеют общее с ними происхождение, так как формируются из одних и тех же инициальных клеток.

В эволюции ситовидных элементов прослеживается ясный параллелизм с эволюцией трахеальных элементов. Ситовидные клетки дали начало членикам ситовидных трубок, которые в процессе эволюции укорачивались, расширялись, их поперечные стенки занимали сначала косое, а затем горизонтальное положение, сложные перфорационные пластинки сменялись простыми.

**Гистогенез ситовидной трубки.** Ситовидная трубка имеет ряд замечательных особенностей, которые удобнее рассмотреть в онтогенетическом развитии.

Клетка меристемы, дающая начало членику ситовидной трубки, делится продольно (рис. 65, поз. 1, 2). Две сестринские клетки в дальнейшем сохраняют многочисленные плазматические связи между собой. Одна из клеток (большей величины) превращается в членик ситовидной трубки, другая — в сопровождающую клетку (или в две-три клетки в случае дополнительного деления). Возникший элемент растягивается, принимая окончательные размеры. Оболочка несколько утолщается, но остается неодревесневшей. На концах образуются ситовидные пластинки с перфорациями на месте плазмодесм. На стенках этих отверстий откладывается *каллоза* — особый полисахарид, химически близкий к целлюлозе. В функционирующей ситовидной трубке

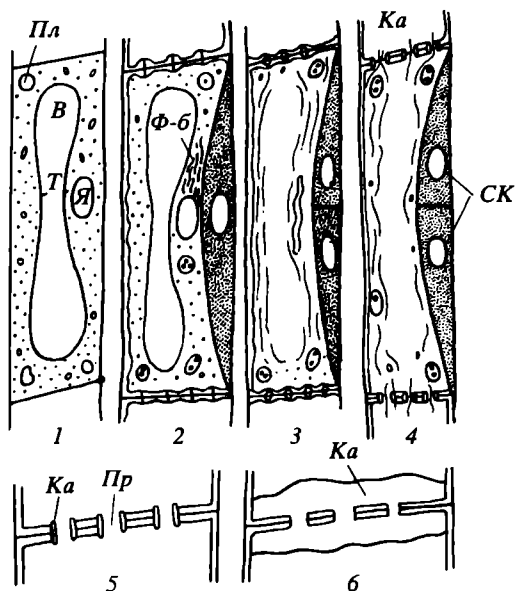


Рис. 65. Схема гистогенеза членика ситовидной трубки и сопровождающих клеток:

1 — исходная клетка с вакуолью и тонопластом; 2 — образование членика ситовидной трубки с Ф-белком и сопровождающей клеткой; 3 — распад ядра, тонопласта и эндоплазматического ретикулума, формирование ситовидных перфораций; 4 — ситовидные перфорации окончательно сформированы; 5, 6 — закупоривание ситовидных перфораций каллозой; В — вакуоль; Ка — каллоза; Пл — пластиды; Пр — перфорации; СК — сопровождающие клетки; Т — тонопласт; Я — ядро

слой каллозы лишь сужает просвет отверстий, но не прерывает в них плазматические связи. Лишь с окончанием деятельности трубок каллоза закупоривает перфорации (рис. 65, поз. 5, 6).

Протопласт ситовидной трубки обнаруживает ряд замечательных изменений, свойственных только этим элементам. Сначала он занимает постенное положение, окружая центральную вакуоль с хорошо выраженным тонопластом. В цитоплазме возникают округлые тельца *флоэзного белка* (Ф-белок), особенно многочисленные у двудольных растений. По мере развития ситовидного элемента тельца Ф-белка теряют отчетливые очертания, расплываются и сливаются вместе, образуя скопления около ситовидных пластинок. Через перфорации фибриллы Ф-белка проходят через перфорации из членика в членик.

В протопласте разрушается тонопласт, центральная вакуоль теряет определенность, а центр клетки заполняется смесью вакуолярного сока с содержимым протопласта.

Наиболее примечательно, что в процессе созревания элемента сего ядро разрушается. Однако элемент остается живым и деятельно проводит вещества.

Важная роль в проведении ассимилятов по ситовидным трубкам принадлежит сопровождающим клеткам (клеткам-спутницам), которые сохраняют ядра и многочисленные активные митохондрии. В мелких жилках листьев митохондрии могут принимать форму митохондриального ретикулума. Между ситовидными трубками и прилегающими к ним сопровождающими клетками имеются многочисленные плазматические связи. Скорость линейного передвижения ассимилятов по флоэме

(50–150 см/ч) выше той скорости, которая могла бы обеспечиваться только свободной диффузией в растворах. Остается предположить, что живое содержимое ситовидных элементов и особенно сопровождающих клеток активно, т.е. с затратой энергии, участвует в передвижении ассимилятов. С этим предположением согласуется тот факт, что передвижение ассимилятов требует интенсивного дыхания клеток флоэмы: если дыхание затруднено, то передвижение останавливается.

У двудольных растений ситовидные трубки работают обычно один-два года. Затем ситовидные пластинки покрываются сплошным слоем каллозы, тонкостенные элементы флоэмы раздавливаются, а камбий образует новые элементы.

У растений, лишенных ежегодного камбиального прироста, ситовидные элементы значительно долговечнее. Так, у некоторых папоротников отмечена работа ситовидных элементов до 5–10 лет, у некоторых однодольных (пальм) даже до 50–100 лет, хотя последние сроки ставятся под сомнение.

### НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ. АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

---

---

#### 3.1 ЗАРОДЫШ И ПРОРОСТОК – НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА РАСТЕНИЙ

##### 3.1.1 Строение семени. Типы семян

**Органообразование у высших растений.** Индивидуальная жизнь — *онтогенез* — высшего растения, возникшего половым путем, начинается с деления оплодотворенной яйцеклетки, или *зиготы*. В дальнейшем у него образуются органы, в первую очередь *вегетативные*.

Основные вегетативные органы семенных (т.е. цветковых и голосеменных) растений — *побег* и *корень* — обычно в зачаточном виде имеются у зародыша, находящегося в зрелом семени. После прорастания семени у образующегося *проростка* не только разрастаются собственно зародышевые органы, но и закладываются новые: листья и участки стебля, почки и боковые побеги, боковые и придаточные корни. По мере достижения определенной вегетативной массы и ассимилирующей поверхности растения переходят к формированию репродуктивных органов, т.е. цветков у покрытосеменных и шишек у голосеменных. Они представляют органы размножения, зачатков которых у зародыша в семени никогда не бывает. Их формирование, особенно у многолетних растений, сопровождается образованием новых вегетативных органов, при этом старые, например, листья, отмирают на определенном этапе своего развития. Появление в ходе онтогенеза особи новых органов сочетается с отмиранием старых (например, листопад). Это характеризует высшее растение как «открытую» *ростовую систему*, в отличие от высших животных, представляющих «закрытую» систему: у них, за немногими исключениями, новых органов у сформированного организма не образуется.

Рост и заложение новых органов, продолжающиеся у растения на протяжении всей жизни, возможны, прежде всего, благодаря наличию у зародыша, а позднее и у развивающегося из него растения верхушечных меристем побега и корня. В онтогенезе особи благодаря ветвлению число меристематических верхушек в побеговых и корневых системах возрастает во много раз. Кроме того, новые органы образуются и за счет некоторых латеральных меристем (перицикл, камбий).

Соотношения органов зародыша, проростка и молодого вегетативного растения показаны на рис. 66.

**Формирование и строение семени.** Семя представляет собой основной орган размножения и расселения семенных растений. Семена формируются из *семяпочек*, или *семязачатков*, располагающихся внутри завязи пестика в цветках покрытосеменных и на чешуях шишек у голосеменных. Как правило, семена образуются после оплодотворения (без оплодотворения формируются семена в случаях так называемого апомиксиса; см. подробнее подразд. 4.2.1.9), и заключены у цветковых в плод — односемянный или многосемянный. Не останавливаясь пока на деталях образования семени (о чем речь пойдет в подразд. 4.2.1.7), рассмотрим морфологические особенности зрелых семян. Без этого невозможно описать начальные этапы онтогенеза растения.

Семя состоит из *семенной кожур*ы, *зародыша* и специализированных запасяющих тканей, в типичном случае — *эндосперма*. Зародыш, как производное зиготы, образован клетками с диплоидным набором хромосом. Эндосперм цветковых возникает из центральной диплоидной клетки зародышевого мешка в результате *двойного оплодотворения* (см. подразд. 4.2.1.7) и представлен образованием из *триплоидных* клеток. Эндосперм голосеменных состоит из ткани, клетки которой имеют *гаплоидный* набор хромосом. Таким образом, зародыш и эндосперм — два многоклеточных тела в семени. Морфологически, цитологически и функционально они крайне различны.

Функция зародыша очевидна — это зачаток нового растения, состоящий полностью или в значительной степени из меристематических клеток. Функция эндосперма — обеспечение питания зародыша, который с самого начала *гетеротрофен*. (Впро-

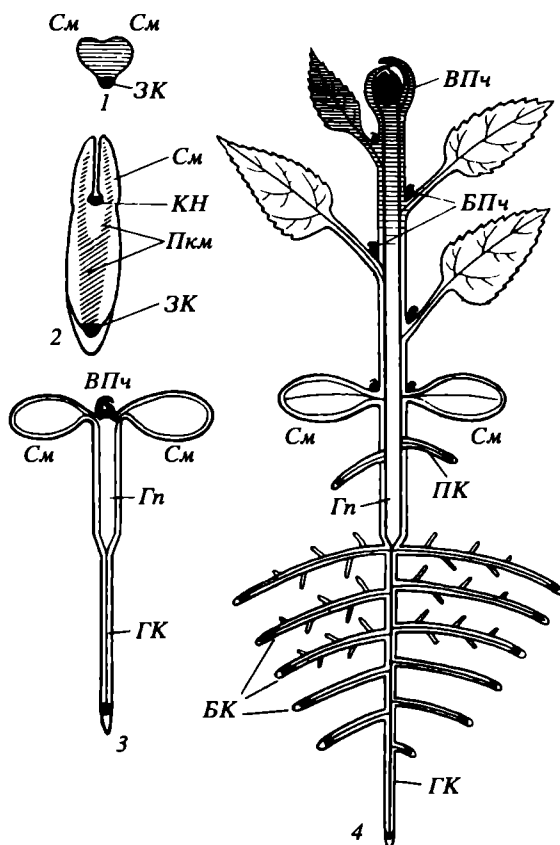


Рис. 66. Схема строения двудольного растения:

1 — молодой зародыш; 2 — зрелый зародыш; 3 — проросток; 4 — молодое растение в вегетативной фазе; См — семядоли; Гп — гипокотиль; ГК — главный корень; БК — боковые корни; ПК — придаточные корни; ЗК — зародышевый корешок; ВПч — верхушечная почка; БПч — боковые почки; КН — конус нарастания побега; Пкм — прокамбий. Черным цветом показаны очаги меристемы, заштрихованы растущие части



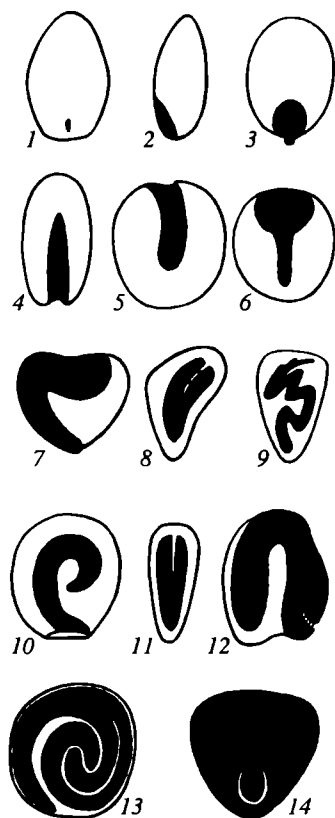


Рис. 67. Соотношение между зародышем и запасными тканями семени у разных цветковых растений:

1–5, 10 — однодольные; 6–9, 11–14 — двудольные (у 12 и 13 — перисперм, у остальных — эндосперм). Черным цветом обозначены силуэты зародышей, белым — запасная ткань

чем, довольно часто зародыши на первых этапах развития имеют зеленую окраску и, вероятно, способны к самостоятельному фотосинтезу, хотя преобладает, безусловно, питание за счет материнского организма.) У голосеменных эндосперм формируется как запасная ткань еще до оплодотворения и образования зиготы и зародыша. У цветковых эндосперм развивается одновременно с зародышем после двойного оплодотворения. Вначале эндосперм развивает активную метаболическую деятельность, перерабатывая и передавая зародышу вещества, которые поступают в зреющее семя от материнского организма. Но скоро эта активность затухает, и в эндосперме начинается отложение запасных питательных веществ. В процессе созревания семени цветковых между зародышем и эндоспермом складываются своеобразные взаимоотношения, приводящие иногда к некоторому равновесию между ними, а иногда — к резкому антагонизму.

Из рис. 67 следует, что в зрелых семенах различных цветковых растений очень сильно варьируют соотношение размеров зародыша и эндосперма, очертания и положение самого зародыша в семени. В одних случаях, например у магнолисовых, лилейных, пальм, зародыш очень мал и ткань эндосперма занимает почти весь объем семени (рис. 67, поз. 1–3). В других, наоборот, зародыш ко времени созревания семени разрастается настолько, что вытесняет и *поглощает эндосперм*, от которого остается лишь небольшой слой клеток под семенной кожурой, как у яблони, миндаля (рис. 68, поз. 2). В зрелых семенах бобовых, сложноцветных, тыквенных (рис. 67, поз. 14 и 68, поз. 3, 4) от эндосперма вообще ничего не остается, и они состоят лишь из *зародыша и семенной*

кожуры. Между этими крайностями есть все переходы.

Был произведен подсчет, показавший, что из 250 исследованных семейств цветковых 85% видов имели семена с эндоспермом (большим или маленьким) и лишь 15% видов его не имели. Таким образом, *в подавляющем большинстве семейств цветковых, независимо от принадлежности к классам двудольных или однодольных, эндосперм в зрелом семени имеется.*

В случае поглощения эндосперма зародышем функции последнего, естественно, расширяются, так как он сам (чаще всего его семядольные листья) становится вмес-

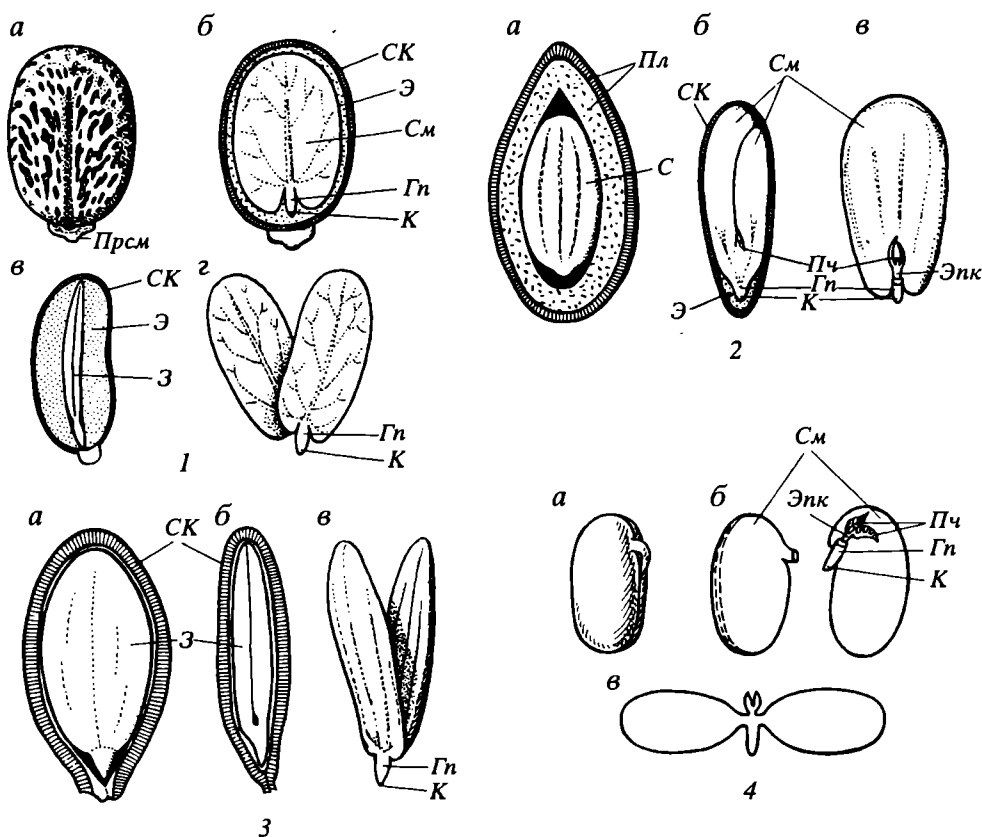


Рис. 68. Семена двудольных:

1 – клеверина (а – внешний вид семени; б – продольный разрез в плоскости семядолей зародыша; в – продольный разрез, перпендикулярный плоскости семядолей, з – изолированный и полуразвернутый зародыш); 2 – миндаль (а – общий вид семени, заключенного в косточку плода; б – продольный разрез в медианной плоскости; в – зародыш со снятой семядолей); 3 – тыква (а и б – продольный разрез семени во взаимно перпендикулярных плоскостях, в – вычлененный зародыш); 4 – фасоль (а – вычлененный зародыш; б – расчлененный зародыш; в – схема зародыша в выпрямленном виде); Пл – околоплодник; С – семя; СК – семенная кожура; Прсм – присемянник; З – зародыш; Э – эндосперм; См – семядоли; Гн – гипокотиль; Энк – эпикотиль; К – зародышевый корешок; Пч – почечка

тилищем запасных питательных веществ. Кроме того, запасные вещества могут отлагаться в так называемом *перисперме*. Он располагается под семенной кожурой и возникает из *нуцеллуса* семязачатка (см. подразд. 4.2.1.5). Это вторая специализированная ткань зародыша. В отличие от эндосперма она образована диплоидными клетками.

**Семенная кожура.** Семенная кожура обычно многослойна. Она всегда есть у семени (рис. 69). Ее главная функция – защита зародыша от механических повреждений,

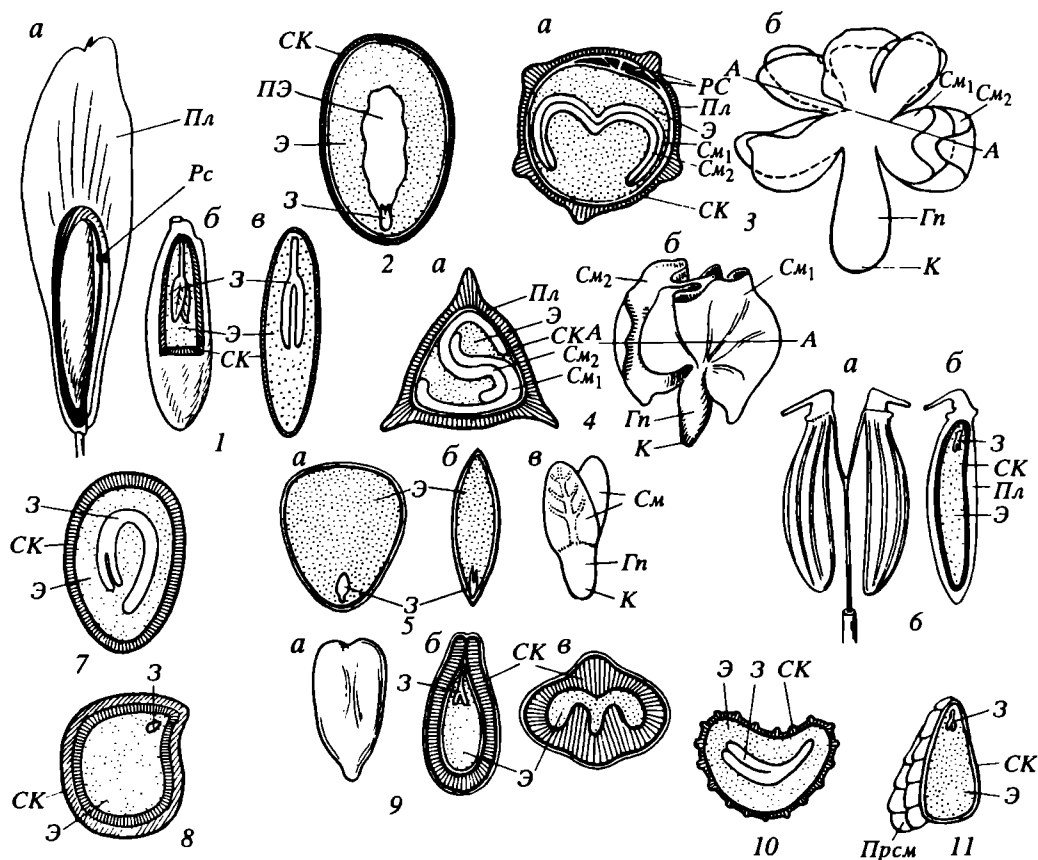


Рис. 69. Семена двудольных с эндоспермом:

1 – ясень обыкновенный (а – семя внутри плода крылатки; б – положение зародыша в семени; в – схема продольного разреза семени); 2 – продольный разрез семени пиона; 3 – липа (а – поперечный разрез плода; б – вычлененный зародыш; А-А – плоскость среза); 4 – гречиха (а – поперечный разрез плода; б – вычлененный зародыш; А-А – плоскость среза а); 5 – калина обыкновенная (а и б – продольный разрез семени во взаимно перпендикулярных плоскостях; б – вычлененный зародыш); 6 – тмин (а – плод двусемянка; б – продольный разрез одного из мерикарпиев); 7 – томат, продольный разрез семени; 8 – лимонник китайский, продольный разрез семени, 9 – виноград (а – общий вид семени; б, в – его продольный и поперечный разрез); 10 – мак, продольный разрез семени; 11 – копытень, продольный разрез семени; РС – редуцированные семена в плоде; ПЭ – полость эндосперма (остальные обозначения см. на рис. 68)

проникновения микроорганизмов, чрезмерного высыхания, преждевременного прорастания. У некоторых растений она, кроме того, способствует распространению семян ветром (волоски семян ивы и тополя). Мясистые придатки на коже у бересклета привлекают птиц, у копытня и фиалок – муравьев (рис. 69, поз. 11). Разнообразие окраски и анатомической структуры кожи семян разных растений

очень велико. Ее толщина, прочность, твердость в значительной степени обусловлены характером околоплодника. Если плод невскрывающийся и околоплодник достаточно прочен и непроницаем, то семенная кожура обычно тонкая (например, у дуба, вишни, подсолнечника); в противоположных случаях кожура толстая и деревянистая, как у винограда и хлопчатника. На первых этапах прорастания семян клетки семенной кожуры нередко ослизняются, способствуя прикреплению семян к почве и накоплению влаги (например, у льна, подорожника). При внешнем осмотре семян можно заметить на коже небольшое отверстие — *микропиле*, или *семявход*, способствующий проникновению первых порций воды в начале набухания. Обычно кончик зародышевого корешка обращен к микропиле и при прорастании выходит из него, если кожура еще не растрескалась. На коже семян, высыпавшихся из многосемянных плодов, виден *рубчик* — место прикрепления семени к семяножке, через которую проходит проводящий пучок; след его заметен на рубчике.

**Эндосперм.** Эндосперм зрелого семени состоит обычно из крупных клеток запасющей ткани. В клетках *мучнистого* эндосперма преобладают зерна вторичного крахмала, в клетках *маслянистого* эндосперма — отложения жирных масел, нередко в сочетании с запасными белками в виде алейроновых зерен (семена клещевины, ириса). Алейроновые зерна могут быть сосредоточены в специальном мелкоклеточном *алеироновом слое* — наружном слое клеток эндосперма (например, у злаков). Благодаря сильному обезвоживанию клеток при созревании семян эндосперм иногда становится очень твердым, стекловидным, как у хурмы, или даже каменистым, как, например, у финиковой пальмы (см. рис. 38), где в качестве запасного вещества в клеточных оболочках откладывается гемицеллюлоза. У цветковых преобладают маслянистые семена, так как жиры — наиболее энергетически выгодная и «экономная» группа запасных питательных веществ (они вдвое калорийнее углеводов и белков). Вещества эндосперма гидролизуются при набухании семян под действием ферментов и поглощаются зародышем в процессе прорастания; после этого клетки эндосперма разрушаются.

**Зародыш.** У большинства видов семенных растений зародыш зрелого семени морфологически вполне расчленен. Зародышевый побег представлен осью (зародышевым стебельком) и *семядолями* листьями, или *семядолями*. На верхнем конце оси (апексе) находится образованный участком меристемы конус нарастания, нередко имеющий выпуклую форму и именуемый иногда *точкой роста побега*. На нем могут быть заложены зачатки следующих за семядолями листьев; в этом случае можно говорить о *почке зародыша* (рис. 68, поз. 2, 4). Часть оси, занятую основаниями семядолей, можно назвать *семядольным узлом*; остальной участок зародышевой оси, ниже семядолей, — *гипокотилем* или *подсемядольным коленом*. Его нижний конец через пограничную зону — зону так называемой «корневой шейки» — переходит в *зародышевый корешок*. Корневая шейка — понятие условное, так как резкой границы между основанием корня и гипокотилем нет. Корневой шейкой часто неправильно называют основания побегов с почками возобновления. Зародышевый корешок представлен обычно только меристематическим конусом нарастания, прикрытым *корневым чехли-*

ком. В анатомической структуре расчлененного зародыша обычно уже хорошо различаются протодерма и прокамбий (см. рис. 66, поз. 2).

У зародыша двудольных обычно две семядоли, отходящие от оси зародыша по бокам; точка роста побега, или почечка, находится между семядолями и является *верхушечной*, или *терминальной*. Такой зародыш имеет билатеральную симметрию, взаимно перпендикулярные плоскости которой проходят через ось зародыша (рис. 70, а). Исключением являются семена «ложнооднодольных» видов среди двудольных, например чистяк лютичный, хохлатка плотная.

У зародыша однодольных лишь одна семядоля; она занимает терминальное положение, а почечка смещена вбок (рис. 70, б). Поэтому зародыш имеет единственную плоскость симметрии, которая проходит через среднюю линию (медиану) семядоли. Описанные различия возникают в процессе развития зародыша (рис. 70), который на очень ранних фазах имеет, как правило, однотипное строение у двудольных и однодольных. У тех и других намечаются два симметричных бугорка — зачатки двух семядолей, но эта симметрия у однодольных быстро исчезает вследствие неравномерного разрастания зачатков семядолей, одна из которых не получает дальнейшего развития (см. рис. 70, б).

В семенах хвойных растений содержится по несколько семядолей (см. рис. 76).

Рассмотрим ряд примеров строения семян и зародышей двудольных и однодольных растений. Они помогут использовать в школьном преподавании более обширный и нестандартный демонстрационный материал.

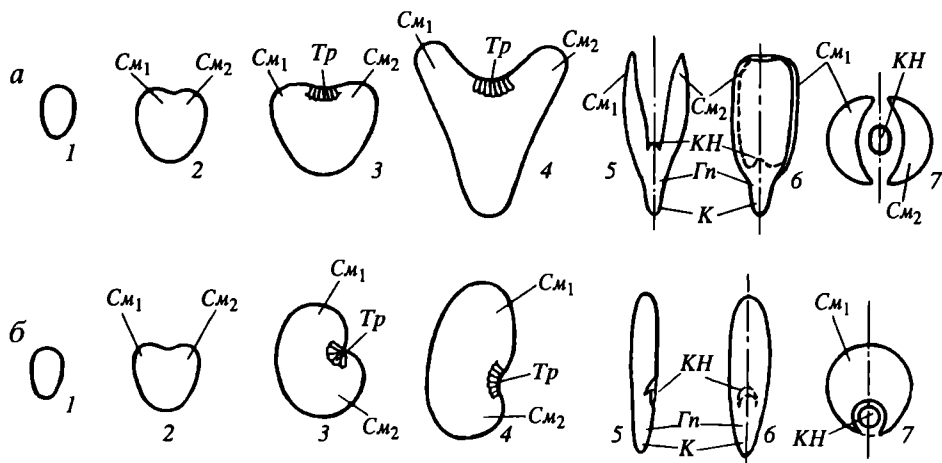


Рис. 70. Схема развития и симметрия зародышей двудольных (а) и однодольных (б):

1–4 — раннее развитие зародыша; 5, 6 — вполне сформированный зародыш, вид в двух взаимно перпендикулярных плоскостях; 7 — поперечное сечение зародышей в области почечки; См<sub>1</sub> и См<sub>2</sub> — семядоли; Тр — точка роста (до оформления конуса нарастания КН); Гн — гипокотиль; К — корень. Штрих-пунктирной линией показаны плоскости симметрии

**Семена двудольных с эндоспермом.** Один из наиболее удобных и наглядных объектов — крупное семя клещевины, или кастора (*Ricinus communis*), из семейства молочайных (см. рис. 68, 1). Семенная кожура у него плотная, пестро окрашенная, с мясистым придатком — карункулой и заметным проводящим пучком, идущим от семяножки (он называется *семяшов*).

Продольный разрез семени в плоскости семядолей зародыша показывает, что семядольные листья здесь широкие, бесцветные, с выраженным жилкованием; ось зародыша короткая из гипокотилия и конуса нарастания корня, обращенного к микропиле. Массивный белый эндосперм, прилегающий к семядолям с обеих сторон, виден на продольном разрезе семени в плоскости, пересекающей средние жилки семядолей (рис. 68, поз. 1а). На вычленном из семени и расправленном целом зародыше (рис. 68, поз. 1б) хорошо видно, что семядоли имеют тонкие пластинки, похожие на обычные зеленые листья. Между семядолями находится конус нарастания побега; почка еще не сформирована.

В семени ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), вычленном из односемянного плода крылатки (рис. 69, поз. 1), можно обнаружить под тонкой кожурой хорошо заметный эндосперм и погруженный в него двусемядольный прямой зародыш.

Перед прорастанием семядоли у ясеня сильно разрастаются в длину, развивая активную всасывающую деятельность. Они поглощают питательные вещества эндосперма, уменьшающегося при этом в объеме. Почка у зародыша не сформирована, имеется только меристематический конус нарастания.

Сходное строение имеют семена пасленовых (например, табака, томата, рис. 69, поз. 7), зонтичных (например, моркови, тмина, рис. 69, поз. 6), калины (рис. 69, поз. 5) и других жимолостных, сирени, относящейся вместе с упомянутым ясенем к семейству маслиновых, а также гречихи (рис. 69, поз. 4), конопли, винограда (рис. 69, поз. 9), хурмы, липы (рис. 69, поз. 3), пиона (рис. 69, поз. 2) и многих других широко известных и доступных для изучения представителей класса двудольных.

Слабое развитие семядолей зародыша в зрелом семени и значительное их увеличение перед прорастанием можно наблюдать у магнолиевых, лютиковых и у видов других семейств (рис. 71). В частности, именно таково поведение зародыша в семени знаменитого женьшеня (*Panax ginseng*) из семейства аралиевых (см. рис. 77). Длительное дозревание зародыша в семенах, уже опавших с материнского растения, оказалось основной причиной трудностей выращивания женьшеня в культуре.

**Семена двудольных без эндосперма.** К этой категории относятся семена многих культурных растений, в частности, бобовых, тыквенных сложноцветных, крестоцветных, а также дуба, березы, клена, лещины, ореха грецкого, конского каштана, цитрусовых и др. На рис. 68, поз. 3 изображено строение семени и зародыша тыквы (*Cucurbita pepo*).

Под плотной кожурой находится плоский зародыш с крупными семядолями, в тканях которых сосредоточены запасы питательных веществ. Эндосперм отсутствует, он израсходован в ходе созревания семени. На семядолях заметно зачаточное жилкование. Ось зародыша небольшая, обращенная корневым полюсом к микропиле; на

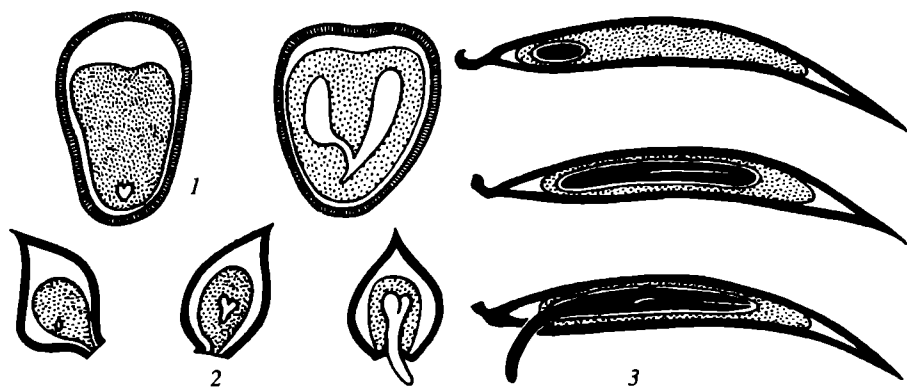


Рис. 71. Изменение размеров зародыша перед прорастанием:

1 — магнолия; 2 — лютик едкий; 3 — борщевик

этом же конце семени находится и рубчик. Почечка зародыша выражена слабо: на конусе нарастания побега еле заметны листовые бугорки — зачатки следующих за семядолями листьев.

Семя миндаля обыкновенного (*Amygdalus communis*, рис. 68, поз. 2) заключено в твердую «косточку» — внутреннюю часть околоплодника плода-костянки. Такие косточки продаются под названием «орехов» миндаля. Семенная кожура тонкая, коричневая, плотно облегает зародыш. Семядоли толстые, белые, слегка асимметричные, состоят из запасющей ткани. Если у вычищенного зародыша удалить одну семядолю (рис. 68, поз. 2а), то становится хорошо заметна развитая зародышевая почечка, состоящая из надсемядольного участка стебля (надсемядольного колена, или эпикотилья), зачаточных листьев и закрываемого ими конуса нарастания. На продольном разрезе семени (рис. 68, поз. 2б) виден небольшой остаток эндосперма, прилегающий к корневому концу зародыша. Таким образом, у миндаля остаются следы первоначальной запасющей ткани и формально сего семя должно быть отнесено к семенам с эндоспермом, однако функционально этот остаток уже никакой роли не играет; запасущая функция передана семядолям.

Обычный учебный объект — семена бобовых. На рис. 68, поз. 4 изображены детали строения зрелого семени фасоли без эндосперма, где запасущими органами являются крупные, сильно утолщенные семядольные листья зародыша. Как и у миндаля, здесь хорошо развита зародышевая почечка с эпикотилем. Отличие от всех уже разобранных примеров состоит в том, что зародыш фасоли (и других бобовых) вследствие неравномерного разрастания оси сильно *согнут*. Если мысленно выпрямить его ось и семядоли (рис. 68, поз. 4в), то получится схема, ничем не отличающаяся от схемы *прямого* зародыша тыквы, миндаля и др. Об этом приходится специально говорить, так как семя фасоли — основной школьный объект. Школьникам на этом примере трудно понять, что такое семядоли, из-за их своеобразного положения. Гораздо нагляднее можно продемонстрировать листовую природу семядолей на прямом зародыше.

дыше, например, в семени тыквы. Согнутый или спирально закрученный зародыш иногда с разнообразно сложенными в складки семядолями имеется у многих двудольных (рис. 67, поз. 7, 10, 13), в том числе у крестоцветных (капуста, редис и др.).

**Семена двудольных с периспермом.** В некоторых случаях, помимо эндосперма, в семенах развивается запасаящая ткань иного происхождения — *перисперм*, лежащий под кожурой и возникающий из *нуцеллуса* семязачатка (см. подразд. 4.2.1.5). В семени перца черного маленький двусемядольный зародыш погружен в небольшой эндосперм, а снаружи от него располагается мощный перисперм (рис. 72, поз. 1). Подобная же картина — у кувшинки (*Nymphaea*) и кубышки (рис. 79, поз. 2), водных растений из семейства нимфейных. Иногда эндосперм в зрелом семени поглощается полностью, а перисперм остается и разрастается, как у гвоздичных и лебедовых (например, у звездчатки, куколя, свеклы, рис. 72, поз. 3–5).

Функционально эндосперм и перисперм равноценны, хотя морфологически имеют разное происхождение: они *аналоги*, но не *гомологи*.

**Семена однодольных с эндоспермом.** К этой категории принадлежит подавляющее большинство семян однодольных растений. Один из самых удобных и наглядных примеров типичного строения семени однодольных с эндоспермом — семя ириса, или касатика (любого вида, дикорастущего или культурного). На рис. 73, поз. 1 изображено строение семени желтого водяного ириса. Крупные уплощенные семена его созревают в плоде-коробочке. Они покрыты плотной коричневой кожурой, внутренний слой которой обычно отстает от наружного, образуя воздушную камеру. Это способствует увеличению плавучести семян, распространяемых водой. Большую часть объема семени занимает полупрозрачный стекловидный эндосперм, богатый маслами и белками. В него погружен палочковидный прямой зародыш. Внешне он кажется нерасчлененным, однако, продольный разрез (рис. 73, поз. 1) обнаруживает границу между осью и терминальной семядолей зародыша. Зачаток корешка обращен

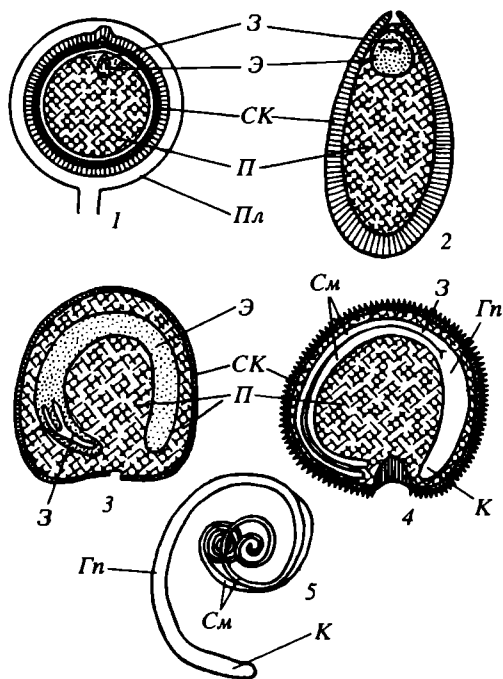


Рис. 72. Продольные разрезы семян двудольных с периспермом:

1 — плод перца черного (*Piper nigrum*); 2 — семя кубышки (*Nymphaea*); 3 — незрелое семя свеклы (виден эндосперм, который потом исчезает); 4 — семя куколя; 5 — вычлещенный зародыш зрелого семени свеклы; П — перисперм; К — корень (остальные обозначения см. на рис. 68)



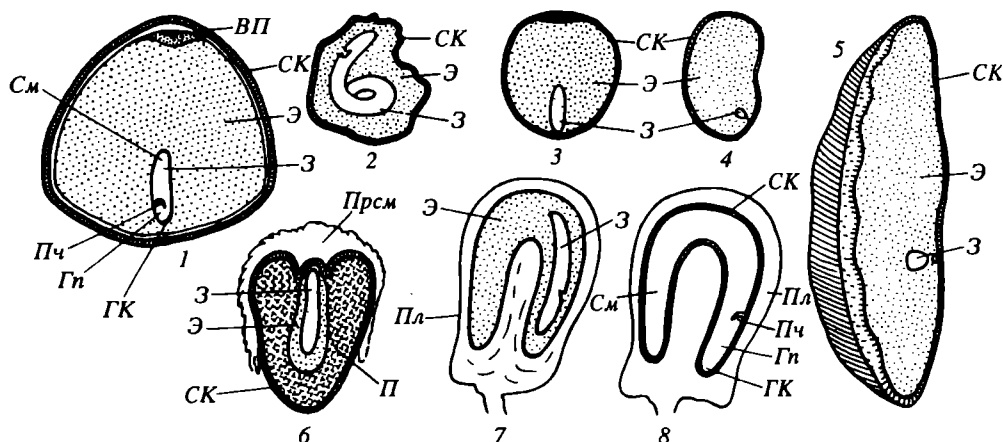


Рис. 73. Продольные разрезы семян однодольных:

1 – ирис (*Iris pseudacorus*); 2 – лук репчатый (*Allium cepa*); 3 – ландыш; 4 – вороний глаз; 5 – финиковая пальма; 6 – кардамон; 7, 8 – частуха подорожниковая (7 – незрелое семя, виден остаток эндосперма; 8 – зрелое, без эндосперма); ВП – воздушная полость (остальные обозначения см. на рис. 68)

кончиком к микропиле; он переходит в прямой гипокотиль, оканчивающийся меристематическим апексом побега, смещенным вбок. Последний на срезе выделяется своей мелкоклеточностью. Семядоля цилиндрическая; ее нижняя часть представляет собой *влагалище*, охватывающее конус нарастания со всех сторон и прикрывающее его. Функция влагалища семядоли – защита меристематической верхушки – достаточно очевидна. У ириса зачатков листьев на конусе нарастания побега еще нет. Однако мы можем говорить здесь о наличии почечки, так как замкнутое влагалище семядоли образует ее наружный покров.

Очень похожи на зародыш ириса зародыши многих представителей семейства лилейных. Примером может служить лук репчатый (рис. 73, поз. 2). У зародыша в его семени, в отличие от прямого зародыша ириса, семядоля сильно изогнута. Сходные зародыши и у представителей других семейств однодольных: амариллисовых (например, у разводимого в комнатах гемантуса – *Haemanthus*), осоковых, розговых. Надо отметить, что у однодольных расчленение зародыша в зрелом семени часто бывает довольно слабым, например, у спаржи, ландыша, вороньего глаза из лилейных, у финика из пальмовых (рис. 73, поз. 3–5).

Наиболее известные и хозяйственно важные представители однодольных – злаки (семейство *Poaceae*). Строение семени злаков, заключенного в околоплодник односемянного плода-зерновки, весьма своеобразно (рис. 74) и довольно сильно отклоняется от «среднего» типа структуры семени однодольных. Запасные вещества находятся в эндосперме в виде крахмалосодержащей ткани, окруженной однослойным алейроновым слоем из клеток, заполненных белковыми тельцами – алейроновыми зернами, содержащими запасной растительный белок – клейковину. Зародыш в зерновке прилежит к эндосперму одной стороной, а не окружен его тканью, как у большинст-

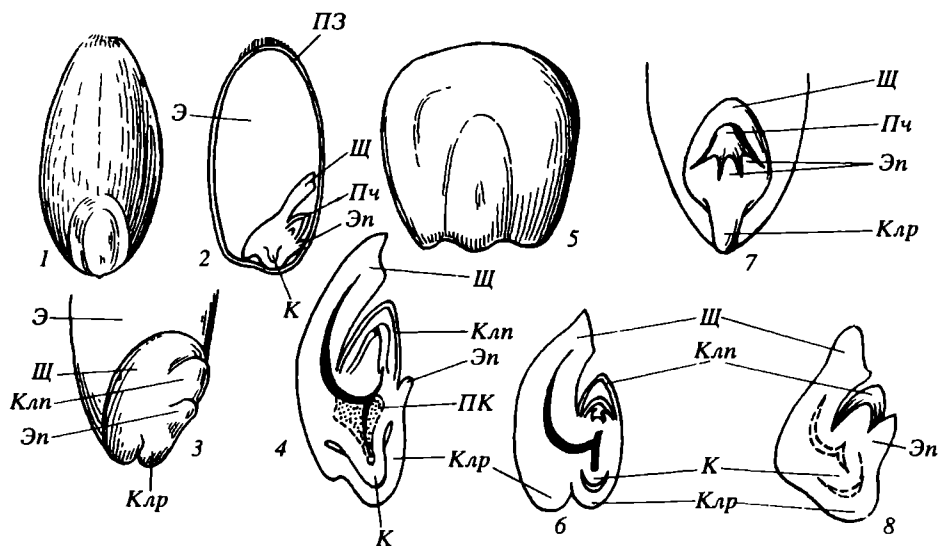


Рис. 74. Зерновки и зародыши злаков:

1 – зерновка пшеницы, виден выпуклый зародыш, наружный контур – его щиток; 2 – схема продольного разреза зерновки пшеницы; 3 – зародыш пшеницы после снятия покровов зерновки (объемно); 4 – схема продольного разреза зародыша пшеницы; 5 – зерновка кукурузы, под покровами виден зародыш; 6 – схема продольного разреза зародыша кукурузы (обратить внимание на отсутствие эпибласта); 7 – нижняя часть зерновки риса (покровы сняты, виден зародыш с крупным трехлопастным эпибластом); 8 – схема продольного разреза зародыша риса; ПЗ – покровы зерновки; Э – эндосперм; Щ – щиток; Пч – почечка; Клр – колеориза; Клп – колеоптиль; Эн – эпибласт; К – главный корень; ПК – придаточные корни

ва других однодольных. Вследствие такого расположения семядоля злаков имеет форму плоского щитка, прижатого к эндосперму (рис. 74, поз. 2, 7), и соответствующее название – *щиток*. Он выполняет несколько функций: отграничивающую остальные части зародыша от эндосперма, а также – всасывающую. Всасывающая функция щитка обеспечивается сильно специализированными клетками его поверхностного – всасывающего слоя. Благодаря им питательные вещества из эндосперма поступают в развивающийся зародыш при прорастании семени. В отличие от большинства однодольных почечка зародыша злаков обычно довольно сильно развита, имеет, по меньшей мере, два-три, а иногда и больше листовых зачатка (рис. 74, поз. 2, 4, 6, 7). Наружный колпачковидный лист почечки – *колеоптиль* (рис. 74, поз. 3, 4, 6) (греч. *koleos* – ножны, *ptilon* – перышко), т.е. первый зеленый лист. Не все ученые считают его самостоятельным листом, есть основания принимать его за влагалище семядоли-щитка. Гипокотиль у злаков недоразвит; зародышевый корешок (иногда не один, а два-три и более) окружен специальным многослойным чехлом – *колеоризой* (греч. *koleos* – ножны и *rhiza* – корень), которая при прорастании набухает и развивает на поверхности всасывающие волоски; корни пробивают ткань

колеоризы, чтобы выйти наружу, в почву (рис. 74, поз. 2–4, 6–8). Некоторые ботаники убедительно доказывают, что колеориза — это недоразвивающийся главный корень зародыша злака, а эндогенные корешки, ее пробивающие, уже придаточные по происхождению. Колеоптиль и колеориза выполняют защитную функцию. Они предохраняют с одной стороны почечку, а с другой — корешки при прохождении их через плотные покровы околоплодника.

Иногда на стороне, противоположной щитку, образуется чешуевидный вырост — *эпибласт* (греч. *epi* — над и *blastos* — зародыш), расцениваемый некоторыми учеными как остаток второй семядоли (если за первую считать щиток). Другие ботаники принимают эпибласт (см. рис. 74, поз. 2–4, 7, 8) за первую и единственную семядолю (относя щиток к осевым образованиям); третьи — за простую складку ткани, образовавшуюся вследствие перегиба оси зародыша (см. рис. 74, поз. 7, 8). У просовых злаков зародыш прямой и эпибласта совсем нет (рис. 74, поз. 6).

Таким образом, зародыш у злаков имеет структуру гораздо более сложную и специализированную, чем у большинства других однодольных, и *ни в коем случае не может считаться эталоном для всего этого класса*, как это принято в школьном преподавании. Если функциональное значение частей зародыша злаков в общем понятно (преимущественно речь идет о защите меристематических конусов нарастания колеоптилем и колеоризой), то о происхождении и морфологической природе большинства зародышевых органов злаков существуют многочисленные, весьма противоречивые гипотезы, обсуждаемые в специальной литературе уже почти 200 лет; общепринятого толкования их до сих пор нет.

Некоторые однодольные имеют «двойную» запасную ткань в виде эндосперма и перисперма (семейства банановых, имбирных, канновых, рис. 73, поз. 6).

**Семена однодольных без эндосперма.** Такой тип семян характерен для представителей ряда семейств однодольных прибрежных водных растений, объединяемых в подкласс частуховых (*Alismatidae*). Примером могут служить семена широко распространенных растений: стрелолиста (*Sagittaria*) и частухи (*Alisma*), а также видов большого рода рдест (*Potamogeton*).

Как видно на рис. 73, поз. 7, 8 семя частухи, заключенное в односемянный плодик, имеет форму подковы. Под тонкой кожей находится зародыш, сосредоточивший в семядоле все запасы, поглощенные им в ходе созревания семени; эндосперм уже им «съеден». Морфологическое расчленение такого зародыша ничем не отличается от вышеописанного зародыша ириса, только он не прямой, а изогнутый.

**Семена с недоразвитым и редуцированным зародышем.** Мы уже упоминали о том, что и у однодольных, и у двудольных зародыш в семени может быть очень слабо расчленен. У магнолиевых, лавровых, некоторых лютиковых (водосбор, василистник, чистяк), многих пальм и лилейных зародыш в зрелом семени настолько мал, что нельзя определить даже, сколько у него семядолей. Однако после опадения с материнского растения и перед прорастанием в таких семенах за счет потребления запасов крупного эндосперма зародыш сильно увеличивается в размерах, главным образом разрастаются его семядоли (см. рис. 71).

Совершенно иначе обстоит дело у двудольных и однодольных, отличающихся особой специализацией по образу жизни и характеру питания. Таковы растения-паразиты (в широком смысле) и *эпифиты*, живущие на других растениях (греч. *epi* — на и *phyton* — растение). Среди них — паразитирующие на других цветковых растениях (например, представители семейств заразиховых, повиликовых) или сожительствующие с грибами на основе взаимного паразитизма (облигатные микоризообразователи, например грушанковые, орхидные). Эти растения имеют обычно очень мелкие, пылевидные семена, масса которых составляет тысячные доли миллиграмма, что способствует переносу их с помощью слабых токов воздуха. Это особенно важно в тропических лесах, где на стволах и в кронах деревьев живет большинство эпифитных орхидных. Семена такого типа имеют очень маленький эндосперм или совсем его не имеют. Зародыш в семени у них крошечный, совсем не расчлененный, нередко состоит всего из нескольких клеток (рис. 75). В отличие от семян предыдущего типа, где зародыш доразвивается внутри семени перед прорастанием, у паразитических растений зародыш выходит из семени на очень ранней стадии. Уже вне семени он развивает весьма своеобразные органы, выполняющие функцию первоначального контакта с «партнером», и только после этого закладывает зачатки побегов.

**Морфологические типы семян.** Морфология зрелых семян цветковых растений разнообразна. И у двудольных, и у однодольных при соответствующем дву- или односемядольном зародыше обнаруживаются три типа семян по признаку наличия или отсутствия внезародышевых запасных тканей: 1) семена с эндоспермом; 2) семена с

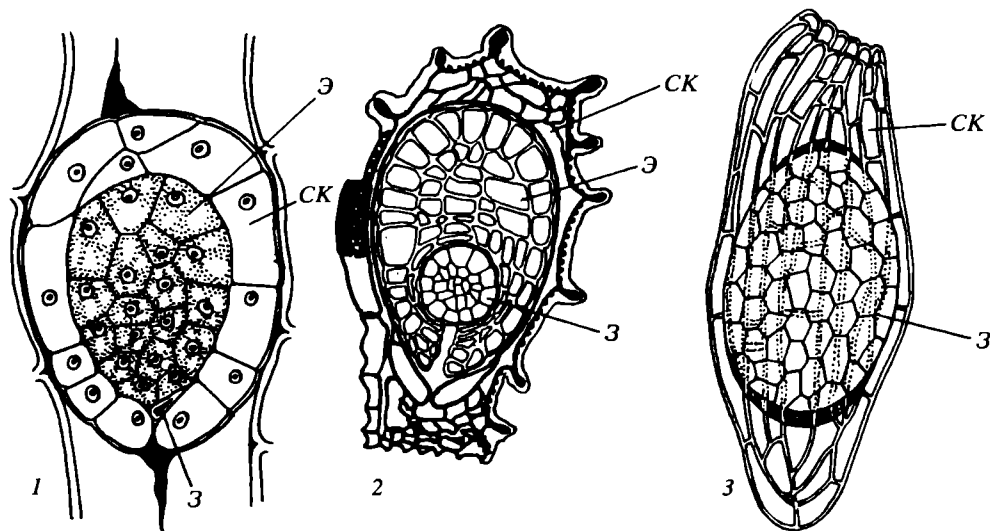


Рис. 75. Семена с редуцированным зародышем:

1 — грушанка; 2 — заразиха; 3 — орхидея *Cypripedium insigne*; CK — семенная кожа; З — зародыш; Э — эндосперм

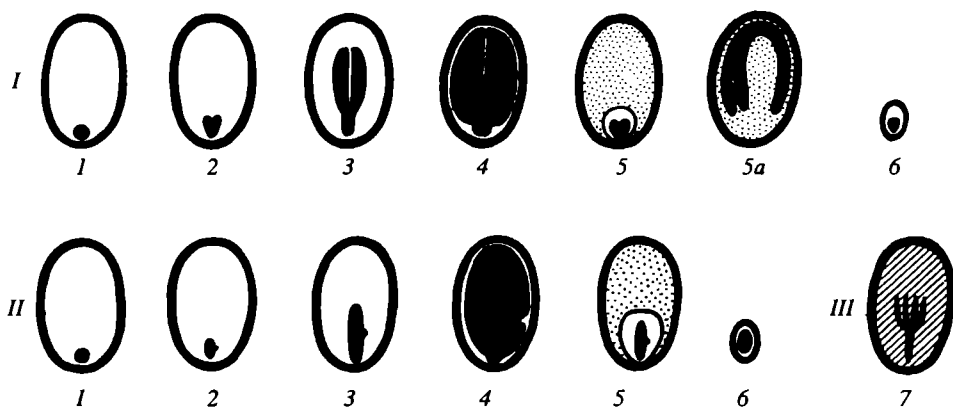


Рис. 76. Схемы типов строения семян покрытосеменных (I, II) и хвойных (III):

I–3 – семена с эндоспермом; 4 – семена без эндосперма; 5 – семена с эндоспермом и периспермом; 5a – семя с периспермом; 6 – мелкие семена с редуцированным зародышем и эндоспермом; 7 – семя хвойных; I – двудольные; II – однодольные; III – голосеменные. Черным цветом отмечен зародыш, белым – эндосперм, точками – перисперм, заштрихован эндосперм хвойных

эндоспермом и периспермом; 3) семена без эндосперма и перисперма. У двудольных, кроме того, бывают еще семена без эндосперма, но с периспермом. Морфология зародыша связана не только с числом семядолей, но и со степенью развития и дифференциации зародыша, со специализацией его органов в качестве запасющих и характером неравномерного разрастания частей зародыша, определяющим его общие очертания, изгибы, наличие складок и т.д.

Используя основные признаки строения зародыша в сочетании с признаком наличия или отсутствия в семени эндосперма и перисперма, можно составить схему типов семян цветковых растений для классов двудольных и однодольных (рис. 76). Для сравнения на схеме приведен и тип строения семени голосеменного (хвойного) растения с эндоспермом и многосемядольным зародышем.

### 3.1.2 Проращивание семян. Строение проростков

**Хозяйственное значение семян.** Значение семян для самих растений очевидно. Но семена также имеют жизненно важное значение для человека. Нельзя забывать, что именно из семян (точнее, плодов-зерновок) злаков (пшеницы, риса, кукурузы, ржи, овса, различных просовых злаков) получают основные продукты питания человечества – хлеб и крупы. Почти такое же значение имеют семена различных бобовых (горох, соя и др.). Велика пищевая ценность семян различных «орехоплодных» (кокос, грецкий орех, фундук и др.). Из семян масличных растений (подсолнечник, лен, кунжут, некоторые пальмы и т.д.) добывают пищевые и технические растительные масла. Семена используют также как пряность (тмин, анис, черный перец и др.). Ясно поэтому, что урожай семян культурных растений должен быть во

много раз больше, чем нужно для поддержания и возобновления численности самих растений.

Урожайность в значительной мере зависит от качества посевного материала. Для посева отбираются вполне зрелые, полноценные, самые лучшие семена. Один из важных показателей качества семян — их всхожесть. Ее проверяют обычно в лабораторных условиях, проращивая семена на разных влажных подстилках: фильтровальной бумаге, войлоке, фланели и т.п. Самая лучшая среда для проращивания — чистый прокаленный песок. На основании прорастания выявляют процент жизнеспособных семян, скорость и дружность их прорастания. Есть и более быстрые способы определения жизнеспособности семян — с помощью некоторых специальных окрасок.

**Прорастание семян.** Как известно, для прорастания семян необходимы определенные условия. Главные из них — наличие воды (ткани зрелых семян предельно обезвожены, содержат 10–15% влаги) и достаточный доступ воздуха, обеспечивающий процессы интенсивного дыхания прорастающих семян. Кроме того, для каждого вида растений существует определенная температура, ниже которой семена не могут начать прорасти. Оптимальные температуры, при которых прорастание идет наиболее активно, почти для всех растений лежат в пределах  $+25... + 35\text{ }^{\circ}\text{C}$ , тогда как минимальные сильно колеблются: у растений умеренных и холодных климатов они могут быть немногим выше нуля ( $+0,5\text{ }^{\circ}\text{C}$  у красного клевера,  $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$  у ржи,  $+2\text{ }^{\circ}\text{C}$  у льна,  $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$  у пшеницы), а у «жителей» субтропиков и влажных тропиков — от  $+10$  до  $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$  и выше ( $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$  у риса,  $+15...+18\text{ }^{\circ}\text{C}$  у дыни и огурца и т.д.). Для прорастания некоторых семян (сельдерей, барбарис) благоприятна переменная температура. Семена многих дикорастущих растений умеренных и холодных климатов не могут прорасти без промораживания.

Свет влияет на прорастание семян неоднозначно. Семена многих растений безразличны к свету, семена других не могут прорасти без света. Легко прорастают на свету семена моркови, лугового мятлика. Только при воздействии света прорастают семена салата, табака, только в темноте — семена фацелии, некоторых вероник.

**Покой семян.** Однако не всегда наличие всех необходимых условий обеспечивает прорастание семян. Часто наблюдается так называемый *глубокий покой* семян, во время которого семена не прорастают даже в самых благоприятных условиях. Причины глубокого покоя могут быть различными. Одна из них — недоразвитость зародыша в зрелом семени. В таких семенах зародыш может довольно долго доразвиваться за счет эндосперма, прежде чем приобретет способность к выходу из семенной кожуры и дальнейшему росту.

Один из характерных примеров — женьшень, семена которого в природе прорастают только на третий год после опадения с материнского растения (рис. 77). Поэтому первые опыты посева женьшеня в культуре были неудачными. Другие примеры семян такого типа приведены на рис. 71. Но задержка в прорастании может быть вызвана не только незрелостью зародыша. Нередко покровы семени, только что отделившегося от материнского растения, бывают водонепроницаемыми (например, у многих бобовых), слишком твердыми и механически препятствующими прораста-

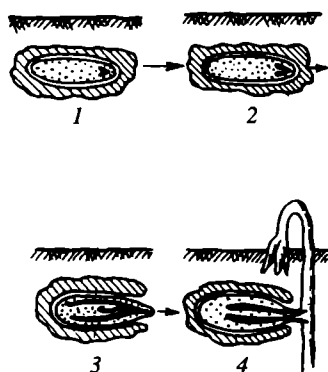


Рис. 77. Прорастание семян женьшеня:

1 – косточка из зрелого плода в августе, в год созревания; 2, 3 – она же в июне и сентябре следующего года; 4 – она же в мае третьего года. Черным цветом обозначен зародыш, точками – эндосперм, заштрихована косточка

нию (например, у косточковых плодовых). У подобных «твердокаменных» семян глубокий покой может длиться десятки и сотни лет (у лотоса, например, до 250 лет). Иногда в тканях околоплодника и семенной кожуры вырабатываются вещества-ингибиторы (лат. *inhibitio* – задержка, удерживание), химически тормозящие прорастание (у некоторых ясеней, ряда тропических деревьев). У многих злаков, табака, бальзаминов внутренние слои семенной кожуры обладают пониженной газопроницаемостью. У растений умеренного климата эндогенный покой зародыша часто сочетается с непроницаемостью и твердостью кожуры. Покой семян, таким образом, – широко распространенное явление, которое можно рассматривать как важное приспособительное свойство, выработавшееся у цветковых растений в процессе эволюции. Благодаря покою семена предохраняются от преждевременного прорастания, что было бы особенно опасно в климатах с суровой зимой или крайне засушливым летом. В течение определенного времени покровы семян естественным образом разрушаются, перегнивают, ингибиторы прорастания из них вымываются, зародыши доразвиваются, и тогда семена получают возможность прорасти в сезон, наиболее благоприятный для развития потомства.

Чтобы ускорить прорастание семян культурных растений, применяют ряд специальных приемов. С помощью *стратификации* – выдерживания семян, уложенных слоями, во влажном песке при низких температурах – ускоряют прорастание многих плодовых, а также дикорастущих лесных деревьев. При помощи *скарификации* – перетирания, надрезания, пропускания через металлические щетки, иногда действия кислот – разрушают покровы «твердокаменных» семян, например клевера, люцерны, косточковых и т.д.

**Типы семян по скорости прорастания и сохранению всхожести.** Далеко не у всех растений семена впадают в длительный покой. Семена некоторых растений прорастают сразу и очень скоро (через несколько часов) теряют всхожесть (например, у ив и тополей). Можно выделить несколько групп растений по сочетанию признаков скорости прорастания и длительности сохранения всхожести.

1. Семена обладают глубоким покоем и очень долго сохраняют всхожесть. Прорастают нередко через год-два и более после опадения и сохраняют всхожесть в течение

40–50 лет. К этой группе относятся многие луговые и лесные травы и ряд древесных растений. Опыты с монолитами луговых и полевых почв показали, что в почве сохраняются огромные запасы жизнеспособных семян дикорастущих растений, т.е. формируется так называемый «почвенный банк» семян. Он может содержать до 10 тыс. семян на 100 м<sup>2</sup> в слое глубиной 5–6 см. За счет семян этого банка на полях полевые сорняки могут прорасти порциями в течение десятков лет (в опытах — до 40–50 и даже 90 лет). Неудивительно поэтому, что борьба с многими сорняками так трудна. Почвенный банк семян обеспечивает также: восстановление лесов на вырубках и пожарищах; степной и луговой растительности на выбитых скотом участках; зарастание карьеров, насыпей, пустырей и т.п. мест.

2. Семена прорастают сразу или вскоре после опадения (нередко после перезимовки) и сохраняют всхожесть в течение нескольких лет (7–12–18). К этой группе принадлежит большинство культурных растений — злаков, овощных — и многие дикорастущие луговые и степные травы.

3. Семена прорастают сразу и очень быстро теряют всхожесть. К ним относятся, кроме уже упомянутых ив и тополей, мать-и-мачеха, клевер ползучий, куколь, многие растения влажных тропиков.

4. Семена прорастают прямо на материнском растении, до опадения. Это так называемое *генеративное живорождение* у растений, примеры которого немногочисленны. Один из наиболее известных случаев — виды *Rhizophora* и *Avicennia* — растений мангровых зарослей, образующихся в экваториальной зоне по берегам океанов в полосе прилива и отлива (рис. 78). У них из завязавшихся плодов высовывается и начинает быстро расти мощный гипокотиль проростка с зачатком корня на конце. Достигая иногда 50–70 см и имея значительную массу, такой проросток отрывается от материнского растения и падает корнем вниз в илистый зыбкий грунт, где сразу

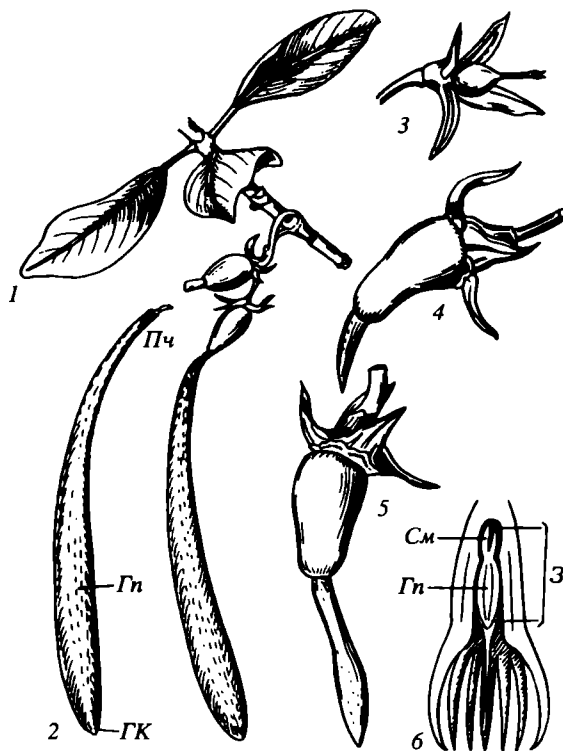


Рис. 78. Прорастание семян ризофоры (*Rhizophora mangle*) на материнском растении:

1 — ветка с плодами; 2 — отделившийся проросток; 3–5 — последовательные стадии прорастания; 6 — разрез завязавшегося плода; 3 — зародыш; Гн — гипокотиль; ГК — главный корень (зачаток); См — семядоли; Пч — почечка проростка



можно «заякориться» и не быть смытым очередным приливом. Естественно, что такое приспособление могло развиваться только в особых условиях и во влажном тропическом климате.

Чаше встречаются растения, которые совсем не дают плодов и семян, но их цветки видоизменяются в маленькие побеги, опадающие и прорастающие в новые особи. Такие растения тоже называют живородящими, но это *вегетативное живорождение*.

**Гетероспермия.** Ряд растений обладает *гетероспермией* (греч. heteros — разный и sperma — семя), т.е. семенами, разными по форме, размерам, длительности покоя и срокам прорастания. Например, широко распространенный однолетний сорняк марь белая (*Chenopodium album*) имеет семена трех типов: 1) крупные (до 2 мм в диаметре), плоские, светло-коричневые матовые, прорастают сразу после опадения; 2) более мелкие, слегка сплюснутые, черные, прорастают на второй год; 3) очень мелкие, шаровидные, черные, блестящие с толстой семенной кожурой (она в 4 раза толще, чем у крупных семян), прорастают на третий год и позже. Гетероспермия способствует накоплению покоящихся семян в почве, иными словами, создается их запас в почве, или почвенный банк семян. Он особенно важен для однолетников, так как гарантирует выживание вида в годы с неблагоприятной погодой.

**Поведение и функции семядолей при прорастании семян.** Прорастанию семени предшествует его *набухание* — необходимый процесс, связанный с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. При этом обычно семенная кожа разрывается.

Одновременно с поглощением воды начинается активная ферментативная деятельность, приводящая к *мобилизации* запасных веществ, т.е. переходу их в растворимое состояние, доступное для поглощения клетками зародыша. В частности, крахмал превращается в растворимые сахара. Эти процессы обеспечиваются энергией за счет очень интенсивного дыхания семян.

Обычно семядоли зародыша выделяют ферменты, которые способствуют преобразованиям веществ эндосперма или перисперма. Таким образом, *первая функция семядолей* в семенах с внезародышевыми запасными тканями — *выделительная*, так сказать, пищеварительная. В дальнейшем функция *всасывания* питательных веществ зародышем осуществляется также преимущественно семядолями, имеющими с самого начала большую всасывающую поверхность (см. рис. 67, 68, поз. 1–4 и 69, поз. 1–10, 4) или сильно увеличивающими эту поверхность перед прорастанием (см. рис. 71, 77). Один из наиболее эффектных примеров огромного разрастания семядоли в качестве сосущего органа (гаустории) — зародыш и проросток кокосовой пальмы. На рис. 79 показано, как по мере прорастания кокосового ореха недоразвитый вначале зародыш дает надземный побег и придаточные корни, а семядоля тем временем врастает все глубже в жидкую часть эндосперма (кокосовое молоко) и всасывает его, в конце концов заполняя всю полость ореха сплошной губчатой массой.

**Надземное и подземное прорастание.** В результате усиленного питания прежде всего начинают разрастаться все органы зародыша. Из разрыва кожуры или из микропилярного отверстия первым обычно выходит зародышевый корешок, укрепляющий

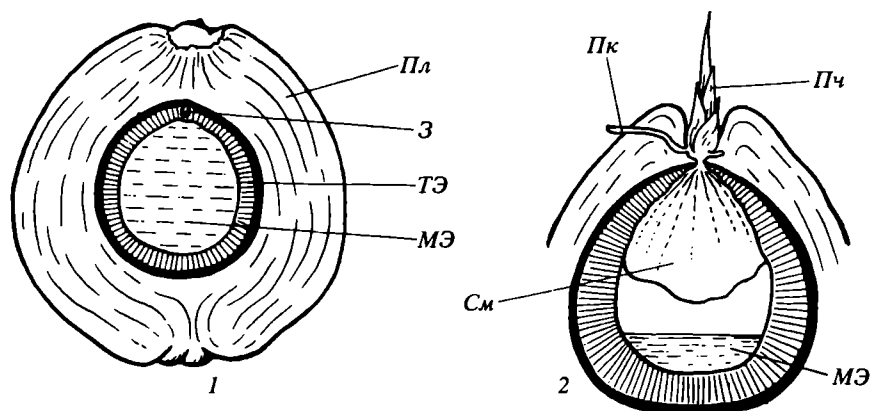


Рис. 79. Прорастание кокосовой пальмы:

1 – кокосовый орех (односемянный плод) до прорастания (недоразвитый зародыш) З окружен твердой частью эндосперма ТЭ, внутри – жидкая часть эндосперма – «кокосовое молоко» МЭ; 2 – прорастающий орех (видно разрастание семядоли См, выполняющей функции гаустории); Пл – околоплодник; Пк – придаточные корни; Пч – разветвляющаяся почка

молодое растение в почве и начинающий самостоятельно всасывать извне воду и минеральные вещества. Одновременно растет и гипокотиль, проталкивающий кончик корешка в почву. Зародыш постепенно превращается в *проросток*. Проростком называют растение, развившееся из зародыша и использующее для своего питания запасные вещества семени. Характерные признаки проростков – наличие семядолей (или семядоли – однодольные) и смешанный (миксотрофный – греч. *mixis* – смешение и *trophe* – пища) способ питания, при котором фотосинтез (автотрофное питание) сочетается с всасыванием органических веществ семени (гетеротрофное питание).

Семядоли ведут себя по-разному в зависимости от своих первоначальных функций, дальнейшего поведения гипокотыля и распределения зон роста в самих семядолях. Если запасы питательных веществ находились вне зародыша, то, как уже говорилось, семядоли прежде всего всасывают эти вещества. Затем благодаря росту гипокотыля или своего собственного основания (у однодольных) они могут быть вынесены на поверхность почвы, позеленеть и стать первыми ассимилирующими органами проростка, переходящего, таким образом, на автотрофное питание. В этом случае говорят о *надземном прорастании* (рис. 80, поз. 1–3 и 81, поз. 1–11). В других случаях семядоли так и остаются под землей, ограничиваясь гаусториальной функцией, а первыми ассимилирующими органами становятся следующие за семядолями зеленые листья (рис. 80, поз. 1, 4, 5). Это так называемое *подземное прорастание*. Если запасы были сосредоточены в тканях самих семядолей (в безэндоспермных семенах), то они прежде всего отдают эти запасы меристематическим тканям зародыша, а сами после этого либо сморщиваются и отмирают, не выходя из семени, как у дуба, гороха (рис. 81, поз. 12, 14), т.е. прорастание бывает подземным, либо, реже, все-таки выйдя после этого на поверхность, зеленеют и функционируют некоторое время как ас-

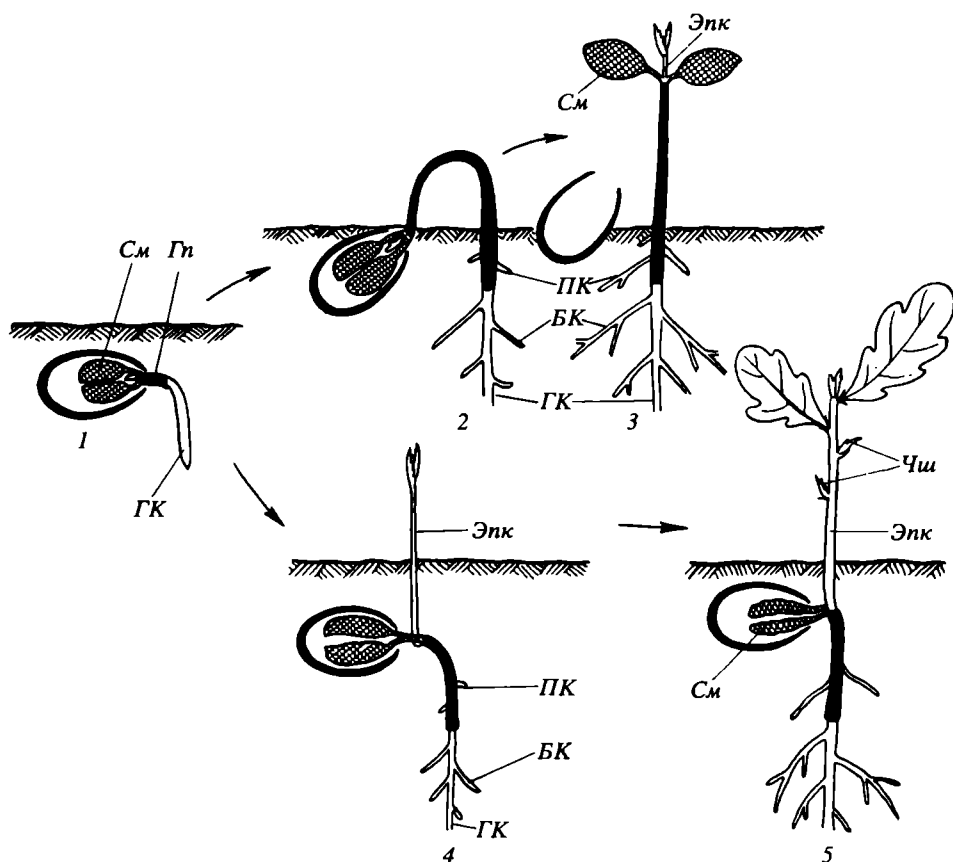


Рис. 80. Схема надземного и подземного прорастания двудольных:

1 – начало прорастания семени; 2, 3 – этапы надземного прорастания; 4, 5 – этапы подземного прорастания; См – семядоли; Эпк – эпикотиль; ГК – главный корень; БК – боковые корни; ПК – придаточные корни; Чш – чешуевидные листья. Черным цветом показан гипокотиль

симилирующие органы, например у фасоли (рис. 81, поз. 1), частухи. Сочетание подземного прорастания с запасными семядолями биологически вполне понятно: специализируясь, ткани семядолей в значительной степени теряют меристематичность и способность к дальнейшему росту, поэтому и «застревают» в почве. У подземно прорастающих двудольных, как правило, зародыш имеет хорошо сформированную почечку, тогда как у надземно прорастающих нередко почечки у зародыша в момент прорастания вообще нет (есть только конус нарастания без листовых зачатков). И эта особенность биологически объяснима: в обоих случаях зародыш имеет уже сформированные первые ассимилирующие органы, но они располагаются либо на первом, семядольном узле, либо на следующем, эпикотильном.

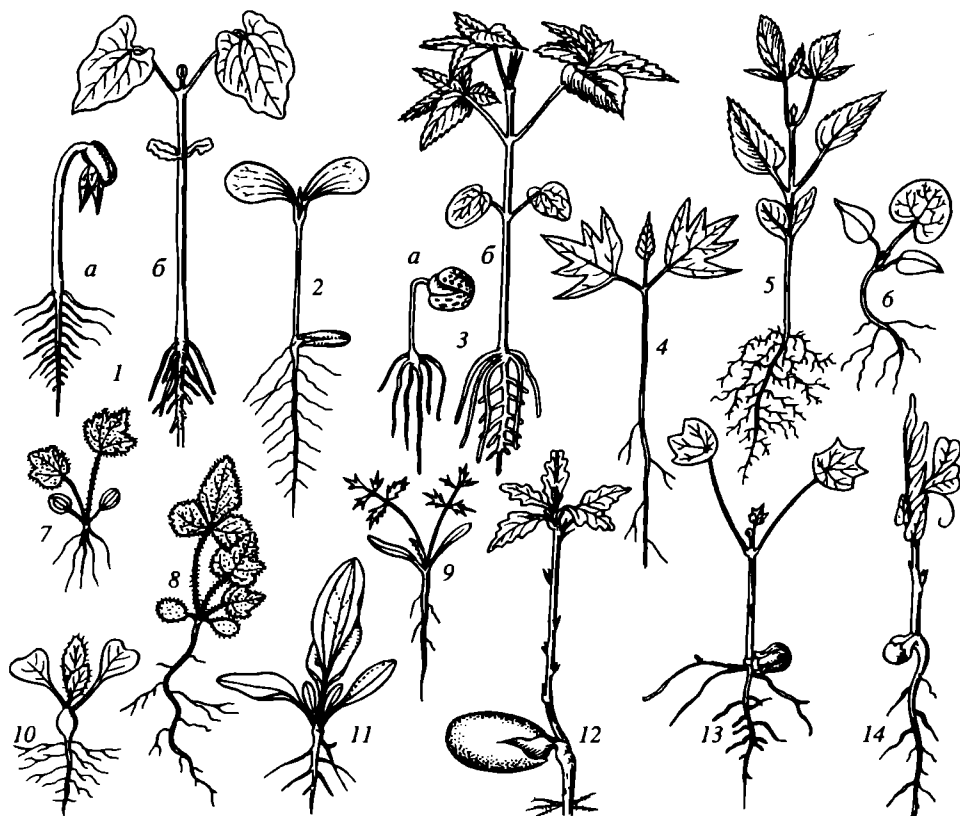


Рис. 81. Проростки двудольных с надземным (1–11) и подземным (12–14) прорастанием:

1–5 и 12–14 – с удлинненным главным побегом; 6–11 – с розеточным главным побегом; 1 (а и б) – фасоль обыкновенная; 2 – тыква; 3 (а и б) – клеверина; 4 – липа; 5 – ясень обыкновенный; 6 – копытень; 7 – лютик ползучий; 8 – костяника; 9 – тимьян; 10 – редис; 11 – подорожник большой; 12 – дуб черешчатый; 13 – настурция; 14 – горох

Каким же образом при надземном прорастании выносятся на поверхность семядоли и верхушечная почка проростка? При надземном прорастании двудольных гипокотиль разрастается неравномерно и образует петлеобразный изгиб (см. рис. 80, поз. 2); именно этот изогнутый участок и пробивает слой почвы, тогда как меристематическая верхушка побега остается скрытой между семядолями. Выйдя из-под земли, гипокотиль выпрямляется, опять-таки благодаря неравномерному росту в длину, но теперь уже преимущественно на нижней стороне, так как рост верхней стороны тормозится светом. При этом семядоли вытаскиваются из-под земли, часто вместе с остатками семенной кожуры и эндосперма (см. рис. 80, поз. 3), зеленеют, а заключенная между ними почка освобождается и дает начало следующим листьям и междоузлиям. Следующие за семядолями листья в этом случае обычно нормальные, зеле-

ные, ассимилирующие (см. рис. 81, поз. 1–11). При подземном прорастании двудольных (см. рис. 80, поз. 4, 5 и 81, поз. 12–14) рост гипокотилиа либо ограничен, так что он остается очень коротким, либо более равномерен, так что он не делает изгиба, а углубляется, вдвигая корень в нижние слои почвы. Вверх начинает сразу расти побег, формируемый почечкой; при этом прежде всего вытягивается эпикотиль. Он и выносит почечку вверх, иногда давая такой же петлеобразный изгиб, как гипокотиль в предыдущем случае. Но и сама почечка может стать органом, «пробивающим дорогу» сквозь почву, поэтому чаще всего при таком способе прорастания первые листья после семядолей имеют форму чешуек, сомкнутых и защищающих конус нарастания в процессе подземного роста (см. рис. 80, поз. 5 и 81, поз. 12, 14). Нередко эти чешуй-

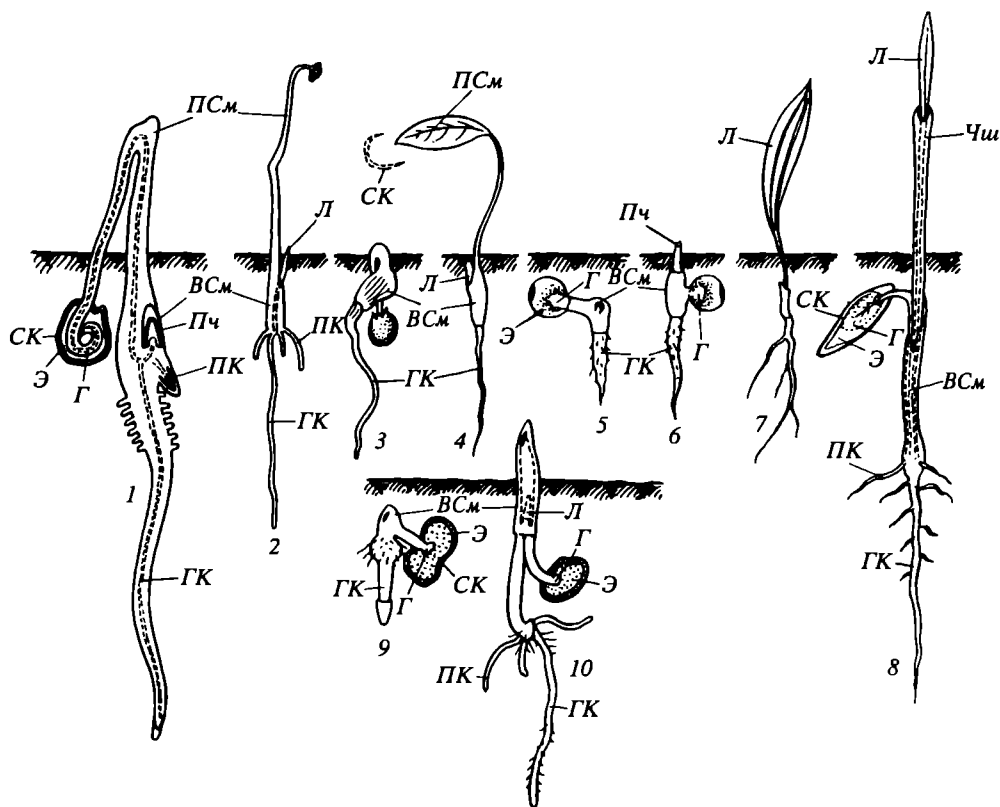


Рис. 82. Проростки однодольных с надземным (1–4) и подземным (5–8) и полуподземным (9, 10) прорастанием:

1, 2 – лук репчатый; 3, 4 – вороний глаз; 5–7 – ландыш; 8 – финиковая пальма; 9, 10 – традесканция (буравчик – влагалище семядоли); ВСм – влагалище семядоли; ПСм – пластинка семядоли; Г – гаустория; Пч – почка; Чш – чешуевидный лист; Л – зеленый лист; ГК – главный корень; ПК – придаточные корни; Э – эндосперм; СК – семенная кожура

ки благодаря высокому тургору делают кончик растущего побега острым, что способствует пробурыванию почвы.

Гораздо сильнее и эффективнее выражена роль буравчика у семядолей или следующих за ними листьев среди однодольных (рис. 82, 83). Здесь гипокотиль не выходит на поверхность, а эпикотиль, и вообще первые междоузлия, как правило, остаются укороченными и подземными. Однако и тут можно видеть случаи надземного прорастания, когда семядоля выходит из земли, зеленеет и выполняет функции ассимилирующего листа. «Механизм» ее выхода здесь иной, чем у двудольных: растет вставочно сама семядоля, главным образом ее влагалищная часть. Благодаря неравномерному росту образуется такая же петелька, как у гипокотыля двудольных с надземным прорастанием (лук, вороний глаз, рис. 82, поз. 1–4). Потом семядоля распрямляется и кончик пластинки семядоли вытаскивается из земли вместе с остатками семенной кожуры и эндосперма, которые вскоре сбрасываются.

При подземном прорастании однодольных нередко часть семядоли выходит на поверхность, но не зеленеет, ограничиваясь функцией буравчика и канала, через который растут листья. Выйдя из земли, влагалище семядоли сразу же прекращает рост и постепенно засыхает (рис. 82, поз. 9). Если семядоля целиком остается под землей, то буравчиком служит первый надсемядольный лист, тоже в таких случаях имеющий форму остроконечной конусовидной чешуи, растущей вставочно у основания (рис. 82, поз. 6–8). У злаков щиток остается под землей и выполняет гаусториальную функцию. Буравчиком служит растущий своим основанием coleoptиль, который по выходе на поверхность раскрывается на верхушке небольшой щелью и пропускает следующие за ним зеленые листья (см. рис. 83).

**Дальнейшее развитие проростка.** Типы проростков. Как мы видели, в процессе прорастания, кроме увеличения размеров и смены функций зародышевых органов,

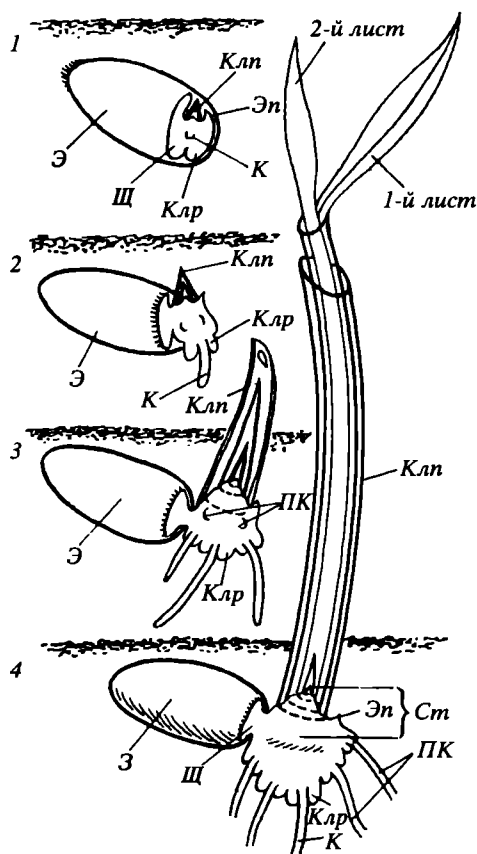


Рис. 83. Схема прорастания злаков:

1–4 – стадии прорастания; Э – эндосперм; Щ – щиток; Клп – coleoptиль; Клр – coleориза; К – главный корень; ПК – придаточные корни; Ст – стеблевая часть проростка; Эп – эпикотиль; З – зерновка

происходит и новообразование органов. В почечке на конусе нарастания продолжают закладываться листовые зачатки, в то время как ранее заложенные развертываются, а участки стебля между ними разрастаются, образуя междоузлия. Зародышевый корешок, превратившийся теперь в *главный* корень проростка, по мере роста ветвится; боковые корни вместе с главным образуют первичную *систему главного корня*. В области корневой шейки, на гипокотиле и в нижних узлах стебля могут рано образовываться *придаточные стеблеродные корни*.

Разнообразие облика проростков зависит не только от над- или подземного положения семядолей, но и от особенностей роста главного побега и соотношения между развитием системы главного корня и стеблеродных придаточных корней. Если все междоузлия заметно разрастаются, главный побег становится удлинённым (см. рис. 81, поз. 1–5, 12–14). Иногда же рост междоузлий главного побега заторможен, и они остаются укороченными. При этом узлы и листья сближены, и побег выглядит как розеточный (см. рис. 81, поз. 6–11) или укороченный с ложным стеблем, образованным лишь влагалищами листьев (что обычно для однодольных, в том числе для злаков, см. рис. 83). Система главного корня иногда развивается слабее, чем система придаточных корней, которые закладываются у некоторых злаков уже в зародыше (см. рис. 74, поз. 4). Получается так называемая мочковатая корневая система, характерная для проростков большинства однодольных.

Семядоли, как правило, имеют очень простую форму (круглые, овальные, продолговатые, без зубцов по краям; см. рис. 81, поз. 1–3, 5–8, 14), хотя есть и исключения (см. рис. 81, поз. 4). Первые листья могут быть, как уже упоминалось, недоразвитыми чешуевидными (при подземном прорастании) или зелеными ассимилирующими, но по форме и размерам они часто сильно отличаются от листьев взрослого растения данного вида: они мельче и проще по очертаниям. От таких *ювенильных* (юношеских) листьев до типичных (дефинитивных) листьев взрослого побега можно проследить ряд постепенных изменений – *листовую серию* (см. рис. 81, поз. 5, 8).

## 3.2 КОРЕНЬ И КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ

### 3.2.1 Корень

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

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

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

- в корнях синтезируются различные вещества (многие аминокислоты, гормоны, алкалоиды и пр.), которые затем передвигаются в другие органы растения;
- в корнях могут откладываться запасные вещества;
- корни взаимодействуют с корнями других растений, микроорганизмами, грибами, обитающими в почве.

Перечисленные функции присущи большинству нормально развитых корней. У многих растений корни выполняют особые функции.

**Эволюционное возникновение корня.** Тело риниофитов еще не было расчленено на побеги и корни (см. подразд. 1.3, рис. 5). Оно состояло из осевых органов, которые нарастали в длину с помощью апикальных меристем и ветвились дихотомически. Одни из ответвлений поднимались вертикально, а другие прижимались к почве и поглощали воду и минеральные соли. Несмотря на примитивное строение, эти растения были обеспечены водой, так как имели небольшие размеры, жили у воды и в воде, а климат был влажным.

В ходе дальнейшей эволюции некоторые ответвления стали углубляться в почву и дали начало корням, приспособленным к более совершенному почвенному питанию. Возникновение корней как специализированных органов почвенного питания сопровождалось глубокой перестройкой их структуры и появлением специализированных тканей.

Функцию поглощения веществ из почвы приняли на себя молодые окончания, сохраняющие на поверхности жизнедеятельные клетки. Эти клетки образовали важнейшую в функциональном отношении ткань — ризодерму (см. подразд. 2.2.6).

Общая поглощающая поверхность корней увеличилась благодаря: а) обильному ветвлению и образованию большого числа всасывающих окончаний; б) постоянному нарастанию корней и передвижению всасывающих окончаний в новые участки почвы; в) образованию корневых волосков; г) образованию новых придаточных корней.

Защиту апикальной меристемы от повреждений при нарастании корней в плотной почве обеспечило возникновение корневого чехлика.

Образование корней было крупным эволюционным достижением, благодаря которому растения смогли осваивать более сухие почвы и образовывать крупные побеги, поднятые вверх, к свету.

**Зоны молодого корневого окончания.** Нежные клетки апикальной меристемы, словно живым наперстком, всегда прикрыты *чехликом* (рис. 84). Лишь в редчайших случаях (у некоторых водных растений и паразитов) чехлик отсутствует. Чехлик состоит из живых клеток и постоянно обновляется: по мере того как с его поверхности слущиваются старые клетки, на смену им, изнутри, апикальная меристема образует новые молодые клетки.

Слущивание наружных клеток чехлика нельзя представлять как результат простого механического стирания их по мере продвижения среди твердых частиц почвы. Наружные клетки отслаиваются от поверхности чехлика еще будучи живыми. Они продуцируют обильную слизь, которая облегчает продвижение корня в почве. Цент-



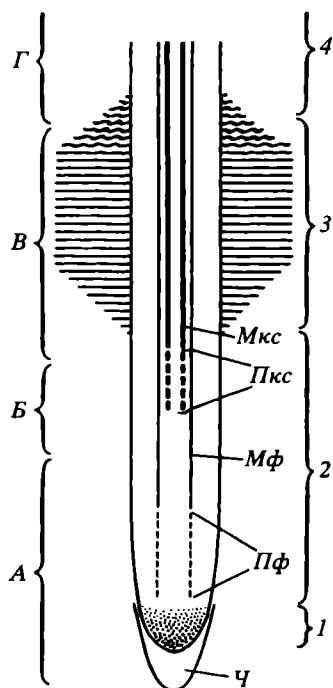


Рис. 84. Зоны молодого корня:  
1 — деления; 2 — растяжения;  
3 — поглощения; 4 — проведения;  
А — незначительное поглощение;  
Б, Г — слабое поглощение; В —  
быстрое поглощение; Мкс — ме-  
таксилема; Мф — метафлоэма;  
Пкс — протоксилема; Пф — про-  
тофлоэма; Ч — чехлик

ме возникают многочисленные корневые волоски, плотно охватывающие частицы почвы и как бы срастающиеся с ними. Зону корня, несущую волоски, называют *зоной поглощения* или *всасывания*.

Прямые опыты показали, что подавляющую массу воды и солей молодые корни воспринимают именно в этой зоне. Зона поглощения имеет протяжение до нескольких сантиметров.

Рано или поздно корневые волоски вместе с клетками ризодермы, образовавшими их, погибают. На смену ризодерме формируется другая покровная ткань — *экзодерма*, которая защищает живые ткани корня в *зоне проведения* (рис. 84, поз. 4).

Клетки зоны поглощения, как сказано, не могут передвигаться в почве, так как в этой зоне продольное растяжение корня прекратилось, а корневые волоски срослись с частицами почвы. Тем не менее *зона поглощения непрерывно передвигается* в почве по

раляная (осевая) часть чехлика составляет так называемую *колумеллу (колонку)*, в клетках которой содержится много зерен *оберегаемого крахмала*. Предполагают, что эти зерна служат *статолитами* (греч. *statos* — стоящий и *lithos* — камень), т.е. способны перемещаться в клетке при изменении положения кончика корня в пространстве, благодаря чему корень изгибается и растет в прежнем направлении.

Под чехликом находится *зона деления*, клетки которой имеют характер меристемы (рис. 84, поз. 1). Почти все делящиеся клетки сосредоточены в этой зоне, имеющей длину менее 1 мм. Зону деления часто можно отличить на живом корешке по желтоватой окраске, зависящей от того, что клетки меристемы заполнены цитоплазмой и не имеют заметных вакуолей.

Вслед за этой зоной корень остается гладким, но становится светлым и как бы прозрачным. Это — *зона растяжения* (рис. 84, поз. 2). В этой зоне клетки сильно увеличиваются в продольном направлении (вдоль оси корня), однако клеточные деления уже почти отсутствуют и объем корня увеличивается за счет общего растяжения клеток в результате обводнения и появления больших вакуолей. Растущий корень упругим кончиком (находящимся в состоянии тургора) с большой силой проталкивается между частичками почвы. Протяженность зоны растяжения обычно невелика и не превышает нескольких миллиметров.

Клетки, оказавшиеся в конце зоны растяжения, резко прекращают растяжение и уже более не смещаются относительно частиц почвы. Теперь на ризодерме

мере нарастания корневого окончания. Это объясняется непрерывным включением в нее новых молодых клеток со стороны зоны растяжения и одновременным исключением клеток, стареющих и переходящих в состав зоны проведения. Таким образом, всасывающий аппарат молодого корневого окончания — подвижное образование, непрерывно передвигающееся в почве.

Так же закономерно в определенной последовательности возникают в корневом окончании внутренние ткани.

**Апикальное нарастание корня.** Корень отличается от побега тем, что его апикальная меристема откладывает клетки не только внутрь, но и наружу, пополняя чехлик.

Число и расположение инициальных клеток в апексах корней, а также порядок образования из них тканей значительно различаются у растений, принадлежащих к разным систематическим группам.

Для большинства высших споровых растений (хвощей, многих папоротников, некоторых плауновидных) характерно наличие в апексе корня единственной *инициальной* клетки (так называемой *верхушечной*), от которой берут начало все клетки корня (рис. 85). Эта клетка имеет форму тетраэдра, выпуклое основание которого обращено к чехлику. Деления этой клетки следуют одно за другим в строгой последовательности параллельно всем четырем граням тетраэдра. При каждом делении инициальная клетка сохраняет форму тетраэдра и восстанавливает свой объем, а отложенные ею сегменты растут и многократно делятся, образуя комплексы клеток, границы которых остаются различимыми даже на довольно далеком расстоянии от апекса.

У покрытосеменных растений апекс корня содержит несколько инициальных клеток. При этом строение и работа апикальных меристем у двудольных и однодольных имеют некоторые различия.

У двудольных в типичном случае инициали расположены тремя слоями («этажами»), причем в каждом слое может быть 1–4 инициальных клетки (рис. 86). Инициали нижнего слоя дают начало всем клеткам чехлика и ризодерме. На схеме видно, что ризодерма имеет общее происхождение с чехликом и представляет собой как бы самый

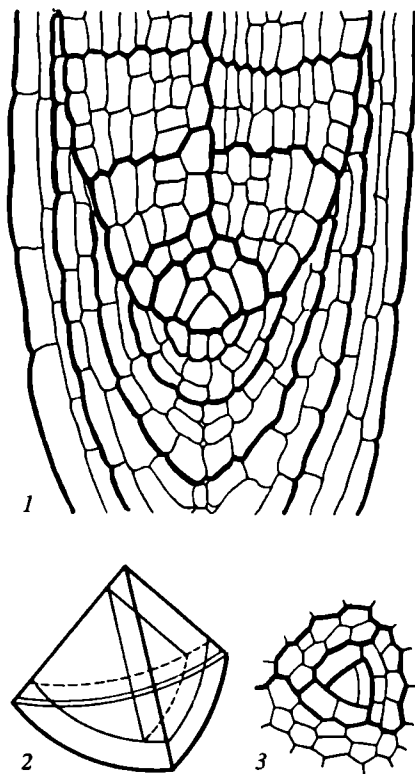


Рис. 85. Корневой апекс хвоща топяного: 1 — продольный разрез; 2 — объемная схема делений инициальной клетки; 3 — поперечный разрез на уровне инициальной клетки

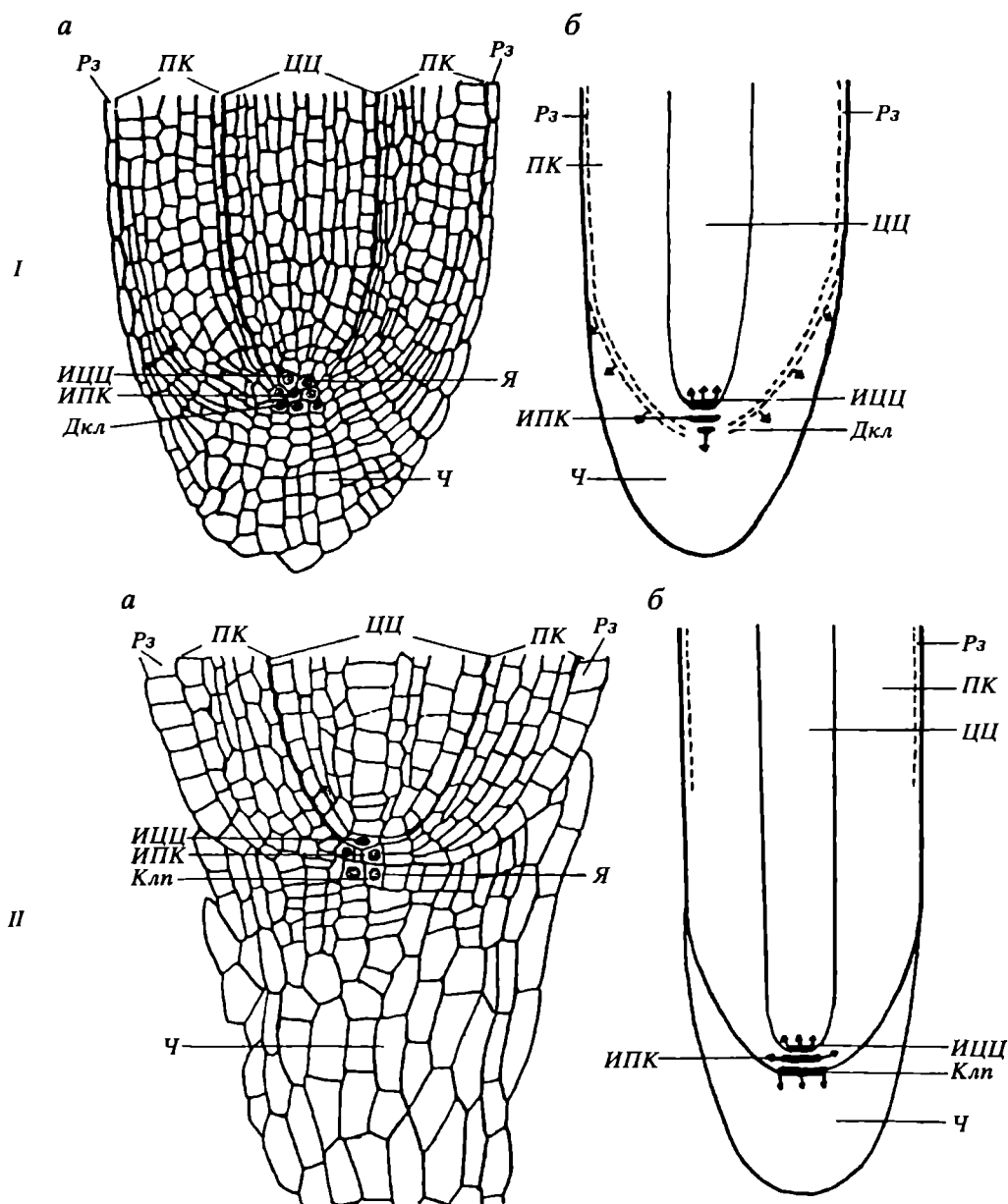


Рис. 86. Кончики корней капусты (I) и пшеницы (II) в продольном сечении:

а – клеточное строение; б – схема; Дкл – дермокалиптроген; ИПК – инициали первичной коры; ИЦЦ – инициали центрального цилиндра; Ккл – калиптроген; ПК – первичная кора; Рз – ризодерма; ЦЦ – центральный цилиндр; Ч – чехлик; Я – клеточные ядра

внутренний его слой, сохраняющийся на поверхности корня вплоть до зоны проведения.

Инициальные клетки, расположенные в среднем и верхнем слоях, образуют все остальные ткани собственно корня. Как видно на рис. 86, уже в зоне деления, т.е. в самой апикальной меристеме, обнаруживается четкое разделение на два отдела. Наружный отдел, происходящий от среднего слоя инициалей, носит название *перIBLEМЫ* (греч. periblema – покров, одежда); он соответствует основной меристеме (см. подразд. 2.2.2). Внутренний отдел происходит от верхнего слоя инициалей и называется *ПЛЕРМОЙ* (греч. plegoma – заполнение); он соответствует прокамбию. В дальнейшем перibleма дает начало *первичной коре* корня, а плерома – *стеле* (греч. stele – колонна, ствол).

У однодольных типичный корневой апекс отличается тем, что инициали нижнего слоя образуют только чехлик, а ризодерма дифференцируется из самого наружного слоя перibleмы (рис. 86, б).

Среди двудольных и однодольных встречаются виды, у которых корневой апекс имеет группу инициалей, не дифференцированную на слои и дающую начало всем тканям корня, включая чехлик. От таких апексов, характерных также и для голосеменных, например для гинкго (рис. 87), вероятно, произошли типичные апексы покрытосеменных (см. рис. 86).

Важная особенность апексов корня состоит в том, что собственно инициальные клетки обычно делятся редко и образуют *покоящийся центр*. Число меристематических клеток в корнях увеличивается за счет клеток, производных от инициальных. Покоящийся центр активизируется, и его клетки начинают активно делиться только под воздействием повреждающих внешних факторов, например, мутагенных.

**Гистогенез первичных постоянных тканей.** Последовательность превращения меристем в постоянные ткани наглядно прослеживается на серии поперечных разрезов, проведенных на разных уровнях (рис. 88).

В зоне деления или несколько выше (рис. 88, поз. 2) хорошо видны границы между перibleмой и плеромой, т.е. теми отделами меристемы, которые показаны на рис. 86 в продольном сечении. Еще сохраняя характер меристем, клетки этих отделов уже различаются по величине и взаимному расположению.

На поверхности корня обособляется ризодерма и достигает полного развития в зоне поглощения.

Ризодерма в функциональном отношении представляет собой одну из важнейших тканей растения. Через нее идет поглощение воды и минеральных солей, она взаимодействует с живым населением почвы, через ризодерму из корня в почву выделяются вещества, помогающие почвенному питанию.

Поглотительной функции соответствуют черты строения ризодермы. Тонкие оболочки ее клеток плотно соприкасаются с почвой, их поверхность сильно увеличена образованием корневых волосков, а ультраструктура клеток обеспечивает высокий уровень обмена веществ.

Корневой волосок, в отличие от трихомов, не отделяется стенкой от производшей его клетки ризодермы, он представляет собой вырост этой клетки.

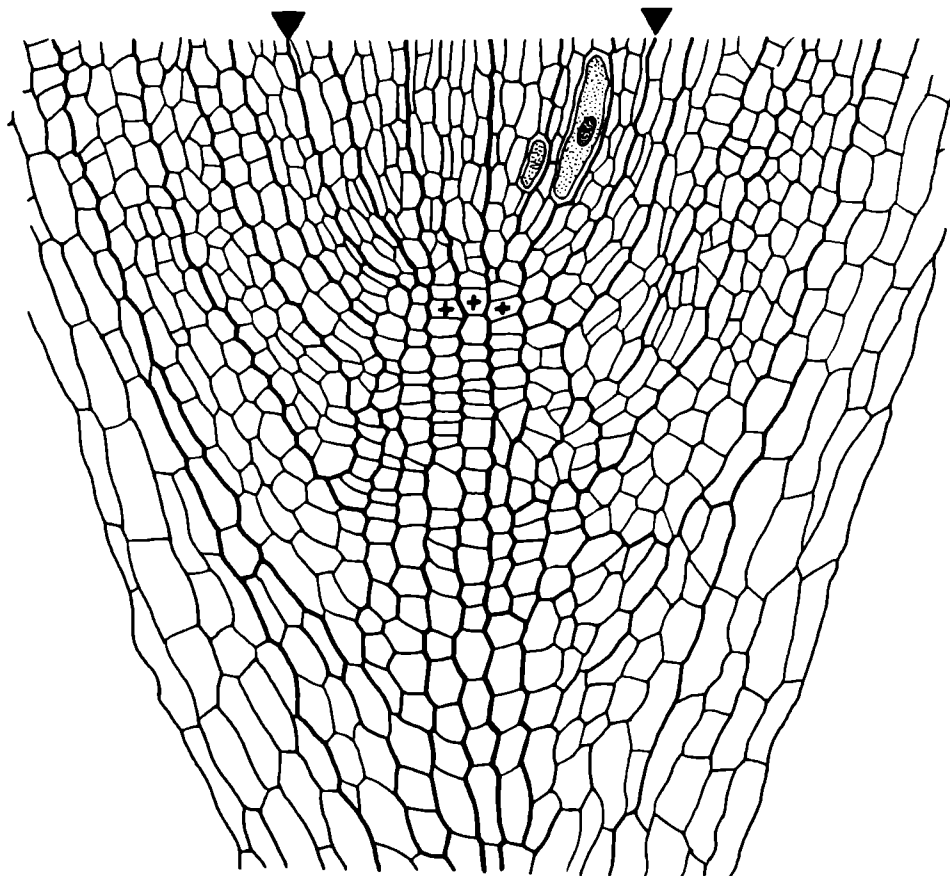


Рис. 87. Продольный разрез через апекс корня гинкго. Инициальные клетки обозначены крестиками

У большинства растений каждая клетка ризодермы потенциально способна образовывать волосок, однако в некоторых группах растений клетки ризодермы очень рано дифференцируются на *трихобласты* (греч. trichos – волос и blastos – зародыш), способные образовывать волоски, и *атрихобласты* (греч. а – отрицание), лишенные этой способности (рис. 89). У растений, корни которых погружены в воду или почву, насыщенную водой, волоски могут вообще отсутствовать.

Благодаря образованию волосков общая поверхность всасывающей зоны увеличивается в десять раз и более. Длина волосков 1–2 мм, но у злаков, осок и некоторых других растений эта длина доходит до 3 мм.

Оболочка корневого волоска очень тонка и состоит из целлюлозы и пектиновых веществ. Ее наружные слои содержат слизь, которая входит в тесное соприкосновение с почвой и почвенными растворами. При этом волосок активно воздействует на

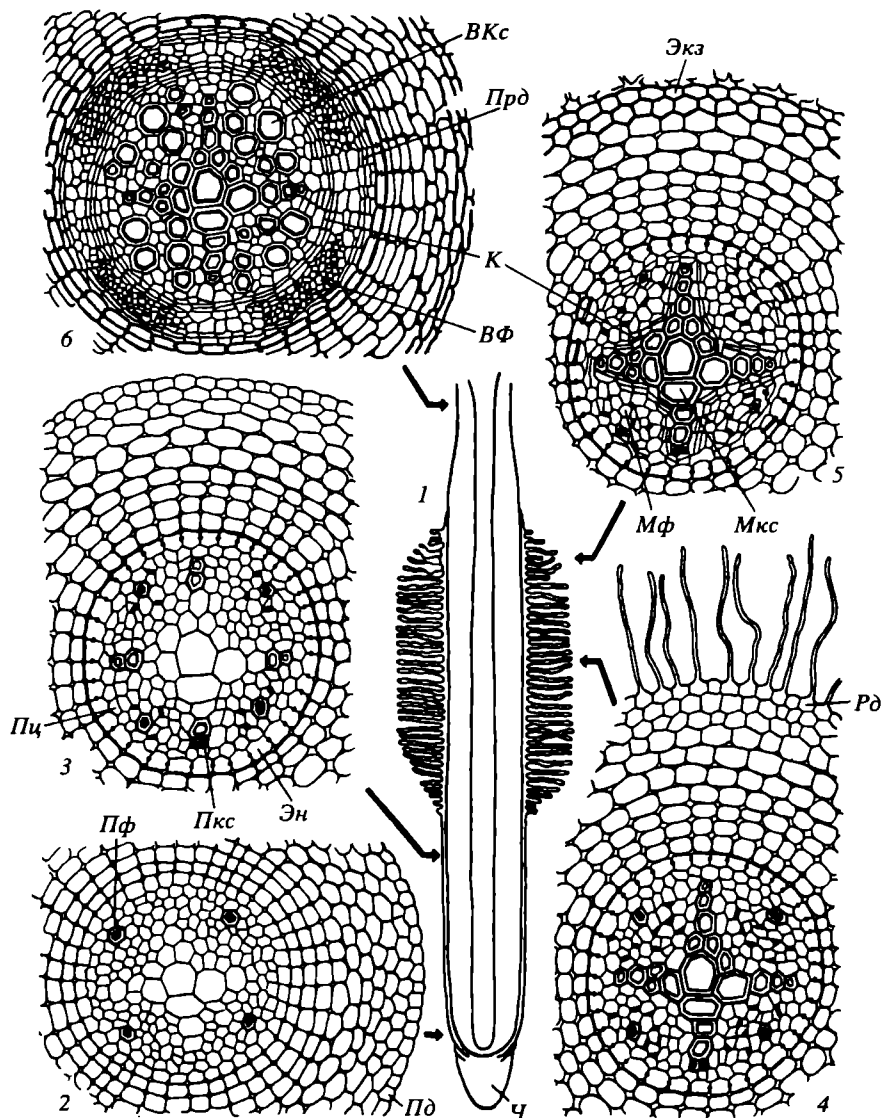


Рис. 88. Образование постоянных тканей в корне (полусхематическое изображение):

1 – распределение зон роста; 2–6 – поперечные разрезы на разных уровнях; ВКс – вторичная ксилема; ВФ – вторичная флоэма; К – камбий; Мкс – метаксилема; Мф – метафлоэма; Пд – протодерма; Пкс – протоксилема; Прд – перидерма; Пф – протофлоэма; Пц – перицикл; Рд – ризодерма; Экз – экзодерма; Эн – эндодерма; Ч – чехлик

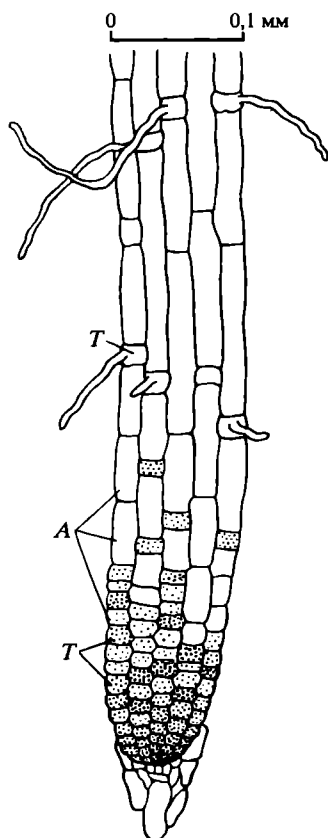


Рис. 89. Трихобласты *T* и атрихобласты *A* в корне ожики (*Luzula*)

содержимое почвы, выделяя наружу вещества, облегчающие избирательное поглощение ионов.

В физиологическом отношении ризодерма отличается большой активностью. Она поглощает элементы почвенного питания, затрачивая при этом энергию. Уже в самых молодых клетках ризодермы еще до начала образования волосков с помощью электронного микроскопа обнаруживаются ультраструктуры, характерные для клеток с высоким уровнем обмена веществ. В гиалоплазме имеется много рибосом (что указывает на интенсивный синтез белков и формообразование) и митохондрий. К тому времени когда ризодерма начинает энергичную деятельность по всасыванию веществ в ее клетках митохондрии получают наибольшее развитие; в них освобождается энергия, необходимая для поглощения веществ.

При образовании корневого волоска происходит выпячивание наружной стенки клетки, ядро переходит в вырост и передвигается около растущего кончика волоска. Здесь же находятся многочисленные диктиосомы, вырабатывающие вещества для наращивания оболочки растущего кончика волоска и образования слизи (рис. 90). Когда рост волоска закончен, ядро отходит от кончика и занимает положение посередине волоска.

Длительность существования ризодермы зависит от наследственных особенностей растения и условий роста, однако в общем она имеет эфемерный характер и измеряется днями, реже — неделями.

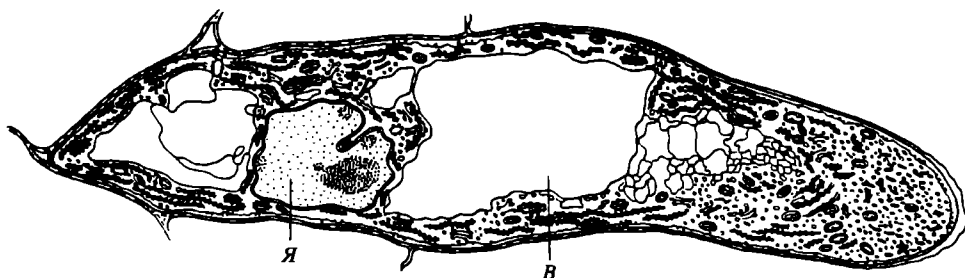


Рис. 90. Ультраструктура корневого волоска (схема):  
В — вакуоль; Я — ядро

Из периблемы возникает первичная кора (см. рис. 88, поз. 5), основную массу которой составляют живые паренхимные клетки с тонкими оболочками. Между клетками, особенно во внутренних слоях коры, образуется система межклетников, вытянутых вдоль корня. По этим межклетникам циркулируют газы, необходимые для дыхания клеток корня. У болотных и водных растений, корни которых испытывают недостаток кислорода, первичная кора часто превращается в аэренхиму с обширными межклетниками (рис. 91), а наряду с этим возникают механические ткани, придающие жесткость всему корню.

В паренхиме коры происходит энергичный метаболизм, необходимый для выполнения ряда функций:

- клетки коры снабжают ризодерму пластическими веществами и сами участвуют в поглощении и проведении веществ, поступивших в них как по *симпласту* (т.е. по системе протопластов и плазматических связей между клетками), так и по *апопласту* (т.е. помимо симпластического пути, по оболочкам клеток и межклетникам);
- в коре синтезируются различные важные вещества;
- в коре очень часто находятся гифы грибов, сожительствующих с корнями;
- в клетках коры накапливаются запасные вещества.

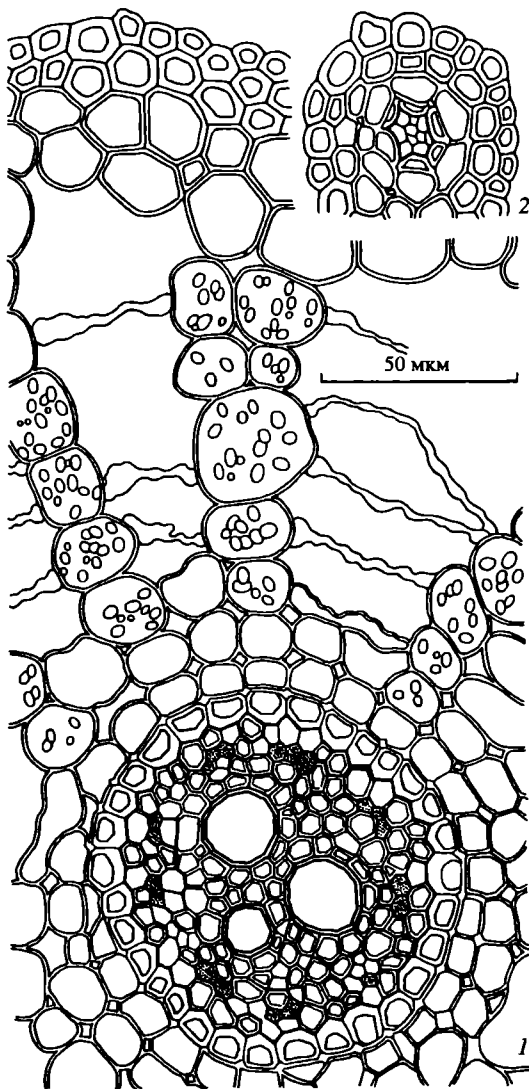


Рис. 91. Поперечные срезы через толстый 1 и тонкий 2 корни осоки острой (*Carex acuta*). В коре толстого корня хорошо развиты аэренхима, запасная ткань с крахмалом, склеренхима

Самый внутренний слой коры — *эндодерма*. Она в виде непрерывного слоя окружает стелу (рис. 92, поз. 1, 2).



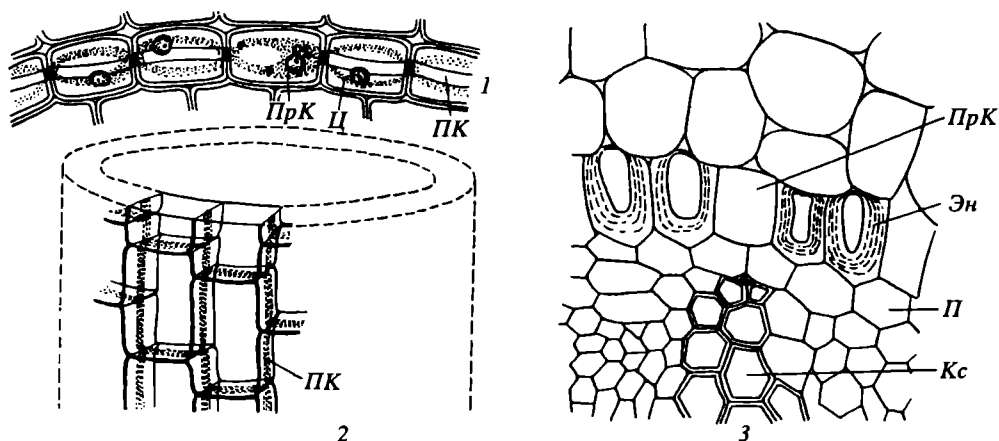


Рис. 92. Эндодерма:

1 – эндодерма в корне чистяка на первой ступени развития (на поперечном разрезе); цитоплазма слегка плазмолирована, но осталась связанной с пятнами Каспари; 2 – объемная схема, показывающая смыкание поясков Каспари; 3 – эндодерма в корне ириса на третьей ступени развития (поперечный разрез); Кс – ксилема; П – перицикл; ПК – пояски Каспари; ПрК – пропускные клетки; Ц – цитоплазма; Эн – эндодерма

Эндодерма в своем развитии может пройти три ступени. На первой ступени ее клетки плотно прилегают друг к другу и имеют тонкие первичные оболочки. На их радиальных и поперечных стенках заметны утолщения. Если эти утолщения перерезаны поперек, то имеют вид точек – пятен Каспари (название дано в честь анатома, подробно описавшего эти структуры). Однако разрезы в других направлениях показывают, что утолщения в действительности образуют рамочки, опоясывающие клетки, – пояски Каспари (см. рис. 92, поз. 2).

Пояски соседних клеток так смыкаются между собой, что создается их непрерывная система вокруг стелы. Химический анализ показывает, что в поясках Каспари откладывается вещество, сходное с суберином, и, кроме того, происходит одревеснение.

Значение описанной структуры очень велико. Вещества из коры в стелу и из стелы в кору могут пройти только по симпласту, т.е. через живые протопласты эндодермы и под их контролем, так как пояски Каспари непроницаемы для растворов. Первичную эндодерму (на первой ступени развития) находят в корнях всех растений, кроме плауновых. У многих высших споровых эндодерма задерживается на первой ступени до конца жизни растения. Однако у большинства растений эндодерма, как правило, получает вторичное строение. На второй ступени развития суберин откладывается по всей внутренней поверхности стенок эндодермы. Однако при этом эндодерма не становится совершенно непроницаемой для растворов, так как некоторые клетки (пропускные) сохраняют первичное строение (рис. 92, поз. 3).

У большинства однодольных и многих двудольных, не обладающих вторичным утолщением корней, эндодерма может получить третичное строение. Оно характери-

зается сильным утолщением и одревеснением всех стенок, или же сравнительно тонкими остаются стенки, обращенные наружу (см. рис. 92, поз. 3). Пропускные клетки сохраняются и в третичной эндодерме. Наружные слои коры, подстилающие ризодерму, образуют другую характерную ткань коры — *экзодерму*. Ее своеобразие состоит в том, что она возникает как ткань, регулирующая прохождение веществ, а после отмирания ризодермы оказывается на поверхности корня и превращается в защитную покровную ткань.

Экзодерма формируется как один слой (реже несколько слоев) клеток, расположенных непосредственно под ризодермой. На первой ступени развития она имеет много общего с эндодермой и состоит из живых паренхимных клеток, плотно сомкнутых между собой. Однако вскоре по всей внутренней поверхности оболочек откладывается слой суберина. В отличие от пробки клетки экзодермы остаются живыми. Среди опробковевших клеток остаются пропускные неопробковевшие клетки, через которые происходит избирательное прохождение веществ. Полагают, что не исключено прохождение веществ и через остальные клетки экзодермы.

Экзодерма хорошо выражена в корнях однодольных растений, длительное время сохраняющих первичное строение. Здесь экзодерма выполняет функцию покровной ткани. В корнях двудольных и голосеменных растений быстро возникает камбий, вся кора отмирает, а под ней образуется перидерма.

Стела (осевой или центральный цилиндр) возникает из плеромы (см. рис. 88, поз. 3). Уже вплотную к зоне деления самый наружный слой стелы образует *перицикл* (греч. περί — около и κύκλος — кольцо), клетки которого долго сохраняют характер меристемы и способность к новообразованиям. Под перициклом находятся клетки *прокамбия*, которые впоследствии превращаются в первичные проводящие ткани. Последовательность развития прослеживается на рис. 88, поз. 2–4.

Флоэма начинает развиваться раньше ксилемы, почти вплотную к зоне деления. Первые ситовидные элементы, лишенные сопровождающих клеток, возникают около перицикла и составляют *протофлоэму*. Следующие по времени возникновения элементы флоэмы формируются ближе к центру корня и составляют *метафлоэму*. Протофлоэма и метафлоэма вместе составляют *первичную флоэму*.

Более раннее по сравнению с ксилемой формирование флоэмы объясняется тем, что по протофлоэме к апексу корня доставляются пластические вещества, необходимые для деятельности меристемы.

Несколько позднее и, следовательно, дальше от апекса корня начинает формироваться ксилема. Ее первые элементы (протоксилема) образуются в зоне растяжения и, следовательно, представлены кольчатыми и спиральными элементами. Протоксилема возникает вплотную к перициклу, и группы ее клеток чередуются с группами клеток флоэмы. Следующие элементы ксилемы (*метаксилема*) развиваются ближе к центру корня и состоят из сетчатых или пористых элементов.

Итак, флоэма и ксилема в корне закладываются *экзархно* (греч. εχθ — снаружи и αρχαλος — древний) и развиваются *центростремительно*. Но ксилема в своем развитии обычно обгоняет флоэму и занимает центр корня. На поперечном разрезе пер-

вичная ксилема образует звезду, между лучами которой располагаются группы клеток флоэмы. Звезда ксилемы может иметь различное число лучей — от двух до многих. Очень редко (у некоторых папоротникообразных) образуется только по одной группе клеток ксилемы и флоэмы.

В толстых корнях однодольных растений (пальм, лилейных, злаков, ароидных) число групп ксилемы может достигать 20—30. В корнях одного и того же растения это число также различно, обычно в более тонких ответвлениях оно сокращается до двух. Однако такая диархная ксилема характерна и для толстых корней многих видов растений.

Экзархное заложение протоксилемы и чередование ксилемы и флоэмы по периферии стелы составляют очень характерную особенность, по которой корень резко отличается от стебля. Эта особенность имеет функциональное значение: элементы протоксилемы максимально приближены к поверхности стелы, и в них легче, минуя флоэму, проникают растворы, поступающие из коры.

**Вторичные изменения корня.** Описанная первичная структура сохраняется в корнях до начала утолщения с помощью вторичных боковых меристем — камбия и феллогена. У папоротникообразных и однодольных растений эти меристемы в корне отсутствуют и первичная структура сохраняется в корнях до конца их жизни. У голосеменных и двудольных камбий возникает в корнях в виде деятельной прослойки между ксилемой и флоэмой (см. рис. 88, поз. 5). Камбий откладывает внутрь слои вторичной ксилемы (древесины) и наружу вторичную флоэму (луб). Если этот процесс длится долго, то корни достигают значительной толщины. Однако образование годичных слоев в корнях обычно выражено значительно слабее, чем в побегах. Поэтому установление возраста корня по его анатомическому строению встречает трудности (см. рис. 88).

Постоянные ткани коры не могут следовать за вторичным утолщением и обречены на гибель. Они слущиваются и заменяются вторичной покровной тканью — перидермой, которая образуется на поверхности утолщающегося корня благодаря работе феллогена.

Не все корни голосеменных и двудольных переходят ко вторичному утолщению: тонкие и недолговечные корни до конца своей жизни остаются бескамбиальными. Кроме того, некоторые двудольные окончательно потеряли способность к образованию камбия либо камбий возникает, но остается недеятельным.

Камбиальные прослойки между ксилемой и флоэмой сначала разобщены между собой, но вскоре клетки перицикла против лучей протоксилемы тангенциально делятся и соединяют камбий в непрерывный слой, охватывающий первичную ксилему (см. рис. 88, поз. 6). Участки камбия, возникшие из перицикла, состоят из паренхимных клеток и не способны откладывать элементы проводящих тканей, они откладывают только паренхиму первичных лучей.

Сердцевинные, или лубодревесинные, лучи возникают дополнительно при длительном утолщении корня, это разновозрастные лучи (рис. 93).

Феллоген образуется в перицикле, клетки которого делятся тангенциально. Возникший феллоген откладывает наружу пробку.

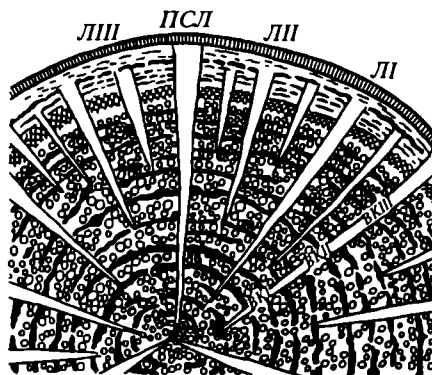


Рис. 93. Поперечный разрез трехлетнего корня эспарцета (*Onobrychis arenaria*):

*BK I, BK II, BK III* – вторичная ксилема 1-го, 2-го, 3-го года; *ЛI, ЛII, ЛIII* – лучи 1-го, 2-го, 3-го года; *ПСЛ* – первичный сердцевинный луч. Камбий заштрихован крестиками; луб обозначен горизонтальными черточками; склеренхима черная

Клетки коры, отрезанные пробкой от внутренних живых тканей, отмирают. Эти вторичные изменения определяются по наружным признакам: корень делается тоньше, чем в зоне всасывания, а появление пробки придаст ему бурю окраску.

### 3.2.2 Корневые системы

**Разнообразие корней.** Обычно растения обладают многочисленными и сильно разветвленными корнями. Совокупность всех корней одной особи образует единую в морфологическом и физиологическом отношении *корневую систему*.

В состав корневых систем входят морфологически различные корни – главный, боковые и придаточные.

**Главный корень** развивается из зародышевого корешка (см. подразд. 3.1.2).

**Боковые корни** возникают на корнях (главном, боковом, придаточном), которые по отношению к ним обозначаются как *материнские*. Они формируются на некотором расстоянии от апекса, обычно в зоне поглощения или несколько выше, акропетально, т.е. в направлении от основания корня к его апексу.

Заложение бокового корня начинается с деления клеток перицикла и образования меристематического бугорка на поверхности стелы. На рис. 94 показан продольный разрез через корень сусака с последовательной серией зачатков боковых корней. После ряда делений возникает корешок с собственной апикальной меристемой и чехликом. Растущий зачаток прокладывает себе путь через первичную кору материнского корня и выдвигается наружу (рис. 95).

Боковые корни закладываются в определенном положении к проводящим тканям материнского корня. Чаще всего (но не всегда) они возникают против групп ксилемы и поэтому располагаются правильными продольными рядами вдоль материнского корня.

Эндогенное образование боковых корней (т.е. их заложение во внутренних тканях материнского корня) имеет ясное приспособительное значение. Если бы ветвление происходило в самом апексе материнского корня, то это затрудняло бы его продвижение в почве (сравните с возникновением корневых волосков).

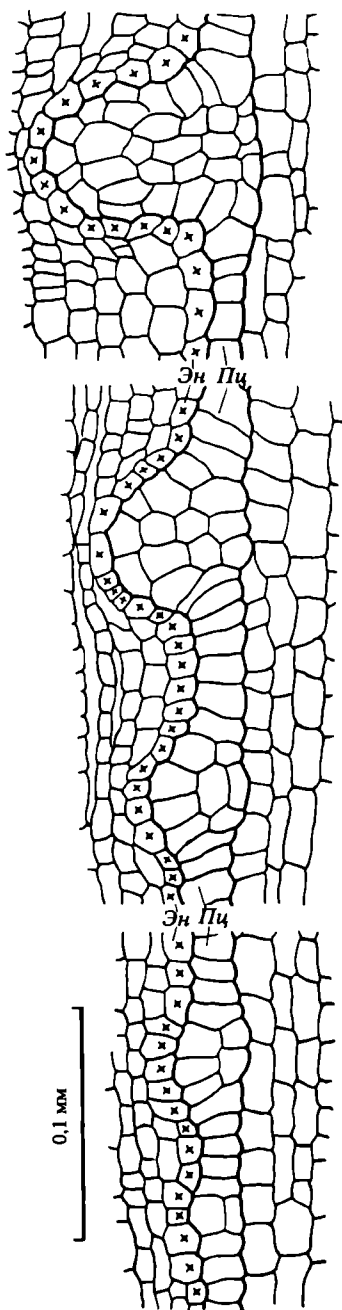


Рис. 95. Схема роста бокового корня и его выдвижения из материнского корня

Не у всех растений корни ветвятся описанным способом. У папоротников боковые корни закладываются в эндодерме материнского корня. У плаунов и некоторых родственных им растений корни ветвятся на верхушке дихотомически (вильчато). При таком ветвлении нельзя говорить о боковых корнях — различают корни первого, второго и последующих порядков (рис. 96). Дихотомическое ветвление корней представляет собой очень древний, примитивный тип ветвления. Корни плаунов сохранили его, по-видимому, потому, что обитали в рыхлой и насыщенной водой почве и не проникали в нее глубоко. Прочие растения перешли к более совершенному способу ветвления — образованию боковых корней эндогенно, выше зоны растяжения, и это помогло им расселиться на плотных и сухих почвах.

**Придаточные корни** очень разнообразны, и, пожалуй, их общий признак лишь тот, что эти корни нельзя отнести ни к главным, ни к боковым. Они могут возникать и на стеблях (*стеблеродные придаточные корни*), и на листьях, и на корнях (*корнеродные придаточные корни*). Но в последнем случае

Рис. 94. Акропетальное заложение боковых корешков в перикле материнского корня сусака (*Butomus*):  
Пц — перикле; Эн — эндодерма

они отличаются от боковых корней тем, что не обнаруживают строго акропетального порядка заложения вблизи от апекса материнского корня и могут возникать на старых участках корней (рис. 97).

Разнообразие придаточных корней проявляется в том, что в одних случаях место и время их заложения строго постоянны, в других же случаях они образуются только при повреждении органов (например, при черенковании) и при дополнительной обработке ростовыми веществами. Между этими крайностями существует много промежуточных случаев.

Ткани, в которых возникают придаточные корни, также разнообразны. Чаще всего это — меристемы или ткани, сохранившие способность к новообразованиям (апикальные меристемы, камбий, сердцевинные лучи, феллоген и пр.).

Среди всего разнообразия придаточных корней существуют, однако, корни, заслуживающие особого внимания. Это — стеблеродные корни плаунов, хвощей, папоротников и прочих высших споровых. Они закладываются на побеге очень рано, в апикальной меристеме, и на более старых участках побегов закладываться уже не могут. Так как у высших споровых семян и зародыш с зародышевым корешком отсутствуют, то вся корневая система образована придаточными корнями. Именно такую корневую систему рассматривают как наиболее примитивную. Она получила наименование *первично гоморизной* (греч. *homoiós* — одинаковый и *rhiza* — корень).

Возникновение семени с зародышем и главного корня у семенных растений дало им определенное биологическое преимущество, так как облегчило проростку быстрое формирование корневой системы при прорастании семени.

Еще более расширились приспособительные возможности у семенных растений после того, как они получили способность образовывать придаточные корни в различных тканях и разных органах. Роль этих корней очень велика. Возникая на побегах и корнях многократно, они обогащают и омолаживают корневую систему, делают ее более жизнеспособной и устойчивой после повреждений, сильно облегчают вегетативное размножение.

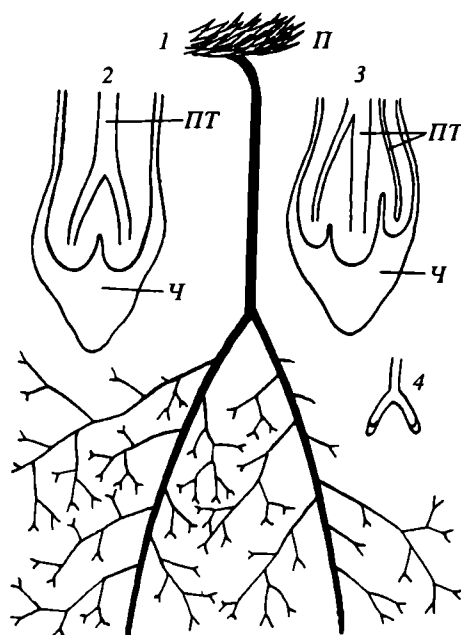


Рис. 96. Дихотомическое ветвление в корневой системе плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum*):

1 — часть корневой системы; 2 — первое изотомное (равновильчатое) ветвление; 3 — анизотомное (неравновильчатое) ветвление; 4 — изотомное ветвление самых тонких корешков; П — побег; ПТ — проводящие ткани; Ч — чехлик

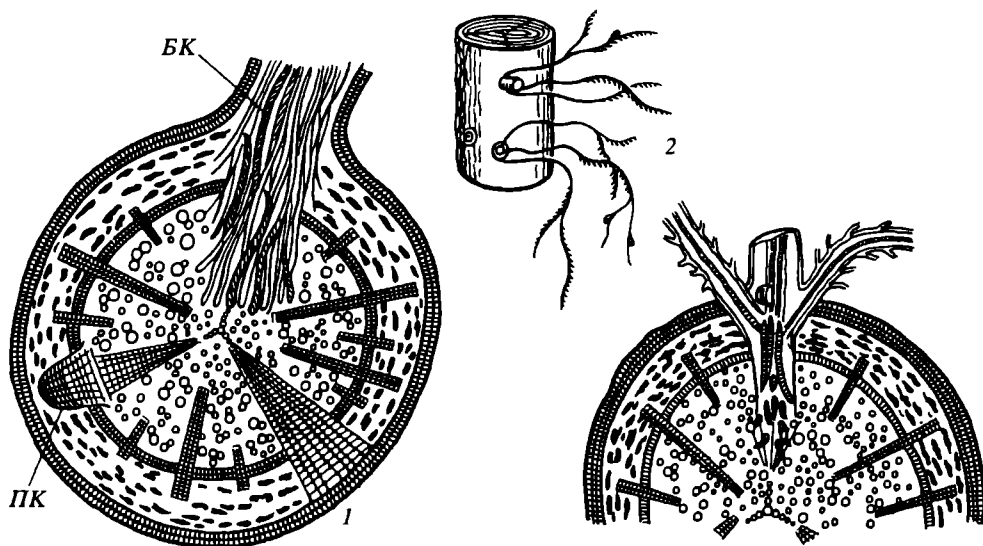


Рис. 97. Возникновение придаточных корней на корнях лядвенца (*Lotus corniculatus*):

1 – поперечный разрез трехлетнего корня; 2 – пучки корней 2-го порядка у рубцов придаточных временных корней; 3 – образование придаточных корней на основании двухлетнего корня; БК – боковой корень; ПК – придаточный корень

Корневая система (рис. 98), составленная главным и придаточными корнями (с их боковыми ответвлениями), получила название *аллоризной* (греч. *allos* – другой) (рис. 98, поз. 2–4).

У многих покрытосеменных главный корень у проростка отмирает очень скоро или вообще не развивается, и тогда вся корневая система (*вторичноморизная*) составлена только системами придаточных корней (рис. 98, поз. 5). Кроме однодольных, такими системами обладают многие двудольные, особенно размножающиеся вегетативно (земляника, картофель, мать-и-мачеха и т.д.).

Морфологические типы корневых систем установлены и по другим признакам. В *стержневой* корневой системе главный корень сильно развит и хорошо заметен среди остальных корней (см. рис. 98, поз. 2, 3). В стержневой системе могут возникать дополнительные стеблеродные придаточные корни, а также придаточные корни на корнях. Часто такие корни недолговечны, эфемерны.

В *мочковатой* корневой системе главный корень незаметен или его нет, а корневая система составлена многочисленными придаточными корнями. Типичную мочковатую систему имеют злаки (см. рис. 98, поз. 5). Если стеблеродные придаточные корни образуются на укороченном вертикальном корневище, то возникает кистевидная корневая система. Придаточные корни, возникшие на длинном горизонтальном корневище, составляют бахромчатую корневую систему (см. рис. 98, поз. 4). Иногда (у некоторых клеверов, лапчаток) придаточные корни, возникшие на горизонталь-

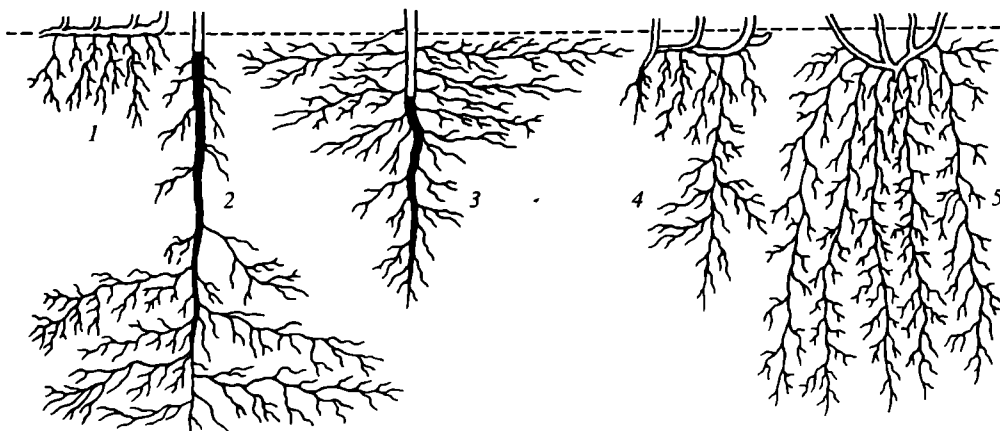


Рис. 98. Корневые системы:

1 – первичногоморизная, поверхностная; 2 – аллоризная, стержневая, глубинная; 3 – аллоизная, стержневая, поверхностная; 4 – аллоризная, бахромчатая; 5 – вторичногоморизная, мочковатая, универсальная. Главный корень зачернен

ном побеге, сильно утолщаются, ветвятся и образуют *вторичностержневую* корневую систему (рис. 99).

Корневые системы классифицируют также по признаку распределения массы корней по горизонтам почвы. Формирование поверхностных, глубинных и универсальных корневых систем отражает приспособление растений к условиям почвенного водоснабжения (см. рис. 98).

Однако все перечисленные морфологические особенности дают самое первоначальное представление о разнообразии корневых систем. В любой корневой системе непрерывно происходят изменения, уравнивающие ее с системой побегов в соответствии с возрастом растения, отношениями с корнями окружающих растений, сменой сезонов года и т.д. Без знания этих процессов нельзя понять, как живут и взаимодействуют растения леса, луга, болота.

Структурные изменения в корневых системах культурных растений представляют чрезвычайный интерес для растениеводов, поскольку почти все агротехнические приемы (вспашка, удобрение, полив, прополка, пересадка) направлены преимущественно на создание наилучших условий для развития и деятельности корней.

Вполне понятно, что не только ботаники-морфологи, но и агрономы, луговеды, лесоводы приложили немало усилий для изучения корневых систем и с этой целью разработали разнообразные методы.

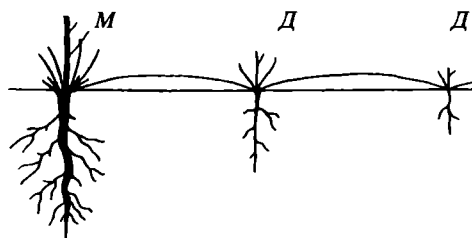


Рис. 99. Вторичностержневые корневые системы:

М – материнская особь; Д – дочерние особи



**Методы изучения корневых систем.** Изучение корневых систем наталкивается на ряд трудностей. Даже простое выделение из почвы в неповрежденном виде корневой системы небольшого травянистого растения (не говоря уже о дереве) почти невозможно. Еще труднее проследить за возрастными и сезонными изменениями корней, поскольку их извлечение из почвы приводит к гибели растения.

Наиболее полное представление даст сравнение результатов, полученных различными методами.

Очень часто применяют метод откапывания. Можно изучать распределение корней на стенке глубокой траншеи, выкопанной около изучаемого растения. В других случаях изучают корни, обнажающиеся при последовательном удалении горизонтальных слоев почвы. Откапывание сочетают с осторожной отмывкой корней водой. Применяют также методы взятия проб почв определенного объема с последующим выделением и анализом корней.

Более полное представление о характере всей корневой системы даст выделение ее у растений, специально выращенных для этой цели. Большой дощатый ящик (например, размером  $2 \times 2 \times 0,1$  м) заполняют почвой, закапывают вертикально в землю и в него высаживают растение. Корневая система развивается внутри ящика более или менее нормально. Через определенный срок ящик выкапывают и в его широкую боковую стенку вколачивают многочисленные гвозди, которые при последующей отмывке не позволяют корням отклониться от естественного положения. У ящика удаляют противоположную стенку и осторожно отмывают почву струей воды. Таким методом можно установить распределение корней в почве и их общую массу.

Сезонные и возрастные изменения в корневых системах с помощью описанных методов можно установить лишь косвенно, т.е. откапывая разные особи в различные сроки. Прямое наблюдение за ростом корней можно вести в особых подземных лабораториях через стеклянные стенки, обращенные в почву. Корни, растущие в почве, прижимаются к стеклу и скользят по нему. Однако при этом наблюдения возможны лишь за небольшими ответвлениями, а не за всей корневой системой.

Технические трудности объясняют тот факт, что строение и развитие корневых систем изучены гораздо хуже, чем побегов. Все же к настоящему времени получен обширный материал, позволяющий сделать важные выводы о жизни корней. Эти выводы составляют фундамент многих хозяйственно важных отраслей знаний.

**Дифференциация корней в корневых системах.** Как описано выше, участки корня, находящиеся на разном удалении от его апекса, выполняют разные функции. Однако дифференциация этим не ограничивается. В одной и той же корневой системе существуют корни, выполняющие разные функции, и эта дифференциация настолько глубока, что выражена морфологически.

У большинства растений отчетливо различаются *ростовые* и *сосущие* окончания (рис. 100). Ростовые окончания обычно более мощные по сравнению с сосущими, быстро удлиняются и продвигаются в глубь почвы. Зона растяжения в них хорошо выражена, и апикальные меристемы энергично работают. Сосущие окончания, возникающие в большом числе на ростовых корнях, удлиняются медленно, и их апи-

кальные меристемы почти перестают работать. Сосущие окончания как бы останавливаются в почве и интенсивно ее «обсасывают».

Сосущие корешки обычно недолговечны. Ростовые корни могут превращаться в длительно существующие, или же они через несколько лет отмирают вместе с сосущими ответвлениями.

У плодовых и других деревьев различают толстые *скелетные* и *полускелетные* корни, на которых возникают недолговечные *обрастающие корневые мочки*. В состав корневых мочек, непрерывно заменяющих друг друга, входят ростовые и сосущие окончания.

Корни, проникшие в глубину, имеют иные функции и, следовательно, иное строение, чем корни в поверхностных слоях почвы. Глубинные корни, достигшие грунтовых вод, обеспечивают растение влагой, если ее недостает в верхних горизонтах почвы. Поверхностные корни, растущие в перегнойном горизонте почвы, снабжают растение минеральными солями.

Дифференциация корней проявляется в том, что в одних корнях камбий наращивает большое количество вторичных тканей, тогда как другие корни остаются тонкими, даже *бескамбиальными*.

У однодольных во всех корнях камбий отсутствует вообще, а различия корней, часто очень резкие, определяются при их заложении на материнском органе (см. рис. 91). Самые тонкие корни могут иметь поперечник менее 0,1 мм, и тогда их строение упрощено: ксилема на поперечном разрезе состоит из 2–4 элементов, и даже описаны корни, в которых совершенно редуцирована флоэма.

Очень часто в корневых системах дифференцируются корни особого назначения (запасные, втягивающие, микоризные и т.д.).

**Размещение и общая величина корневых систем.** Корень обладает потенциально неограниченным ростом. Это очень наглядно проявляется при выращивании на искусственных питательных средах кончиков корней, отрезанных от растения. Если питательная среда имеет все необходимое, а кончик корня периодически отрезают и переносят в новую колбу с питательной средой, то рост и ветвление корня продолжается долгие годы, а суммарная длина всех возникших корней измеряется километрами.

Однако в естественных условиях корни никогда не реализуют полностью своих возможностей. Рост и ветвление корней ограничены влиянием других корней и надземных органов. Общий характер корневой системы и протяженность отдельных корней любого растения имеют свои особенности.

При оценке корневой системы учитывают такие показатели, как общая масса корней по сравнению с массой надземных органов, суммарная протяженность всех

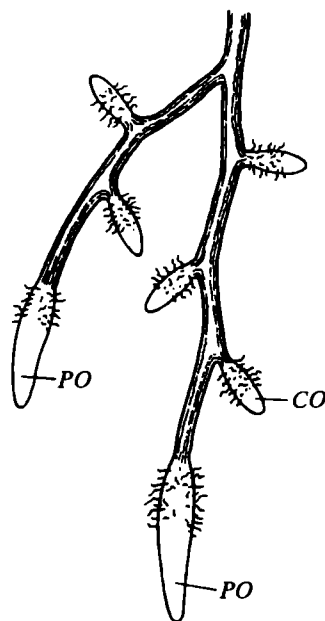


Рис. 100. Корневая мочка:  
PO — ростовое окончание; СО — сосущее окончание

корней, суммарная величина поглощающей (физиологически активной) поверхности, размещение основной массы корней по горизонтам почвы и ширина распространения корней.

Эти показатели отражают наследственно закрепленные приспособительные особенности, но колеблются в зависимости от условий обитания.

У одного куста ржи, выращенного в теплице, общая длина всех корней составила 623 км, т.е. оказалась равной расстоянию от Москвы до Санкт-Петербурга. Суммарный прирост всех корней за одни сутки равнялся примерно 5 км. Общая поверхность всех корней у этого куста ржи составила 237 м<sup>2</sup> и была в 130 раз больше поверхности надземных органов.

**Обновление корней в корневых системах.** В корневых системах непрерывно идут процессы отмирания одних корней и возникновения других. Это обновление имеет самые различные формы и масштабы.

У большинства однолетних растений в течение вегетационного периода корни ветвятся и нарастают в длину, а отмирание всей системы наступает в конце вегетации.

У многолетних растений обновление имеет более сложный характер. Как отмирание, так и образование молодых корней приурочены к сезонам года (весне, осени). Многие луковичные и клубневые растения в конце вегетации теряют все или почти все корни, заново образуя их в начале нового вегетационного периода. У некоторых многолетников со стержневой корневой системой осенью почти полностью отмирают мелкие корешки, растущие на толстом главном корне, а весной на нем появляются многочисленные новые тонкие придаточные корешки (рис. 101). Очень наглядно выражено обновление корневой системы у растений, обладающих корневищами, длительно нарастающими в длину.

Многие растения, живущие в условиях засушливого лета с периодическими дождями, промачивающи-

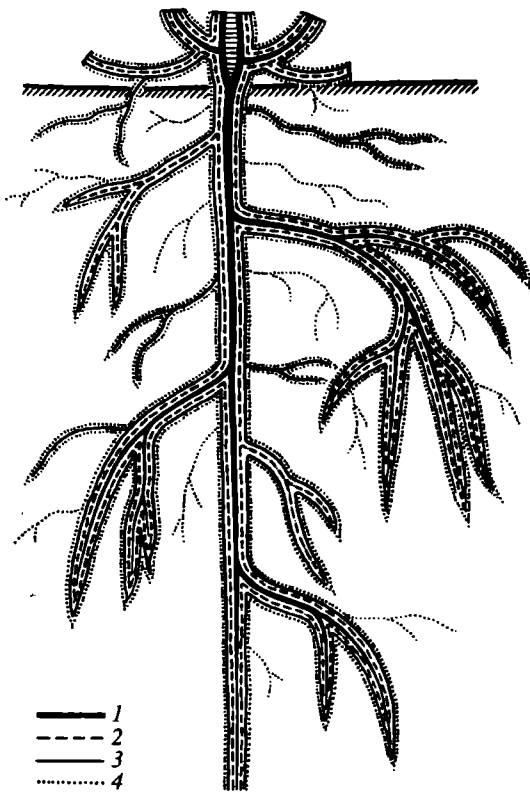


Рис. 101. Схема формирования у травянистого бобового растения многолетней стержневой корневой системы с придаточными корнями:

1 — 1-го; 2 — 2-го; 3 — 3-го; 4 — 4-го года образования

ми лишь верхние слои почвы, способны образовывать очень недолговечные, эфемерные придаточные корешки, погибающие при последующем пересыхании почвы.

Очень сложны и недостаточно выяснены процессы обновления корней у древесных растений. Тонкие обрастающие корни, появляющиеся на скелетных корнях, как правило, недолговечны. Прямые наблюдения за сосущими корневыми окончаниями ели показали, что они почти все отмирают в течение одного—пяти лет, причем к концу четвертого года остается менее одной пятой их первоначального числа. У яблони в течение жизни дерева происходит постепенное отмирание мелких мочек сначала на близких к стволу толстых, а затем на более тонких скелетных корнях. Новые корневые мочки возникают все дальше от ствола, что ухудшает питание.

На рост и обновление корней сильное влияние оказывают изменение температуры и иссушение почвы летом. В южных областях, например в Крыму, корни яблони продолжают расти зимой. У лесных деревьев при летнем иссушении верхних слоев почвы рост корешков продолжается в более влажных глубоких слоях.

Приостановка роста корней у многих трав и деревьев часто сопровождается *метакутинизацией* корневых окончаний, которая выражается в том, что клетки, покрывающие апексы, в том числе и чехлик, опробковывают, образуя защитные футляры. Вскрыв эти футляры разрываются и из-под них выдвигаются растущие апексы корней.

### 3.2.3 Специализация и метаморфозы корней

**Метаморфозы корней.** Часто корни выполняют особые функции, и в связи с этим у них меняется строение. Если корни изменены сравнительно мало, то их морфологическая природа легко устанавливается. В крайних же случаях строение изменено так сильно, что для выяснения морфологической природы требуется специальное исследование, и тогда говорят, что корни *метаморфизированы*. Под *метаморфозом* понимают резкое, наследственно закрепленное видоизменение органа, вызванное сменой функций. Видоизменения корней очень разнообразны.

**Микориза и сожительство с бактериями.** Корни многих растений сожительствуют с почвенными грибами. Корневые окончания и сросшиеся с ними гифы грибов образуют *микоризу* (дословно «грибокорень»). Высшее растение и гриб извлекают из такого сожительства взаимную пользу, т.е. находятся в состоянии симбиоза. Грибной компонент облегчает корням поглощение воды и минеральных веществ из почвы и, по-видимому, передает им некоторые органические вещества. В свою очередь, гриб получает от высшего растения углеводы и другие питательные вещества. Симбиотические отношения не исключают того, что гриб на некоторых этапах развития угнетает высшее растение и паразитирует на нем, а высшее растение в известные моменты «переваривает» грибные гифы, находящиеся в его клетках. Словом, этот симбиоз можно рассматривать как хорошо отрегулированный паразитизм.

Грибные гифы проникают внутрь сосущих корешков, растут по межклетникам и проникают в клетки коры в зоне поглощения. Апикальная меристема остается свободной от гриба, так же как и ростовые корни.

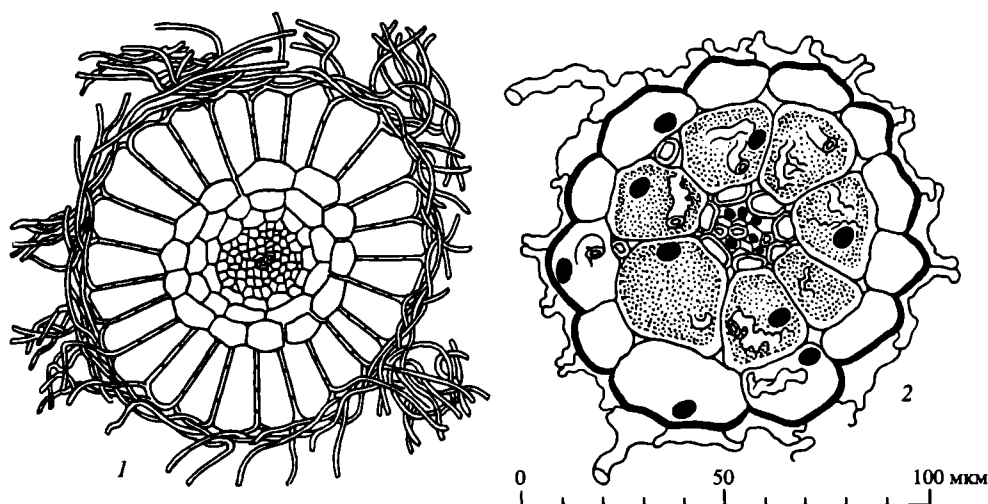


Рис. 102. Поперечные разрезы микотрофных корней:

1 — у березы с гифами гриба масленка; 2 — у щучки дернистой

Если гифы грибов образуют чехол, окутывающий корень снаружи, то говорят об *эктомикоризе*. Этот тип более характерен для деревьев и кустарников. Если все гифы находятся внутри корня, как у большинства травянистых растений, то микоризу называют *эндомикоризой* (рис. 102).

*Микотрофное питание* (т.е. питание с помощью грибов), видимо, возникло сотни миллионов лет назад у примитивных сухопутных растений, у которых еще не было корней. В настоящее время микотрофия распространена очень широко. Большая часть дикорастущих и культурных трав и деревьев образует микоризу. Некоторые растения, например орхидные, вообще не могут жить без симбиоза с грибами.

*Бактериальные клубеньки на корнях бобовых*, видимо, представляют собой измененные боковые корни, приспособленные к симбиозу с бактериями из рода *Rhizobium*. Эти бактерии проникают через корневые волоски внутрь молодых корней и вызывают образование на них клубеньков.

Бактерии находятся в цитоплазме клеток в *бактероидной ткани* (рис. 103). Снаружи клубенек покрыт перидермой, между ней и бактериоидной тканью находятся проводящие пучки, связанные с проводящей системой материнского корня. На кончике клубенька сохраняется апикальная меристема, благодаря которой он способен нарастать в длину.

Между клетками корня и бактериями существует тесное биохимическое взаимодействие. Благодаря этому происходит синтез органических веществ с использованием молекулярного азота, находящегося в воздухе почвенных скважин, недоступного в такой форме для высших зеленых растений. Часть веществ, синтезированных в клу-

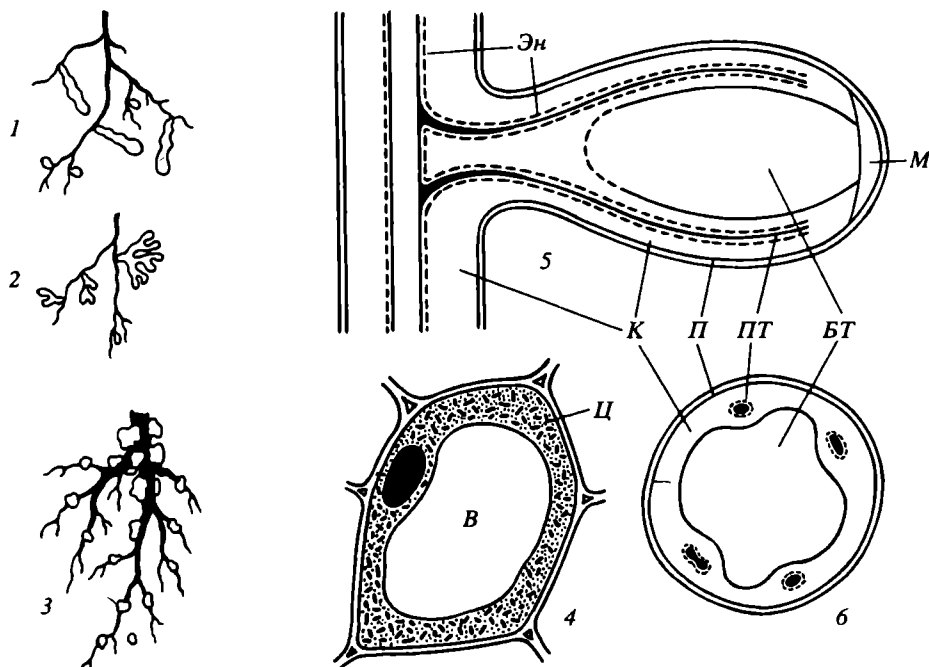


Рис. 103. Бактериальные клубеньки на корнях бобовых:

1 – у сочевичника; 2 – у клевера ползучего; 3 – у люпина; 4 – клетка с бактериями в цитоплазме; 5 – схема продольного разреза через клубенек и материнский корень; 6 – схема поперечного разреза через клубенек; БТ – бактериоидная ткань; В – вакуоль; К – кора; М – меристема; П – перидерма; ПТ – проводящие ткани; Ц – цитоплазма; Эн – эндодерма

беньках, усваивают бобовые растения, бактерии же используют различные вещества, находящиеся в корнях. Таким образом, бобовые растения и клубеньковые бактерии находятся в состоянии симбиоза.

Этот симбиоз очень важен для практики. Бобовые растения благодаря дополнительному источнику азота богаты белками. Они дают ценные пищевые и кормовые продукты и обогащают почву азотистыми веществами.

Кроме бобовых, ольха, лох, облепиха, подокарпус и некоторые другие растения способны образовывать на корнях клубеньки или сходные образования, содержащие азотфиксирующие микроорганизмы, однако их экономическое значение ничтожно по сравнению с бобовыми растениями.

*Втягивающие корни* могут укорачиваться у своего основания. Так как они прочно срастаются с почвой, то укорочение приводит к втягиванию побега (луковицы, корневища) в почву. Следовательно, втягивающие корни помогают побегам находить наилучшую глубину залегания в почве. Втягивающие корни узнаются по утолщенным основаниям с поперечной морщинистостью (рис. 104).

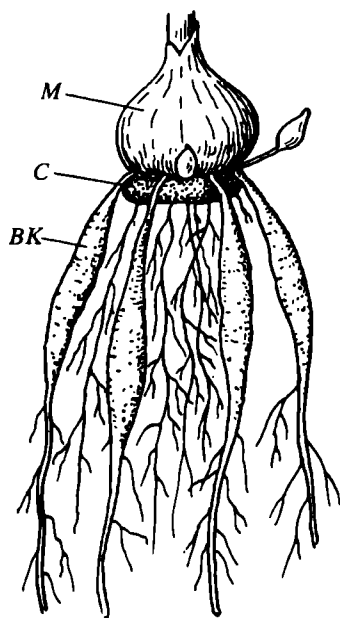


Рис. 104. Клубнелуковица гладиолуса с утолщенными у основания вытягивающими корнями:

ВК — вытягивающие корни; М — молодая клубнелуковица; С — старая клубнелуковица

У многолетних растений запасные вещества, используемые при возобновлении роста, откладываются в различных органах и тканях. Вместилищами этих веществ нередко служат корни.

*Запасающие корни* обычно утолщены и сильно паренхиматизированы. Запасающая паренхима находится в первичной коре, древесине или сердцевине.

Сильно утолщенные придаточные корни георгина, чистяка, любки называют *корневыми шишками* (рис. 105).

У многих, чаще всего двулетних, стержнекорневых растений возникает образование, носящее название *корнеплода*. Морфологическая природа его сложна, так как в его образовании принимают участие и главный корень, и стебель (рис. 106). У моркови почти весь корнеплод, за исключением самой верхней части, составлен корнем. У репы корень образует лишь самую нижнюю часть корнеплода, а его основная часть сформирована гипокотилем (подсемядольным коленом). Можно найти много случаев промежуточного характера. Даже разные сорта (например, у редиса) различаются по степени участия гипокотилея корня и стебля в образовании корнеплода. Границы этих органов устанавливаются при изучении развития растения от проростка до взрослого состояния.

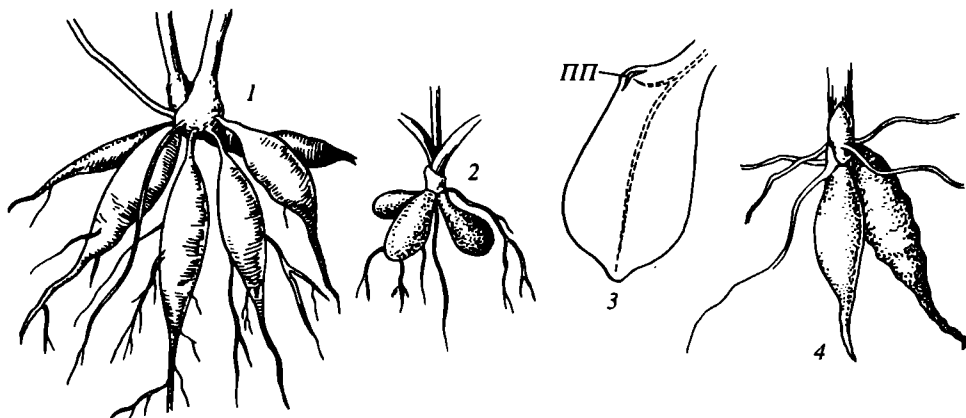


Рис. 105. Корневые шишки:

1 — георгина; 2, 3 — чистяка; 4 — любки; ПП — придаточная почка

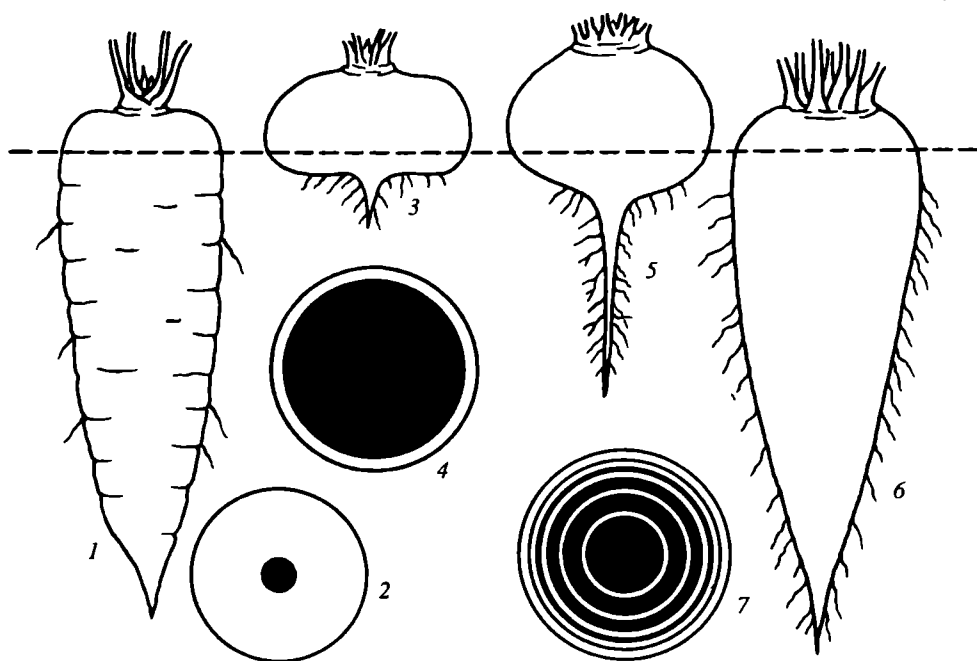


Рис. 106. Корнеплоды моркови (1, 2), репы (3, 4) и свеклы (5–7). На поперечных разрезах ксилема черная; горизонтальным пунктиром показана граница стебля и корня

Сочные и питательные корнеплоды культурных растений возникли в результате длительного отбора. В корнеплодах сильно развита паренхима и исчезли склеренхимные ткани. У моркови и петрушки паренхима сильнее всего развита в лубе; у репы и других крестоцветных, наоборот, главную часть корнеплода составляет сильно паренхиматизированная древесина (рис. 106, поз. 3, 4).

*Воздушные корни* образуются у многих тропических *эпифитов* (греч. *эпи* — сверх и *phyton* — растение) из семейств орхидных, ароидных, бромелиевых. Эпифиты не паразитируют на деревьях, а только используют их как субстрат, для поднятия вверх, к свету. Воздушные корни орхидей свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению влаги, попадающей на них в виде дождя или росы. На поверхности воздушных корней образуется *веламен* (лат. *velamen* — покров). Это очень своеобразная ткань. По происхождению она соответствует ризодерме, т.е. образуется из однослойной протодермы, однако становится многослойной (рис. 107). Клетки веламена отмирают и поэтому всасывают влагу не осмотическим путем, а капиллярным. Оболочки клеток веламена имеют сетчатые или спиральные утолщения, придающие им жесткость. Через большие поры и сквозные отверстия в наружных оболочках влага проникает внутрь клеток веламена по капиллярным пространствам. Изнутри веламен подстилается экзодермой со сложно построенными пропускными клетками и через них вода передается в клетки коры и стелы.



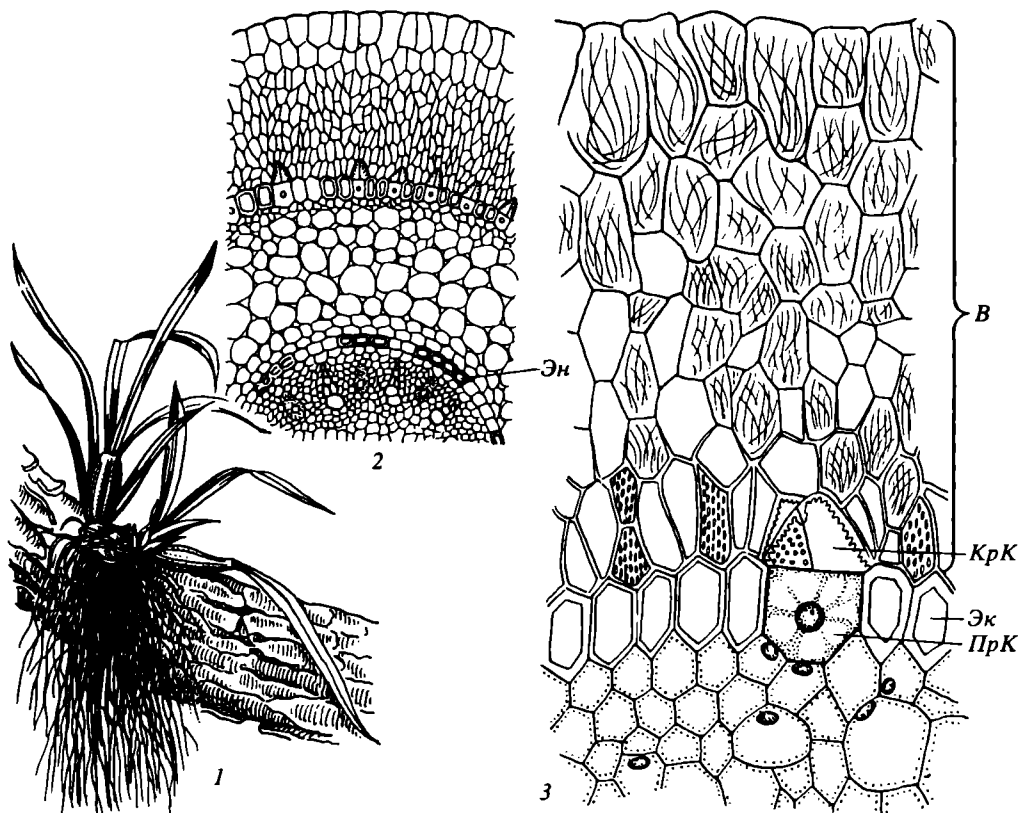


Рис. 107. Воздушные корни у эпифитных орхидей:

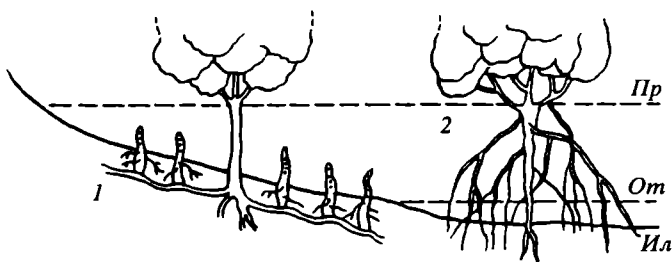
1 — орхидея *Oncidium* на ветке дерева; 2 — часть поперечного разреза через воздушный корень орхидеи *Dendrobium*; 3 — то же при большем увеличении; В — веламен; КрК — кроющие клетки; ПрК — пропускные клетки в экодерме; Эк — экодерма; Эн — эндодерма

*Дыхательные корни* хорошо развиты у некоторых тропических мангровых деревьев, обитающих по болотистым побережьям океанов, в полосе приливов и отливов. У авиценнии образуется очень сложная корневая система с дыхательными корнями, вырастающими вертикально вверх. На концах этих корней в покрывающей их перидерме имеется система чечевичек, связанных с аэренхимой. Воздух через эти ткани поступает в подводные органы (рис. 108, поз. 1).

*Ходульные корни* образуются у деревьев, живущих в тех же мангровых зарослях по берегам океанов, что и авиценния. У этих деревьев, например, ризофоры (рис. 108, поз. 2), от стволов под углом отходят придаточные корни, которые, достигнув грунта, обильно разветвляются. Со временем основания стволов перегнивают, и деревья стоят на этих корнях как на ходулях. Благодаря ходульным корням деревья распределя-

Рис. 108. Корневые системы у деревьев мангровых зарослей:

1 — дыхательные корни с пневматофорами у авиценнии; 2 — ходульные корни у ризофоры; *Ил* — поверхность илистого дна; *От* и *Пр* — уровень океана во время соответственно отлива и прилива



ют свою массу на большую площадь опоры («лыжный эффект»), приобретают устойчивость на зыбком илистом грунте даже во время отливов.

*Столбовидные корни* (корни-подпорки) особенно замечательны у индийских баньянов (рис. 109). Эти корни закладываются как придаточные на горизонтальных ветвях дерева и свешиваются вниз.

Достигнув почвы, они разветвляются в ней и сильно утолщаются, превращаясь в столбовидные, поддерживающие крону дерева. Такие корни-подпорки позволяют дереву разрастаться в стороны, покрывая площадь до 2500 м<sup>2</sup>.



Рис. 109. Столбовидные корни баньяна

### 3.3 ПОБЕГ И ПОБЕГОВЫЕ СИСТЕМЫ

#### 3.3.1 Общая характеристика побега

##### 3.3.1.1 Определение и терминология

Побег, как и корень, — *основной орган* высшего растения. *Вегетативные побеги* в типичном случае выполняют функцию фотосинтеза или *воздушного питания*, но имеют ряд других функций и способны к разнообразным метаморфозам. *Спорозоносные побеги* (в том числе, цветки у покрытосеменных и шишки у голосеменных) специализированы как *репродуктивные органы*, обеспечивающие размножение.

В современной морфологии растений *побег* в целом, как производное единого массива верхушечной меристемы, принимают за *единый орган* того же ранга, что и корень. Однако по сравнению с корнем побег имеет более сложное строение: он с самых ранних этапов развития расчленяется на специализированные части (см. подразд. 1.1; 1.3). Вегетативный побег состоит из *оси* (стебля), имеющей более или менее цилиндрическую форму, и *листьев* — в типичном случае плоских боковых органов, сидящих на оси. Ни стебель без листьев (хотя бы зачаточных или рудиментарных) (см. подразд. 1.3), ни листья без стебля (хотя бы укороченного до предела) образоваться не могут. Кроме того, обязательной принадлежностью побега являются *почки* —

зачатки новых побегов, возникающие, как и листья, в определенном порядке на оси и обеспечивающие длительное *нарастание* побега и его *ветвление*, т.е. образование *системы побегов*. Главную функцию побега – фотосинтез – осуществляют листья; стебли – преимущественно *несущие* органы, выполняющие механическую и проводящую, а иногда и запасающую функции.

Единство побега и взаимосвязь всех его частей превосходно проявляются в случае резких метаморфозов (см. подразд. 1.3). Например, при образовании клубня у картофеля видоизменяется весь побег: его осевая часть разрастается в толщину, а листья редуцируются, превращаясь в «бровки»; почки (так называемые глазки) сохраняют нормальное строение и расположение (см. рис. 219).

При образовании луковицы стеблевая часть побега (его ось) разрастается только в ширину, образуя плоское или конусовидное «донце», а сидящие на нем листья в подземной части утолщаются, превращаясь в мясистые, сочные луковичные чешуи; почки располагаются на морфологической верхушке (в центре) донца и в пазухах чешуевидных листьев (см. рис. 221). Совершенно ясно, что называть клубни и луковицы видоизменениями *стебля*, как это иногда делают, неверно: все это – *видоизменения сложного органа – побега*. Обратите внимание, как точны и метки народные названия частей видоизмененных побегов.

Главная черта, отличающая побег от корня, – его облиственность, а следовательно, наличие узлов. *Узлом* принято называть *участок стебля* на уровне отхождения листа или мутовки листьев. У некоторых групп растений (например, злаки, гвоздичные, хвощи) узлы резко обозначены в виде утолщений на стебле; у других растений границы узлов более или менее условны. Если лист или мутовка листьев полностью окружают стебель основанием, то узел называют *закрытым* в отличие от *открытого узла*, который несет лист, не охватывающий его целиком (см. рис. 111, поз. 1–3).

**Участки стебля между соседними узлами** называют *междоузлиями*.

Обычно на побеге имеется несколько, иногда много узлов и междоузлий, они повторяются вдоль оси побега. Таким образом, побег имеет *метамерное строение* (см. также подразд. 1.1).

Первый побег растения – его *главный* побег, или побег первого порядка (см. рис. 66). Он образуется из зародышевого побега, представленного, как мы видели в подразд. 3.1.1, гипокотилем, семядолями (или семядолей), отходящими от семядольного узла, и почечкой, из которой в дальнейшем формируются все последующие метамеры главного побега. По положению эта почка – *верхушечная*; пока она сохраняется, данный побег способен к дальнейшему росту в длину с образованием новых метамеров (рис. 110).

Кроме верхушечной, на побеге образуются *боковые почки*. У семенных растений они, как правило, находятся непосредственно над узлами, в *пазухах листьев*, т.е. в *углах между стеблем и листом*, называемым кроющим по отношению к *пазушной почке*. Каждый метамер типичного побега, таким образом, состоит из узла с листом и пазушной почкой и нижележащего междоузлия (рис. 110, поз. 4). На меристематическом апексе побега прежде всего вычленяются узлы в виде серии дисков (образова-

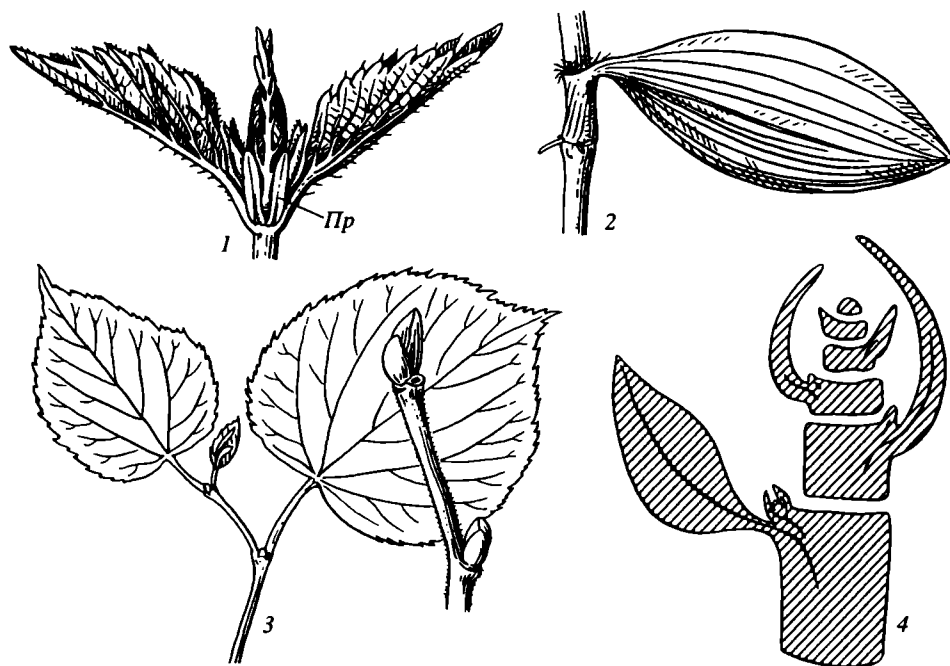


Рис. 110. Метамерность побегов:

1 – закрытый узел побега крапивы с двучленной мутовкой листьев – супротивное листорасположение; 2 – закрытый узел побега традесканции, полностью охваченный влагалищем листа; 3 – открытый (неполный) узел побега липы; 4 – общая схема развития метамеров побега; Пр – прилистники

тельных колец), соответствующих уровням заложившихся листовых зачатков, а междоузлия разрастаются позже путем вставочного роста.

Из боковых пазушных почек формируются *боковые побеги* и происходит *ветвление*, за счет которого увеличивается общая площадь соприкосновения растения с воздушной средой. Формируется система побегов, представленная главным побегом (побегом первого порядка) и боковыми (побегами второго порядка), а при повторении ветвления – и боковыми побегами третьего, четвертого и последующих порядков. Побег любого порядка способен к нарастанию верхушкой до тех пор, пока сохраняется его конус нарастания, скрытый в его верхушечной почке. Таким образом, можно говорить о верхушечной почке не только у главного, но и у побега любого порядка в общей системе побегов растения.

**Почка.** Почка – это *зачаточный*, еще не развернувшийся побег. Она состоит из меристематической зачаточной оси, оканчивающейся в *вегетативной почке* конусом нарастания, и зачаточных листьев разного возраста, расположенных друг над другом на этой оси, т.е. из *серии зачаточных метамеров*. (Иногда вегетативные почки называют листовыми, что очень неточно и приводит к недоразумениям. Ведь в почке заложен весь побег целиком, а не только его листья. Из вегетативной почки вырастают не

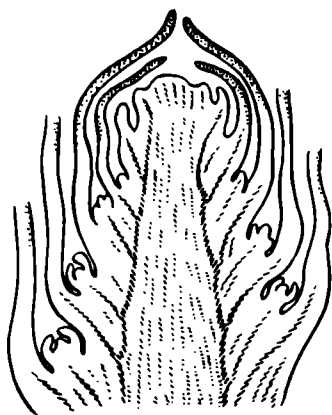


Рис. 111. Схема продольного разреза почки

листья, а стебель с листьями и почками.) Наружные (нижние) листовые зачатки вследствие их неравномерного роста, направленного вверх и к центру почки, более или менее загнуты над внутренними (верхними) зачатками и конусом нарастания, прикрывая их (рис. 111). Узлы в почке предельно сближены, так как междоузлия еще не успели вытянуться. В пазухах листовых зачатков в почке уже могут быть заложены зачатки пазушных почек следующего порядка (вторичные бугорки). Таким образом, уже в почке проявляется потенциальная способность побега к неограниченному ветвлению.

Как уже говорилось в подразд. 1.3, появление почки в ходе эволюции высших растений имело огромное биологическое значение. Во-первых, наружные листовые органы почки защищают лежащие внутри меристематические зачатки от опасностей непосредственного контакта с внешней средой. Во-вторых, почка представляет собой более или менее замкнутую *темную влажную камеру*, которая обеспечивает не только заложение новых листовых и почечных зачатков, но и их первоначальный рост под защитой наружных более взрослых листьев, а также первоначальный *вставочный рост междоузлий*.

Помимо чисто вегетативных почек (рис. 112) бывают и *вегетативно-генеративные*, в которых заложен ряд вегетативных метамеров, а конус нарастания превращен в зачаточный цветок или соцветие (вегетативно-генеративные почки иногда называют смешанными, что неудачно). Такие почки обычны для травянистых растений (например, копытень, рис. 112, поз. 4), но бывают и у древесных (например, сирень, бузина, рис. 112, поз. 2). Чисто *генеративные*, или *цветочные*, почки заключают в себе только зачаток соцветия, без зеленых ассимилирующих листьев (например, вишня, рис. 112, поз. 5), или одиночный цветок; в последнем случае почку называют бутонем.

Довольно часто наружные листья почки представляют собой специализированные почечные чешуи, выполняющие защитную функцию и предохраняющие меристематические части почки от высыхания. Иногда пишут, что чешуи защищают внутренние части почки и от холода, но это неверно: в почке нет того внутреннего запаса тепла, который могли бы сохранить многослойные покровы. Экспериментально было показано, что температура зимой внутри почки яблони отличается от наружной не

Рис. 112. Строение закрытых почек:

1 — дуб, общий вид и продольный разрез; 2 — то же у бузины; 3 — липа, общий вид и поперечный разрез; 4 — копытень, общий вид растения (а), зимующая почка (б) и развернутые части почки (в); 5 — вишня, продольный разрез; 6 — ясень, общий вид и продольный разрез; 7 — черемуха; 8 — тополь, общий вид и поперечный разрез; 9 — бук; 10 — грушанка; 1, 3, 6 — вегетативные почки; 2, 4 — вегетативно-генеративные почки; 5 — генеративная почка; ПЧ — почечные чешуи; Л — зачатки листьев; Цв — зачаток цветка

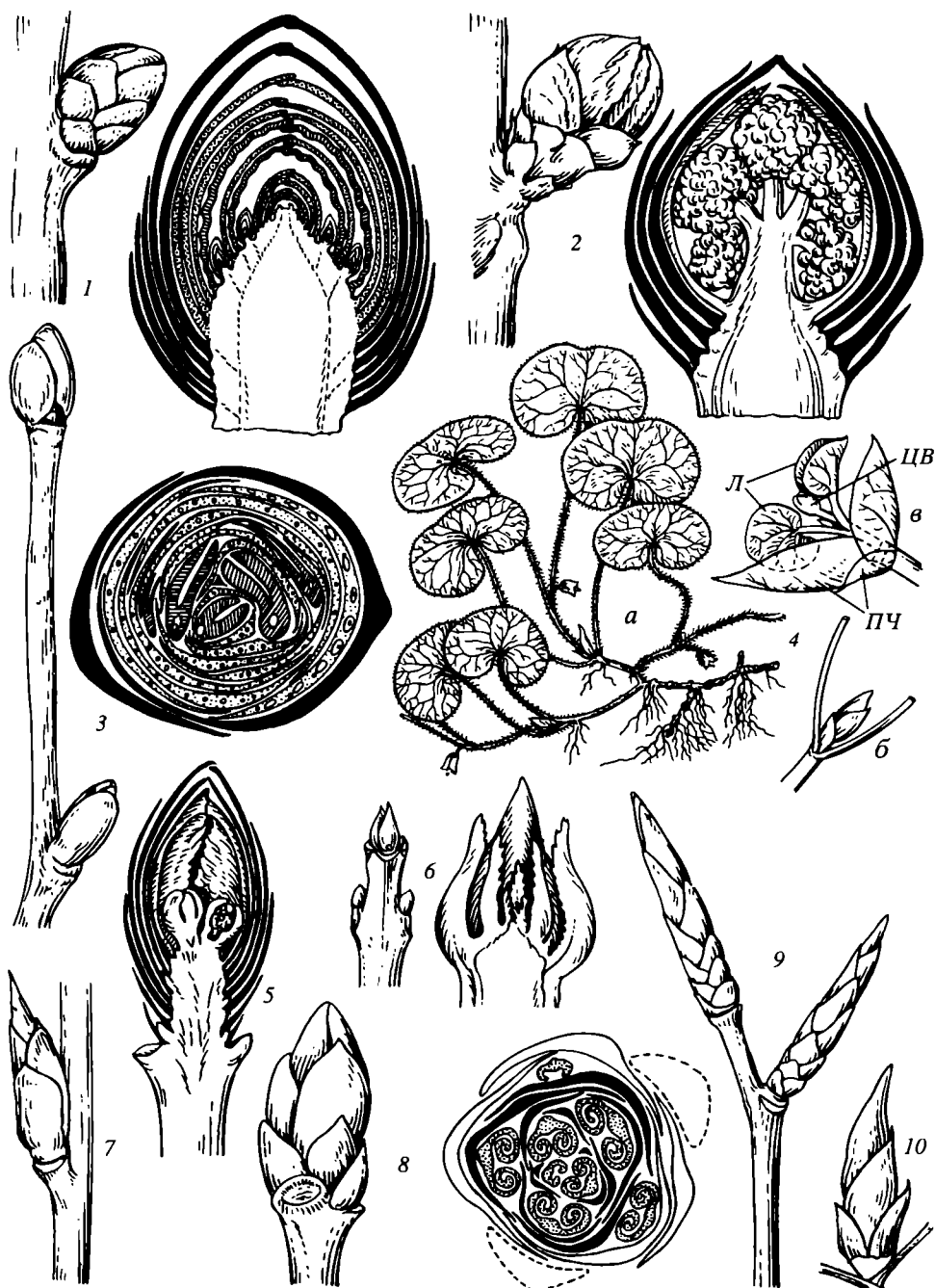




Рис. 113. Строение открытых почек:

1 – зимующие почки калины-гордовины; 2 – береза, кончик растущего побега (а) и его верхушечная почка (б); 3 – клевер, верхушка побега (а) и схема внутреннего строения почки (б); 4 – побег злака; 5 – схема продольного разреза его верхушечной почки, вегетативной (а) и вегетативно-генеративной (б)

более чем на  $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$  (ночью температура внутри почки ниже, чем днем). Однако чешуи смягчают вредное влияние резких перепадов температур, особенно рано весной. Почки имеющие защитные чешуи, называют *закрытыми* (см. рис. 112), в отличие от *открытых*, или *голых*, лишенных таких чешуй (рис. 113). Хорошими примерами закрытых почек могут служить зимующие почки деревьев и кустарников (дуб, береза, липа, лещина, ольха, бузина, ива и др.) и некоторых многолетних трав (грушанка, копытень и др., см. рис. 112, поз. 4, 10). Число почечных чешуй у разных видов различно: иногда их свыше 20 (дуб), иногда всего 2 (ива) или даже одна (почки некоторых однодольных).

Многие многолетние и однолетние травы (рис. 113, поз. 3–5) имеют открытые почки (живучка, кошачья лапка, пикульник или зябра и др.). У деревьев и кустарников с закрытыми зимующими почками весной и в начале лета на верхушках растущих побегов можно также видеть открытые почки (рис. 113, поз. 2).

Открытые почки (без специальных чешуй) свойственны также многим (но далеко не всем, как иногда думают) древесным породам влажных тропиков и субтропиков (в частности, цитрусовым). В наших широтах открытые почки имеют немногие древесные растения (крушина, калина-городовина, рис. 113, поз. 1).

Конус нарастания и самые молодые листовые зачатки в открытых почках, конечно, не «открыты» в буквальном смысле: они окружены, а часто и плотно закрыты частями взрослых листьев. Так, у клевера каждый последующий зачаток листа полностью одет прилистниками предыдущего листа (рис. 113, поз. 3). У растущего побега березы прилистники плотно окутывают не развернувшуюся еще пластинку «своего» листа (рис. 113, поз. 2). У злаков верхушечная почка растущего побега заключена в трубку из влагалищ одного или нескольких взрослых листьев (рис. 113, поз. 4, 5).

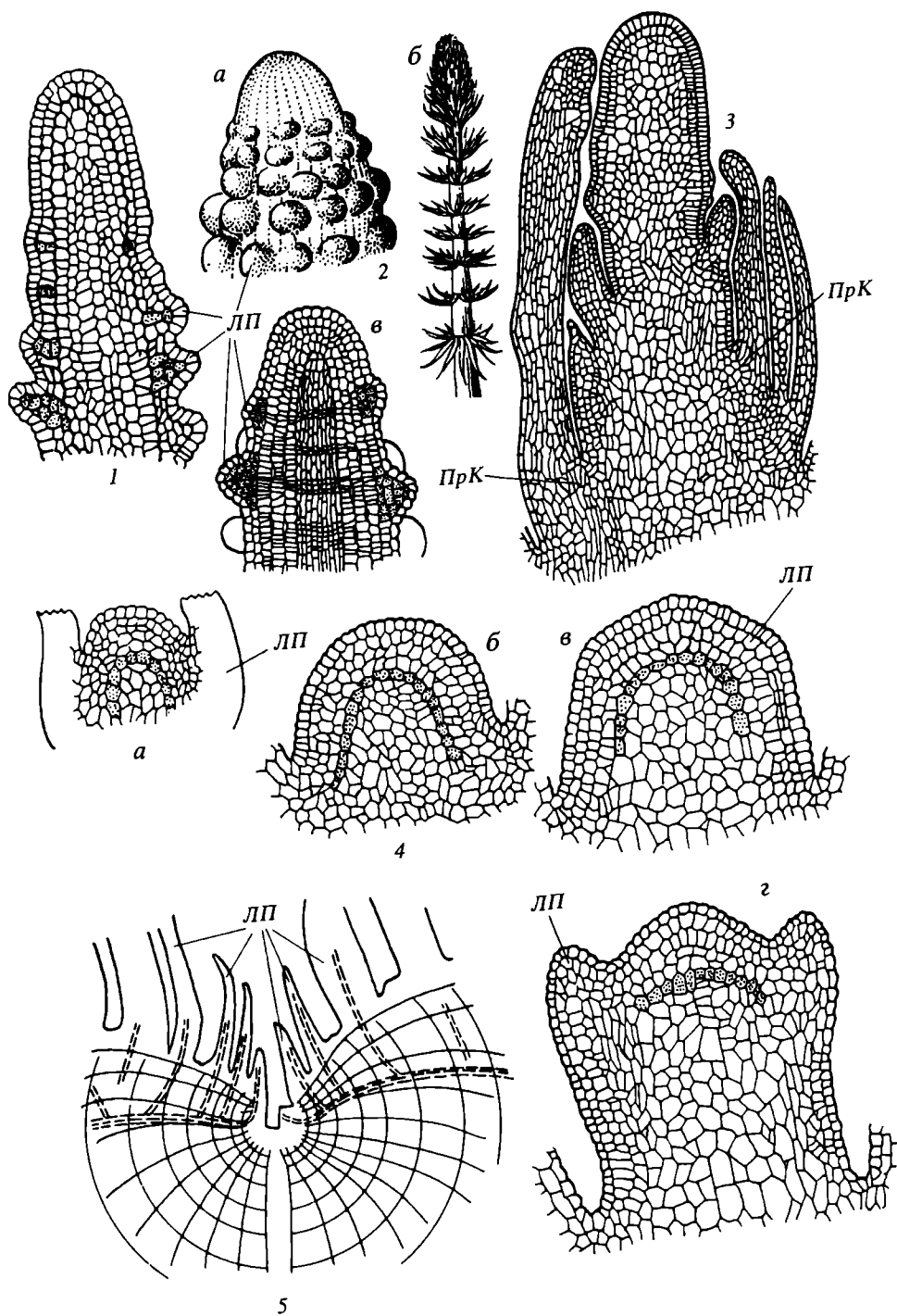
### 3.3.1.2 Строение и деятельность меристематической верхушки побега

**Апекс побега.** <sup>\*</sup>Внутри почки заключена меристематическая верхушка побега – его апекс. Апекс представляет собой активно работающий ростовой центр, который обеспечивает формирование всех органов и первичных тканей побега – его *органогенез* и *гистогенез*. Источником постоянного самообновления апекса являются *инициальные клетки* апикальной меристемы, сосредоточенные на кончике апекса.

Вегетативный апекс побега, в отличие от всегда гладкого апекса корня, регулярно формирует на поверхности (экзогенно) выступы – бугорки или валики, представляющие собой *зачатки листьев*, так называемые *листовые примордии* (лат. *primordialis* – первоначальный, рис. 114). Они появляются в *акропетальной последовательности*, снизу вверх. Гладким остается лишь самый кончик, *дистальная часть* (лат. *distalis* – наиболее удаленный от центра) апекса, которую называют *конусом нарастания* побега. Однако форма гладкой части апекса у разных растений очень сильно варьирует. «Конус» (вернее, по очертанию параболоид) может быть узким и высоким (элодея, водяная сосенка, злаки, хвойные, рис. 114, поз. 1–3) или довольно низким, полушаровидным (зверобой, рис. 114, поз. 4), а иногда апекс совсем плоский (ситник, желтая кубышка, дримис) или даже вогнутый, как у подорожника и некоторых других розеточных растений (рис. 114, поз. 5), так что традиционное название «конус» нарастания в таких случаях едва ли применимо. Средние диаметры апексов на уровне самого молодого листового зачатка – 100–500 мкм.

Меристематический апекс побега – структура динамическая, постоянно изменяющая форму и размеры. Живой апекс лучше всего рассматривать целиком, объемно, в падающем свете под бинокулярным микроскопом (рис. 114, поз. 2). Анатомический срез через апекс дает неполное представление об этом важнейшем центре роста и





формообразования, фиксируя лишь расположение слоев клеток в одной тонкой пластинке, вырезанной из апекса.

Изменения, происходящие в апексе, в первую очередь связаны с заложением листовых примордиев и образованием узлов, т.е. с вычленением последовательных метамеров побега. Этот процесс протекает ритмично. В результате вычленения очередного метамера объем оставшейся дистальной части апекса уменьшается, иногда очень резко. Это зависит от соотношения величины заложившегося зачатка и самого апекса, т.е. от того, какую часть конуса нарастания «отрезает» листовая зачаток вместе со своим узлом. Чтобы заложился следующий метамер, объем апекса должен увеличиться до определенного предела. Для этого нужен известный промежуток времени, называемый *пластохроном* (греч. *plasto* — лепить, формировать; *chronos* — время). Таким образом, пластохрон — это *отрезок времени* между вычленением на апексе двух последовательных метамеров побега. Пластохронные изменения формы апекса показаны на рис. 114, поз. 4.

Швейцарский ботаник О. Шюепп, много сделавший для изучения ритмической деятельности апекса побега, остроумно сравнил процесс регулярного вычленения листовых зачатков на апексе с ритмичным падением капель воды из неплотно прикрытого крана, когда капля в течение определенного промежутка времени оформляется, а затем отрывается.

Продолжительность пластохрона у разных растений, у одного и того же растения в разных условиях и даже у одного и того же побега в разные периоды его роста может быть неодинаковой. Например, в период активного весенне-летнего роста побегов у лещины, березы, дуба пластохрон равен 2–3 суткам, у клена остролистного — 12 суткам, у ели — 4,5 ч (т.е. каждые 4,5 ч на конусе нарастания в почке ели появляется новый зачаток хвоинки). Чем мельче листовые зачатки (и чем меньшую часть общей меристемы апекса они «захватывают»), тем меньше времени требуется на восстановление апекса, тем короче пластохроны; наоборот, при очень крупных листовых зачатках времени на формирование нового метамера нужно больше. У одного и того же побега при благоприятных для роста внешних условиях пластохроны короче; при неблагоприятных — длиннее.

Полное или почти полное прекращение делений клеток и органообразовательных процессов в апексе может быть связано с *сезонной ритмичностью* роста побегов.

Кроме ритмических пластохронных изменений, верхушка побега испытывает изменения возрастные, онтогенетические, которые накладываются на пластохронные. В течение вегетативной фазы жизни побега общие размеры апекса сначала постепенно увеличиваются (рост усиления), а затем, если данный побег до конца жизни остается вегетативным, могут снова уменьшаться, что будет свидетельствовать о старении

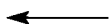


Рис. 114. Форма вегетативных апексов побегов:

1 — элоден; 2 — водяной сосенки (*а* — вычлененный апекс; *б* — верхушка побега; *в* — его продольный разрез); 3 — пырея; 4 — зверобоя (*а-г* — пластохронные изменения); 5 — подорожника; ЛЛП — листовые примордии; Прк — первые тяжи прокамбия

этого апекса. Если побег со временем переходит в репродуктивную (генеративную) фазу, в деятельности верхушки наступают очень резкие изменения, обусловленные рядом биохимических и физиологических процессов. Форма апекса меняется, он вытягивается или, наоборот, становится широким, уплощенным, и вместо листовых зачатков на нем начинают формироваться зачатки частей верхушечного цветка или зачатки отдельных цветков соцветия (рис. 115). Это уже не вегетативный, а флоральный (лат. *flos, flores* – цветок) апекс. Таким образом, апикальная меристема является тем местом, где происходят важнейшие физиологические процессы, ведущие к образованию органов полового воспроизведения – конечному этапу развития побега.

**Гистологическое строение верхушки побега.** У большинства высших споровых растений на верхушке апекса в поверхностном слое имеется *одна инициальная клетка* или *небольшая группа клеток*. Единственная инициальная клетка обычно выделяется среди остальных более крупными размерами и имеет тетраэдрическую (рис. 116, поз. 1) или двугранную (рис. 116, поз. 2) форму. Делясь попеременно параллельно своим граням, инициальная клетка отчленяет производные, строящие остальную часть апекса, участвующие в формировании листовых зачатков и постепенно, после ряда делений, дифференцирующиеся в первичные ткани побега.

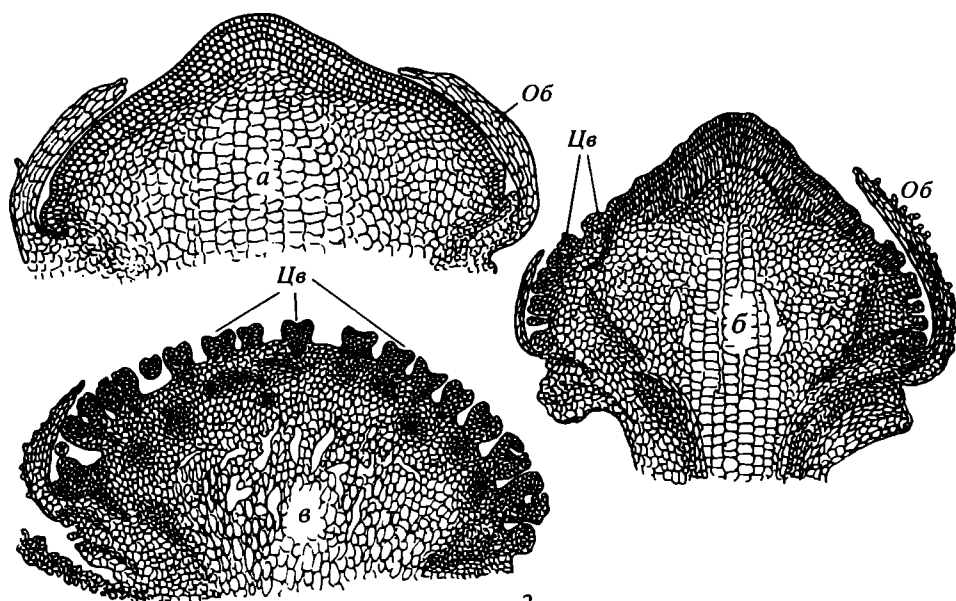
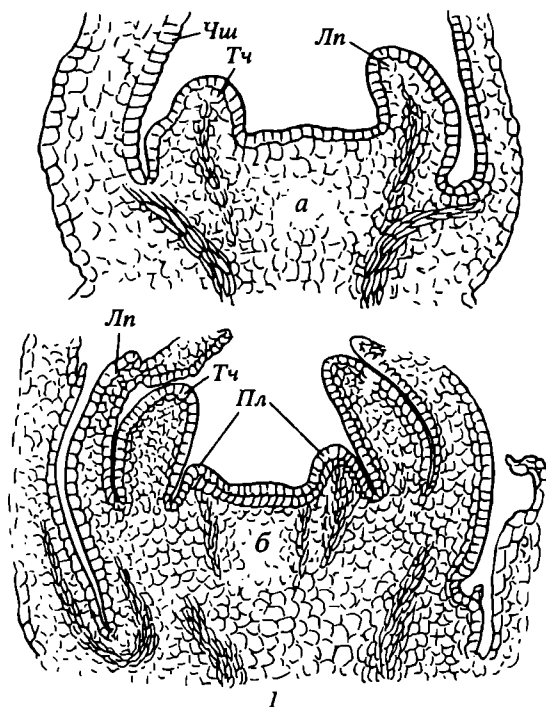
У семенных растений апекс побега представлен, как правило, довольно большим *многоклеточным массивом меристемы*. Эти клетки неоднородны и по размерам, и по форме, и по темпу и направлению делений, и по дальнейшей судьбе.

У голосеменных (рис. 116, поз. 3) группа инициалей, расположенная на верхушке, состоит уже не только из поверхностных, но и из глубже лежащих клеток. В результате их разнонаправленного деления апекс приобретает *зональную структуру*. На его дистальной части возникает поверхностный слой, в котором клетки делятся довольно быстро и преимущественно перпендикулярно поверхности апекса, т.е. *антиклинальными перегородками*. Под группой инициалей в глубине дистальной части апекса обособляется группа *центральных материнских клеток*, довольно крупных и вакуолизированных, где деления относительно редки. Ниже этой области, в центре оси, дифференцируется так называемая *стержневая* или *колончатая (сердцевинная) меристема*, клетки которой делятся поперечными перегородками, образуя вертикальные ряды вдоль оси побега. Колончатая меристема способствует удлинению междоузлий и за ее счет в дальнейшем формируется сердцевина стебля.

В области заложения очередного листового зачатка выделяется так называемая *периферическая* или *фланговая меристема*, клетки которой наиболее мелки вследствие огромной скорости делений. Деления эти и антиклинальны, и *периклинальны* (параллельны поверхности). Периферическая зона многослойна и дает начало не только листовому бугорку, но и всем тканям оси, непосредственно связанным с листом.

Рис. 115. Флоральный апекс побега:

1 – зачаток цветка барвинка; 2 – зачаток корзинки ноготков (календулы) (а–в – этапы развития); Чш – чашелистики; Лп – лепестки венчика; Тч – тычинки; Пл – плодолистики; Цв – отдельные зачатки цветков на оси соцветия; Об – листочки обертки соцветия



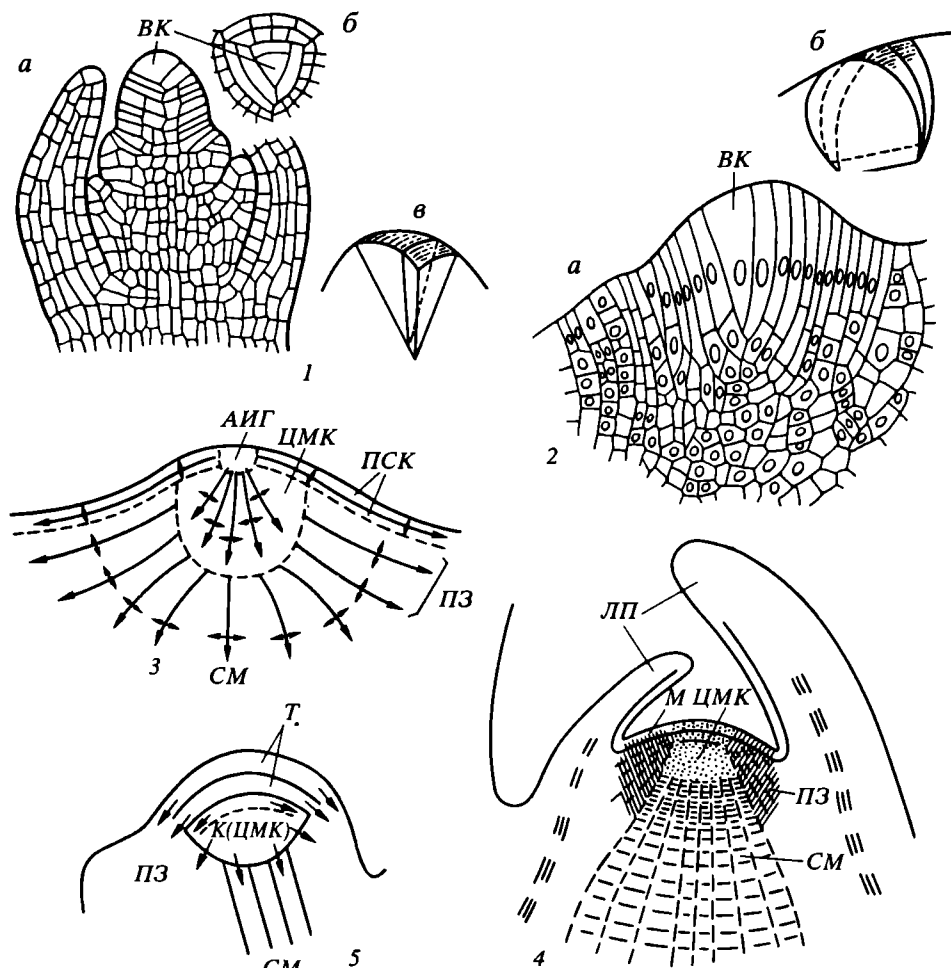


Рис. 116. Строение апексов:

1 – хвоща с верхушечной тетраэдрической клеткой (а – продольный разрез, б – вид сверху, в – способ деления верхушечной клетки); 2 – корневища папоротника-орляка с двулобной верхушечной клеткой (а – продольный разрез; б – способ деления); 3 – схема зональности в апексе голосеменного – гинкго; 4 – схема зональности в апексе цветкового растения – крестоцветного; 5 – объединенная схема зональности и туники-корпуса в апексе побега; ВК – верхушечная клетка; АИГ – апикальная группа инициалей; ЦМК – центральные материнские клетки; ПЗ – периферическая зона; СМ – стерильная меристема; ПСК – поверхностные слои клеток; Т – туника; К – корпус; М – мантия; ЛП – листовые примордии

Еще более резко выражены слоистость и первоначальная дифференциация меристемы у цветковых растений (рис. 116, поз. 4, 5). На дистальной гладкой части апекса обычно хорошо выделяются два (реже 1–4) слоя меристематических клеток, делящихся исключительно антиклинальными перегородками, причем каждый из слоев имеет собственные инициалы на верхушке. Эти слои, как бы двумя (одним, тремя, редко более) колпачками («наперстками») одевающие внутреннюю часть апекса и не дающие внутрь своих производных, а только обеспечивающие рост апекса в *поверхность*, называют *туникой* (греч. tunica — одежда). Под туникой находится *корпус* (лат. corpus — тело) со своими инициалами; в корпусе клетки делятся во всех направлениях, обеспечивая *объемный рост* апекса, однако деления эти довольно редки. Там, где должен возникнуть очередной листовый зачаток, деления клеток усиливаются, становятся преимущественно периклинальными; таким образом, границы туники и корпуса здесь стираются.

Эту область называют так же, как и у голосеменных, *периферической меристемой*, а иногда (французские ботаники) областью *инициального кольца*. Именно здесь определяется порядок заложения последовательных листовых зачатков, будущее листорасположение побега. В центре оси апекса, на уровне инициального кольца, как и у голосеменных, обособляется *стержневая меристема*, особенно хорошо выраженная у будущих удлинненных побегов и образующая сердцевину.

Изложенная концепция *цитогистологической зональности апекса побега* (сформулированная американским ботаником Э. Фостером), объединенная с так называемой «теорией туники-корпуса» (сформулированной немецким ботаником А. Шмидтом), дает представление о положении инициалей и распределении общей меристематической активности в апексе (см. рис. 116, поз. 5), показывает, как происходит органогенез, т.е. заложение листового примордия, формирование узла и будущего междоузлия. Для уточнения картины *гистогенеза*, т.е. первоначальной дифференциации первичных постоянных тканей, важно еще указать, что на уровне первых листовых бугорков самый наружный слой клеток апекса, представляющий собой прямое продолжение наружного слоя туники или его производное, становится *протодермой*, т.е. зачаточной эпидермой будущего листа и стебля. На границе возникающего листового бугорка и будущей оси побега (в пределах периферической зоны апекса) очень рано обозначаются тяжи более узких и длинных, продольно делящихся меристематических клеток — *прокамбий*, дающих начало проводящим пучкам (см. рис. 114, поз. 3, 4, 5). Прокамбий распространяется по мере дальнейшего роста в глубь растущего листового зачатка и в глубь оформляющегося стебля — оси побега, образуя основу будущей проводящей системы побега, связывающей листья и стебли.

Протодерму и прокамбий, а также находящуюся между ними *основную меристему*, дающую начало разнообразным паренхимным тканям, можно назвать *гистогенами*, т.е. специализированными меристемами, судьба которых predetermined — они порождают строго определенные типы постоянных тканей.

Клетки гистогенов в отличие от клеток эумеристемы (от греч. eu, zu — хорошо, полностью), составляющих гладкую часть апекса, более вакуолизированы, их спо-

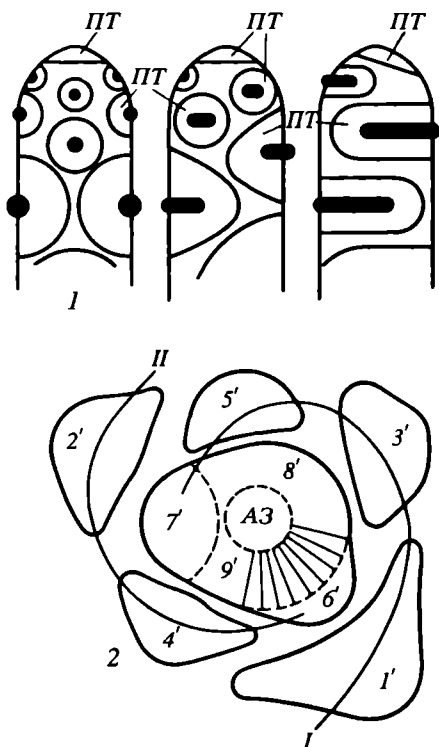


Рис. 117. Теории листорасположения:

1 – «поля торможения» (ПТ) по Уордлоу; на схеме конусов нарастания разных растений черным отмечены зачатки листьев, вокруг них и на апексе обведены ПТ; 2 – «множественные листовые спирали» (геликоиды) по Плантефоллю; I и II – две такие спирали; 2'–7' – порядок появления листьев; 8' и 9' – места будущих листовых зачатков. АЗ – апикальная зона

способность к делению более ограничена. Гистогены называют также полумеристемами, или детерминированными меристемами.

**Закономерности заложения листовых бутонов на апексах побегов.** Экспериментальные исследования показали, что место заложения каждого последующего листового зачатка на апексе определяется расположением, размерами и взаимоотношениями уже существующих зачатков.

Новый примордий – это новый центр активизации клеточных делений, который пространственно возникает «в первой свободной щели» между ранее возникшими такими же центрами. Для объяснения этих взаимоотношений предложены две теории, противоположные по оценке влияния прежних примордиев на вновь возникающий.

Наиболее широко признана сейчас «теория физиологических полей», предложенная английским ученым К. Уордлоу (1953). Сущность ее состоит в следующем.

Каждый центр активной меристематической деятельности – листовые зачатки и гладкая дистальная часть апекса – образует вокруг себя на поверхности апекса поле определенного диаметра (рис. 117, поз. 1), в пределах которого не может образоваться никакой новый ростовой центр. Таким образом, эти поля тормозят (ингибируют) возникновение новых очагов повышенной меристематической активности вблизи от уже существующих.

Природа самих ингибирующих полей еще недостаточно изучена. Неясно, действуют ли здесь химические, электрические, физиологические явления или их совокупность. Но когда поля несколько раздвигаются в результате роста апекса и его примордиев, освобождается место, не подверженное ингибирующему действию, и там сразу возникает новый центр меристематической активности, где закладывается новый примордий листа, создающий собственное поле.

Согласно другой теории, принадлежащей французскому ученому Л. Плантефоллю (1948), возникновение нового примордия в определенной позиции не связано с торможением со стороны предыдущих, а, наоборот, стимулируется ими (рис. 117, поз. 2).

Эта теория исходит из того, что на апексе прежде всего образуются *контактные парастихи* (от греч. *para* — около, рядом и *stichos* — ряд, линия) — косые ряды тесно соприкасающихся зачатков, каждый последующий из которых вплотную следует за предыдущим. Теория «множественных листовых спиралей» Плантефоля также имеет слабые места: она не объясняет природу гипотетических «генерирующих центров», которые находятся на дистальном конце каждой парастихи и контролируют ее формирование.

### 3.3.2 Лист – боковой орган побега

#### 3.3.2.1 Морфология листа

**Общая характеристика листа.** Первые листовые органы растения — семядоли — формируются в результате дифференциации меристематического тела предзародыша, еще до возникновения апекса и верхушечной почки главного побега. Все последующие листья возникают в виде экзогенных меристематических бугорков или валиков на апексе побега, сначала главного, а по мере их заложения и каждого из боковых. Будучи по происхождению боковыми органами, листья, как правило, имеют более или менее плоскую форму и дорсовентральное (лат. *dorsum* — спина и *venter* — брюхо; *dorsoventralis* — спинно-брюшной) строение, в отличие от более или менее цилиндрических и радиально-симметричных осевых органов — стебля и корня. У семенных растений листья имеют ограниченный рост в отличие от осевых органов, способных длительное время сохранять меристематическую верхушку.

Лист, как правило, не производит на себе никаких других органов. Редко на листе могут образоваться придаточные почки и придаточные корни (бегонии, бриофиллум, некоторые росянки, см. далее подразд. 4.1.3, рис. 231), но непосредственно на листе новый лист обычно не образуется (исключения крайне редки, например, у некоторых геснериевых). Сам же лист всегда располагается на оси побега — стебле.

Плоская пластинчатая форма листа создает наибольшую поверхность на единицу объема тканей, что наилучшим образом способствует выполнению основной функции типичного зеленого листа — воздушного питания или фотосинтеза. Вторая важнейшая функция листа — транспирация (регулируемое испарение). Анатомическое строение листа хорошо приспособлено к выполнению этих функций.

Плоская форма делает лист *бифациальным* (лат. *bis* — два и *facies* — внешность; *bifacialis* — двусторонний, с двумя поверхностями). А так как побег имеет строго определенные морфологические верхушку и основание, то можно говорить о верхней и нижней сторонах листа, имея в виду ориентацию этих сторон по отношению к верхушке побега. Верхнюю сторону листа называют еще внутренней, брюшной или *адаксиальной*, а нижнюю — наружной, спинной или *абаксиальной* (лат. *ad* — к; *ab* — от и *axis* — ось; *adaxialis* — обращенный к оси; *abaxialis* — обращенный от оси). Это связано с положением листового зачатка в почке, когда он сначала растет, загибаясь над



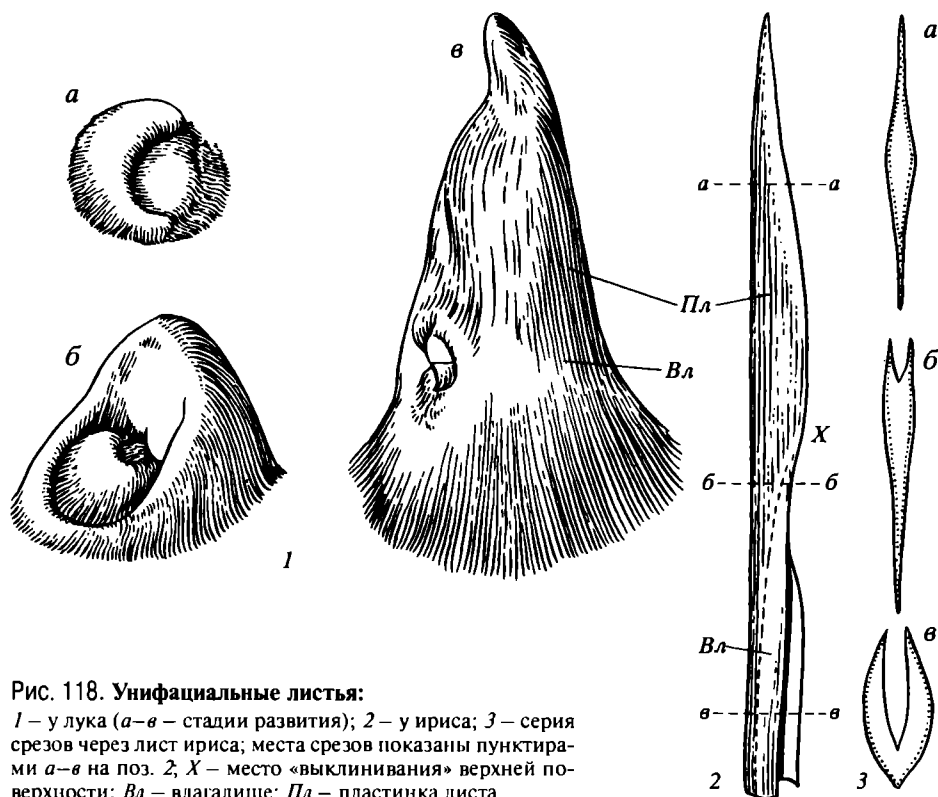


Рис. 118. Унифациальные листья:

1 — у лука (а–в — стадии развития); 2 — у ириса; 3 — серия срезов через лист ириса; места срезов показаны пунктирами а–в на поз. 2; Х — место «выклинивания» верхней поверхности; Вл — влагалище; Пл — пластинка листа

верхушкой апекса (см. рис. 111). И действительно, будущая верхняя сторона прилегает к оси, а будущая нижняя обращена наружу.

Дорсовентральность листа заключается в том, что у него, как правило, верхняя и нижняя стороны достаточно резко различаются по анатомическому строению (см. подразд. 3.3.2.3), по характеру жилок (они на нижней стороне выпуклые), по опушению, даже по окраске (нижняя сторона часто бывает более бледной и тусклой, чем верхняя, а иногда окрашена в красный или фиолетовый цвет антоцианом).

Впрочем, встречаются отклонения от типичной дорсовентральной симметрии листа, иногда связанные с потерей плоской формы. У некоторых растений-ксерофитов (см. подразд. 5.2) листья *эквифациальные*, т.е. с обеих сторон имеют однотипные эпидерму и мезофилл. У некоторых суккулентов (растений с сочными листьями, например очиток едки й) листья цилиндрические по форме, с радиальной симметрией. У ряда однодольных образуются так называемые *унифациальные* (лат. *aeque* — равно, одинаково и *unicus* — единственный; *aequifacialis* — равносторонний; *unifacialis* — односторонний, с одной поверхностью) листья, в сечении круглые (как у лука, рис. 118, поз. 1) или уплощенные, но не в спинно-брюшной плоскости, а с боков (как у ириса,

рис. 118, поз. 2). Изучение онтогенеза таких листьев и сравнение серии поперечных срезов через взрослый лист от основания до его верхушки (рис. 118, поз. 3) показывают, что здесь имеет место своеобразное «выклинивание» верхней поверхности листа по направлению от его основания (влагалища) к пластинке; вся поверхность последней соответствует лишь нижней стороне.

Обычно унифациальные листья ориентированы не горизонтально, а вертикально и приспособлены к жизни в условиях прямого солнечного освещения.

Ограниченность роста листа связана прежде всего с тем, что у семенных растений он очень скоро теряет способность к верхушечному нарастанию и не сохраняет собственного меристематического апекса (см. подразд. 3.3.2.4). Кроме того, рост листа, идущий обычно за счет краевой и плоскостной вставочных меристем, ограничен во времени. Достигнув определенных размеров, лист затем до конца жизни остается без изменений.

Исключения из этого правила среди семенных растений очень редки. В течение всей жизни растут вставочно собственными основаниями листья своеобразного африканского голосеменного растения — вельвичии удивительной. Длительный верхушечный рост характерен для перистых листьев папоротника, называемых вайями. Молодые вайи закручены «улиткой», внутри которой довольно долго функционирует верхушечная меристема.

**Морфологическое расчленение листа.** Основная часть типичного взрослого зеленого листа — *листовая пластинка*, к которой и относятся приведенные выше отличительные характеристики листа — плоская форма, дорсовентральность, ограниченный рост и т.д. Нижнюю часть листа, сочлененную со стеблем и иногда нерезко от него отграниченную, называют *основанием листа* (или листовым подножием). Довольно часто между основанием и пластинкой формируется стеблеподобный цилиндрический или полукруглый в сечении *черешок листа* (рис. 119, поз. 1). Он может быть относительно очень длинным (например, у осины) или очень коротким (как у ивы). Листья, имеющие черешок, называют *черешковыми*, в отличие от *сидячих*, где черешка нет и пластинка переходит непосредственно в основание (как у злаков, рис. 119, поз. 2, 4).

Роль черешка, кроме опорной и проводящей, состоит в том, что он долго сохраняет способность к вставочному росту и может регулировать положение пластинки, изгибаясь по направлению к свету.

Основание листа принимает различную форму. Иногда оно почти незаметно или имеет вид небольшого утолщения (листовая подушечка), например у кислицы (рис. 119, поз. 3). Часто основание сильно разрастается в ширину и длину, охватывая узел целиком и образуя трубку, называемую *влагалищем листа*. Образование влагалища особенно характерно для однодольных, в частности для злаков, а из двудольных — для зонтичных (см. рис. 119, поз. 4).

Влагалища защищают стебель и почки. Влагалищем верхнего из развернувшихся листьев на побеге окружена верхушечная почка этого побега, содержащая новые листовые зачатки и нередко зачаточное соцветие. Влагалища всех листьев надежно прикрывают и пазушные почки, сидящие над узлами.

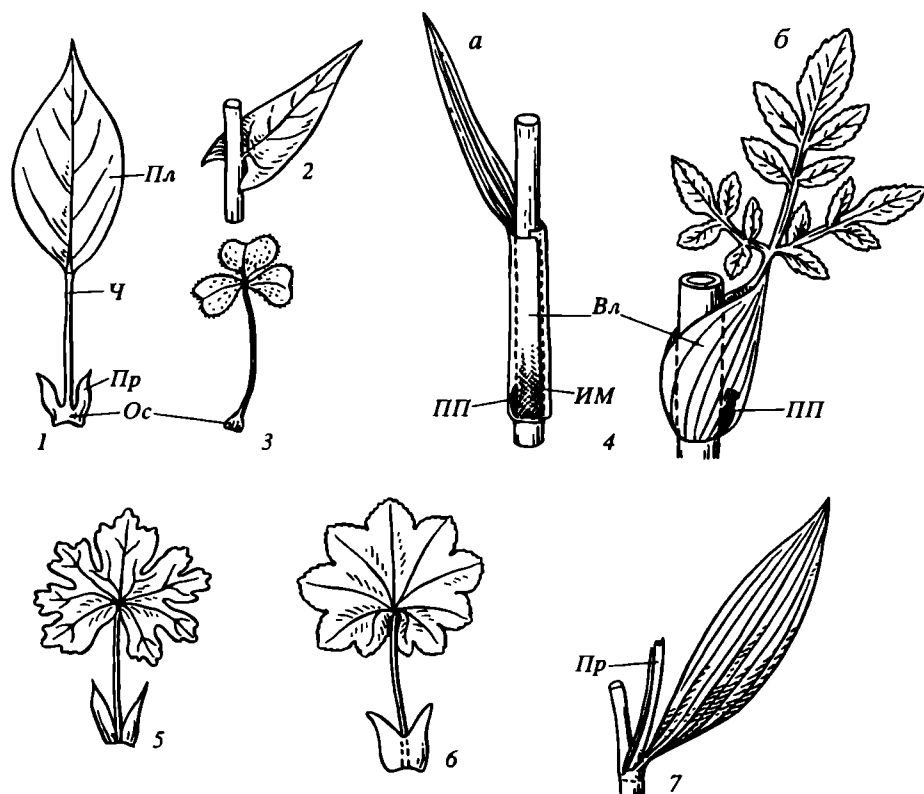


Рис. 119. Части листа (схемы):

1 – черешковый; 2 – сидячий; 3 – с подушкой в основании; 4 – с влагалищем; 5 – со свободными прилистниками; 6 – с приросшими прилистниками; 7 – с пазушными прилистниками; Пл – пластинка; Ос – основание; Вл – влагалище; Пр – прилистники; Ч – черешок; ПП – пазушная почка; ИМ – интеркалярная меристема

Условия темной и влажной замкнутой камеры внутри трубчатого влагалища способствуют длительному сохранению интеркалярной меристемы стебля в нижней части междоузлия, над узлом. В то же время механические ткани, хорошо развитые во влагалище листа, делают его опорным органом для стебля, весьма нежного и слабого в зонах вставочной меристемы. Всем известно, что, если снять трубку листового влагалища с молодого растущего стебля ржи, овса, тимофеевки или любого другого злака, стебель сразу же перегибается и повисает, лишенный опоры в слабом месте. Зеленая окраска влагалища свидетельствует о способности составляющих его клеток участвовать в фотосинтезе, однако нередко влагалища бывают прозрачными, пленчатыми или бурными, кожистыми (например, у осок).

Часто основание листа дает парные боковые выросты – *прилистники*. Форма и размеры прилистников, равно как и их функции, различны у разных растений. При-

листники бывают свободными или «приросшими» к черешку (см. рис. 119, поз. 5, 6); они могут смещаться на внутреннюю сторону листа, и тогда их называют пазушными (например, у рдестов, рис. 119, поз. 7).

Чаще всего прилистники в процессе морфогенеза листа (см. подразд. 3.3.2.4) разрастаются раньше пластинки, имеют вид пленчатых чешуевидных образований и играют защитную роль, составляя главную часть почечных покровов. При этом они недолговечны и опадают при разворачивании почек, так что на взрослом побеге у вполне выросших листьев мы прилистников не обнаруживаем (например, у березы, дуба, липы, черемухи и многих других деревьев и кустарников, рис. 120, поз. 1–3). В других случаях прилистники не опадают, но подсыхают после разворачивания листьев (например, у клевера, земляники, рис. 120, поз. 4).

Иногда прилистники имеют зеленую окраску (рис. 120, поз. 5–7) и функционируют наравне с пластинкой (или пластинками) листа как фотосинтезирующие органы. Особенно наглядно это выражено у многих розоцветных и бобовых, в частности у гороха (рис. 120, поз. 5), размеры зеленых прилистников которого превышают размеры листочков сложного листа. У некоторых видов чины (*Lathyrus*) из бобовых пластинка листа редуцируется полностью, и единственными ассимилирующими частями листа остаются прилистники (рис. 120, поз. 6).

Иногда основание листа формирует так называемый *раструб*, который можно расценивать либо как вырост влагалища, либо как результат слияния двух пазушных прилистников. Раструб очень характерен для всех видов семейства гречишных, например для шавеля (рис. 120, поз. 8).

**Простые и сложные листья.** Главная часть ассимилирующего листа – его *пластинка*. Если у листа одна пластинка, его называют *простым*. Но бывают случаи, когда на одном черешке с общим основанием (влагалищем, прилистниками) располагаются две, три или несколько обособленных пластинок, иногда даже с собственными черешочками. Такие листья называют *сложными*, а отдельные их пластинки носят название *листочков сложного листа*. Общую ось сложного листа, несущую листочки, называют *рахисом* (греч. *rachis* – позвоночник). В зависимости от расположения листочков на рахисе различают *перисто-* и *пальчатосложные* листья (рис. 121). Частный случай сложного листа – *тройчатый*, с тремя пластинками (как у земляники (см. рис. 120, поз. 4), кислицы (см. рис. 119, поз. 3), клевера, рис. 121, поз. 3).

Процесс формирования сложного листа напоминает ветвление, которое может идти до второго-третьего порядка, и тогда образуются, листья дважды- и триждыперистосложные, многократно тройчатые (рис. 121, поз. 4) и т.д.

**Форма и размеры листьев.** Форма пластинок простых листьев и листочков сложных листьев во взрослом состоянии очень разнообразна. По форме листьев можно различать разные роды и виды растений в природе.

Придя в лес, мы прежде всего по общеизвестной форме листьев распознаем растущие там деревья и кустарники. Травянистые растения значительно труднее узнать по листьям в вегетативном состоянии, но и среди трав средней полосы есть много



Рис. 120. Листья с прилистниками и другими выростами основания:

1 — дуб; 2 — липа; 3 — черемуха; 4 — земляника; 5 — горох; 6 — чина;  
7 — полынь-чернобыльник; 8 — гречишка; P — раструб; Y — «ушки»

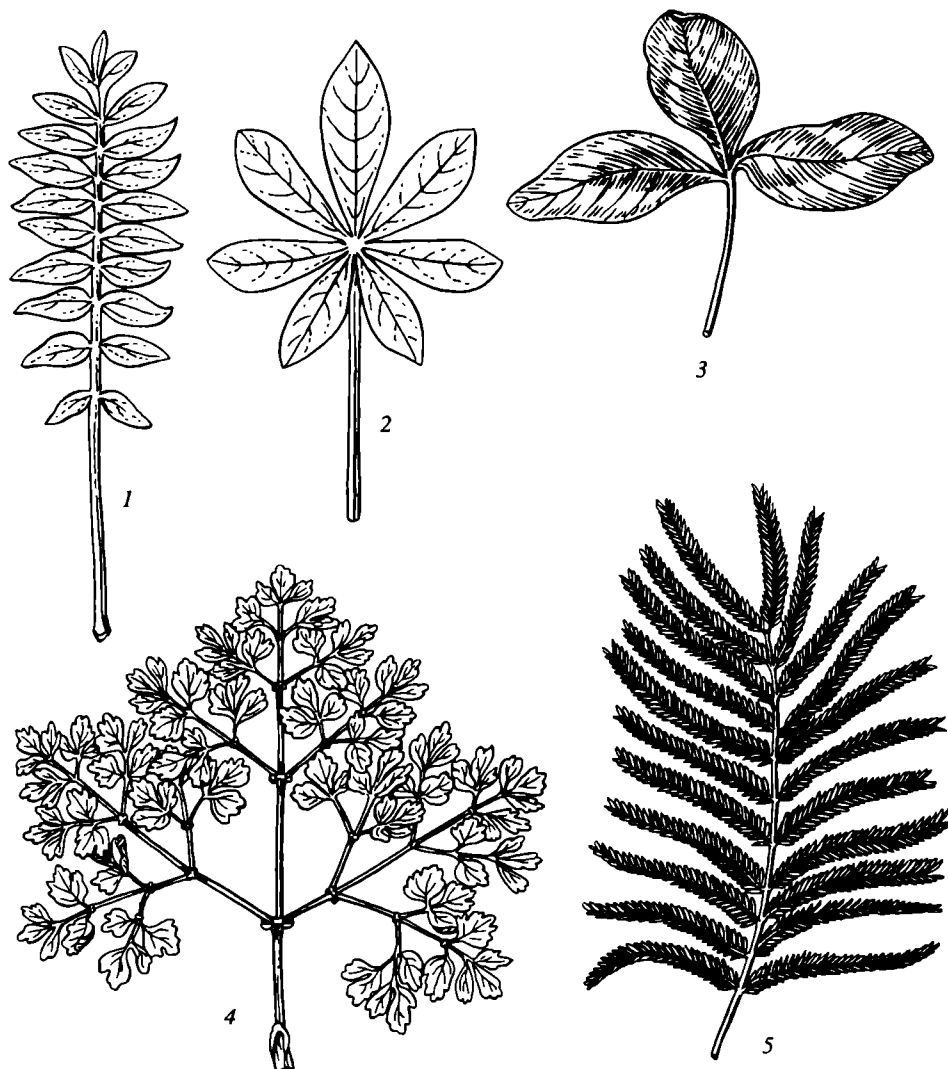


Рис. 121. Сложные листья:

1 – перистый; 2 – пальчатый; 3 – тройчатый; 4 – многократно тройчатый; 5 – двоякоперистый

таких, которые узнает по листьям каждый школьник: ландыш, кислица, клевер, манжетка, подорожник и т.д.

Пластинка листа или листочка может быть *цельной* или *расчлененной* более или менее глубокими выемками на *лопасти*, *доли* или сегменты, располагающиеся при этом *перисто* или *пальчато*. Получаются перисто- и пальчато-лопастные, перисто- и паль-

Типы листьев		Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (менее чем до половины ширины полуластинки)			
	Раздельный (глубже половины ширины полуластинки)			
	Расчлененный (до основания)			
	Сложные листья (листочки на черешочках с сочленениями)			

Рис. 122. Типы сложных листьев и расчленения пластинок простых листьев

чато-раздельные и перисто- и пальчато-расчлененные листья (рис. 122). Терминология, применяемая при описании пластинок по их общему очертанию, представлена на обобщенной схеме (рис.123).

Один из важных описательных признаков листа – характер жилкования (рис.124). Следует заметить, что форма листьев – не только наследственный признак того или иного вида растения или целой систематической группы; она отражает связь с условиями обитания, типичными для этих видов и групп. Даже размеры листовых пластинок свидетельствуют об экологических особенностях растений. Обычно наиболее

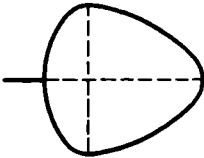
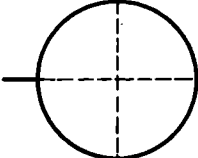
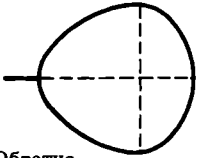
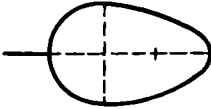
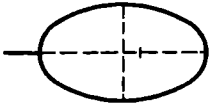
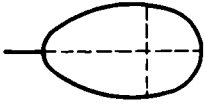

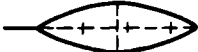
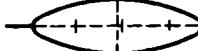
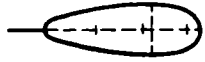
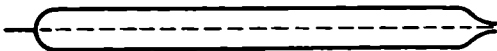
Определяющие признаки	Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа	Наибольшая ширина находится посередине листа	Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1,5–2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

Рис. 123. Обобщающая схема форм листовых пластинок

крупные листья бывают у растений, живущих в условиях весьма благоприятных по всем показателям: температуре, влажности воздуха и почвы, богатству почвы питательными веществами и умеренной освещенности.

Все это в максимальной степени представлено у растений нижних ярусов и опушек влажных тропических лесов. Именно там обитают самые крупнолистные растения (древовидные папоротники, пальмы, бананы), крупнолистные, но относительно невысокие деревья (дынное, какао и т.д.). Очень крупны также плавающие листья некоторых водных растений: кувшинок, лотосов. Самые крупные по размеру – листья



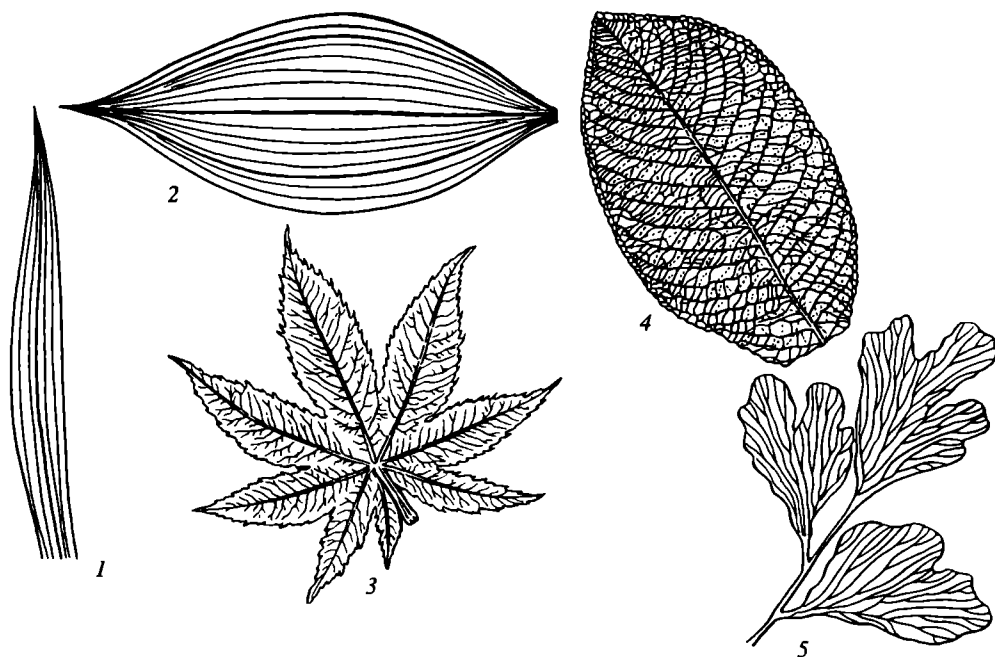


Рис. 124. Типы жилкования:

1 – параллельное; 2 – дуговидное; 3 – сетчатое с пальчатым расположением основных жилок; 4 – сетчатое с перистым расположением основных жилок; 5 – дихотомическое

известной амазонской кувшинки виктории (*Victoria regia*) с пластинкой диаметром до 2 м.

Во флоре лесной умеренной зоны относительно самые крупные крупные листья у некоторых деревьев и кустарников лиственных лесов, которые так и называют в геоботанике — *широколиственными* (дубовые, грабовые, буковые, липовые, кленовые, ясеневые, ореховые леса), а также у лесных трав, которые именуют *широкотравьем* (медунца, копытень, сныть и т.д.). У этих крупнолистных растений количественно преобладают листья цельные или слабо расчлененные (а если сложные, то с крупными листочками), по очертанию они округлые, почковидные, овальные, широкояйцевидные, часто с сердцевидной выемкой в нижней части пластинки. Листья растений, выросших в условиях прямого и сильного освещения, обычно гораздо более мелкие и узкие по сравнению с родственными видами более тенистых и влажных местообитаний. На среднерусских лугах и в степях преобладают травы с листьями линейными, ланцетными, а также сильно рассеченными.

## 3.3.2.2 Листорасположение

**Основные понятия.** Листорасположение, или *филлотаксис* (греч. *phyllon* – лист и *taxis* – расположение, порядок), – порядок размещения листьев на оси побега, отражающий его радиальную симметрию. Различают несколько основных вариантов листорасположения (рис. 125, 126).

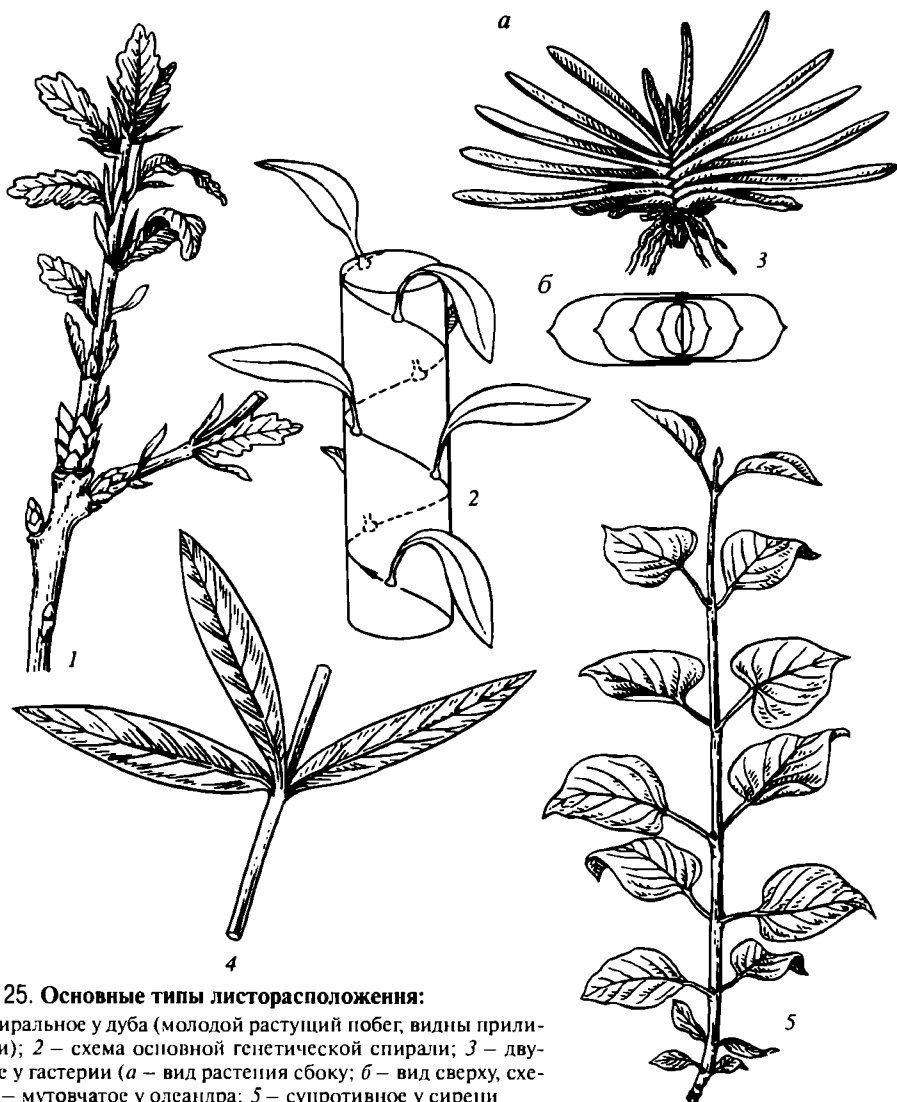
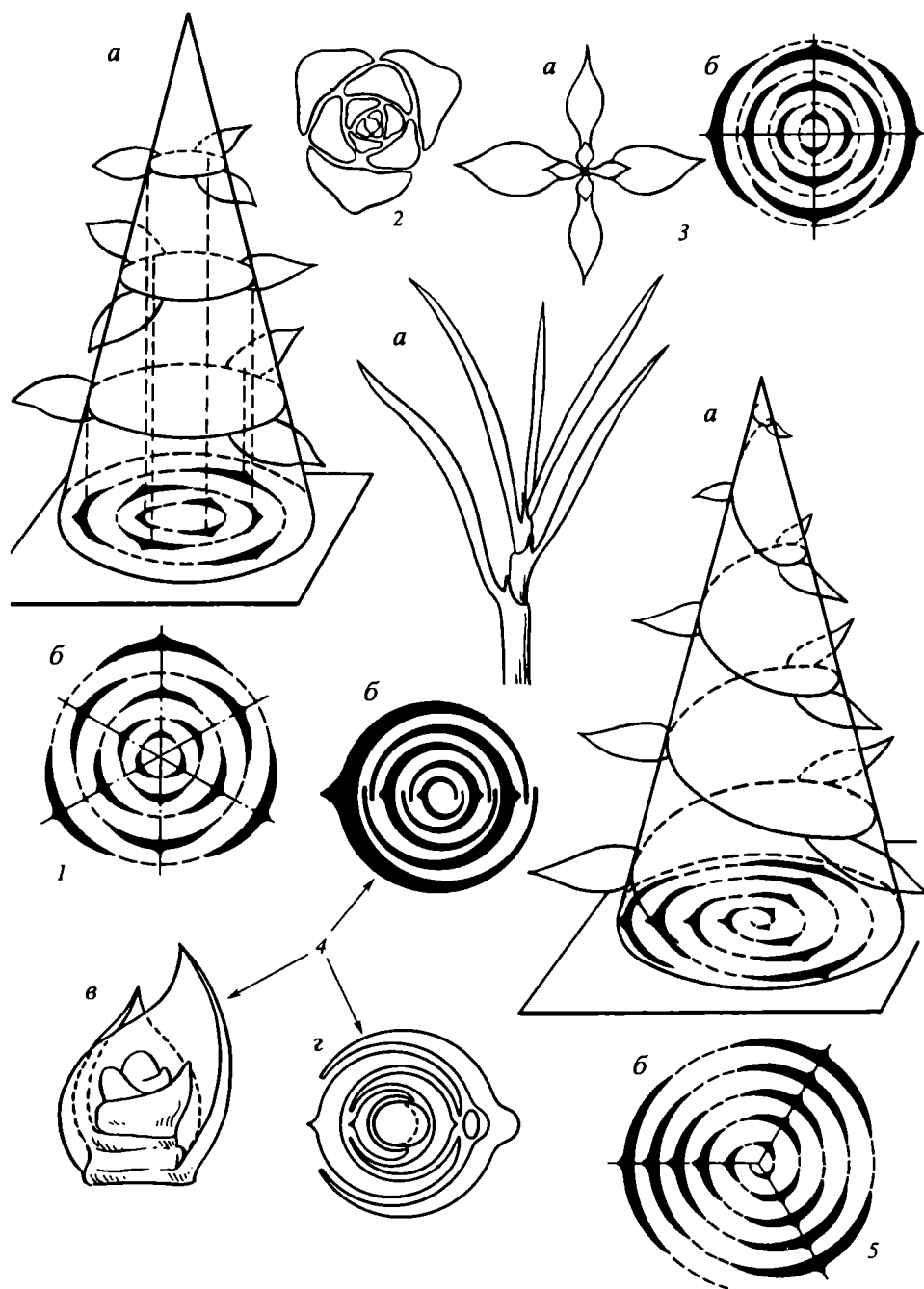


Рис. 125. Основные типы листорасположения:

1 – спиральное у дуба (молодой растущий побег, видны прилистники); 2 – схема основной генетической спирали; 3 – дву-  
 рядное у гастерии (а – вид растения сбоку; б – вид сверху, схе-  
 ма); 4 – мутовчатое у олеандра; 5 – супротивное у сирени



1. *Спиральное, или рассеянное, листорасположение* (иначе еще называемое *очередным*) наблюдается, когда на каждом узле расположен один лист и основания последовательных листьев можно соединить условной спиральной линией, растянутой вдоль удлинённого стебля или почти плоскостной на широком укороченном стебле (рис. 125, поз. 2; 126, поз. 5). Эту линию называют *основной генетической спиралью*, так как она отражает последовательность заложения листьев, их *генезис*.

2. *Двурядное листорасположение*, которое можно рассматривать как *частный случай спирального*, отражает так называемую маятниковую симметрию деятельности апекса. При этом на каждом узле находится один лист, охватывающий широким основанием всю или почти всю окружность оси. Средние линии (медианы) всех листьев лежат в одной вертикальной плоскости (рис. 125, поз. 3; 126, поз. 4).

3. *Мутовчатое листорасположение* возникает, если на одном уровне закладывается несколько листовых примордиев, образующих общий узел. Нередко при более детальном изучении выясняется, что каждый лист мутовки имеет собственный узел, но они очень сближены (рис. 125, поз. 4; 126, поз. 1).

4. *Супротивное листорасположение* — частный случай мутовчатого, когда на одном узле образуются два листа, точно друг против друга, так что их медианы лежат в одной вертикальной плоскости; чаще всего (хотя и не всегда) такое листорасположение бывает накрест супротивным (рис. 125, поз. 5; 126, поз. 3), т.е. плоскости медиан соседних пар листьев взаимно перпендикулярны.

Порядок заложения листовых примордиев на апексе побега *наследственный признак* каждого вида, иногда характерный для рода и даже целого семейства растений; он зависит от генетических факторов. Листорасположение взрослого побега определяется в первую очередь именно этим порядком заложения, т.е. внутренними причинами. Но, кроме того, в процессе разворачивания побега из почки и его дальнейшего роста на расположение листьев могут оказывать влияние внешние факторы, прежде всего условия освещения, а также сила тяжести, направление действия которой зависит от направления роста самого побега. Таким образом, окончательная картина листорасположения может сильно отличаться от первоначальной и обычно приобретает ярко выраженный приспособительный характер. Листья располагаются так, что их пластинки оказываются в наиболее благоприятных в каждом конкретном случае условиях освещения.

**Диаграммы листорасположения.** Для удобства сравнения и выявления закономерностей разных типов листорасположения обычно пользуются так называемыми *диаграммами* — условными чертежами, изображающими проекцию всех узлов побега с их листьями на горизонтальную плоскость (рис. 126). При этом ось побега принимается

**Рис. 126. Принцип составления диаграмм листорасположения:**

1 — мутовчатое трехчленное (*а* — схема побега и проекция его узлов на плоскость, *б* — диаграмма); 2 — поперечный разрез апекса побега *1а*; 3 — накрест супротивное (*а* — вид побега сверху; *б* — диаграмма); 4 — двурядное у злака (*а* — побег; *б* — диаграмма, *в* и *г* — продольный и поперечный разрез почки); 5 — спиральное трехрядное (*а* — схема побега и проекция основной генетической спирали на плоскость; *б* — диаграмма)

за конус с апексом на вершине. На диаграмме ось побега представляется в виде окружности, центр которой — его апекс. Последовательные узлы можно изобразить в виде концентрических окружностей или в виде плоскостной спирали, условно соединяющей основания последовательных листьев, т.е. проекции основной генетической спирали. Сами листья изображаются в виде фигурных скобок, символизирующих поперечный разрез листовой пластинки.

**Основные закономерности листорасположения.** Так как в листорасположении отражается симметрия побега, то его основным правилом является *правило эквидистантности* (лат. *aequus* — равно, одинаково; *distantia* — расстояние) — равенства угловых расстояний между медианами смежных листьев, что и приводит к *равномерному размещению* листовых зачатков по окружности оси (см. рис. 126, поз. 2).

При *мутовчатом листорасположении* с тремя листьями на одном узле, например у элодеи и олеандра, листовые зачатки закладываются на окружности узла так, что угловые расстояния между их медианами равны между собой и составляют  $120^\circ$  (или  $1/3$  окружности, рис. 126, поз. 1б). Из схемы поперечного среза апекса (рис. 126, поз. 2а) и диаграммы такого листорасположения выявляются некоторые следствия правила эквидистантности. Первое из них — *правило чередования кругов*. Листья новой мутовки закладываются обычно точно в промежутках между листьями уже заложившейся мутовки. Второе следствие — на оси побега обнаруживаются *вертикальные прямые ряды* листьев, находящиеся точно друг над другом, — *ортостихи* (греч. *ortos* — прямой и *stichos* — ряд, линия) — и число ортостих на побеге с мутовчатым листорасположением, как правило, *вдвое больше, чем число листьев* в мутовке, что хорошо видно из рис. 126, поз. 1. При трехчленных мутовках, например у элодеи образуется шесть ортостих. Три ортостихи образованы листьями первой, третьей, пятой и т.д. нечетных мутовок, а еще три — листьями второй, четвертой, шестой и т.д. четных мутовок.

Мутовчатое листорасположение с тремя и более листьями в мутовке у цветковых встречается редко. Гораздо чаще имеет место *супротивное листорасположение* в том его варианте, когда ярко выражены четыре ортостихи (накрест супротивное листорасположение, как у кленов, сирени, рис. 126, поз. 3). Такое листорасположение — важный и постоянный признак ряда крупных семейств цветковых растений, например губоцветных, гвоздичных и некоторых других.

*Двурядное листорасположение* особенно часто наблюдается у однодольных, в частности характерно для всего семейства злаков, но бывает и у двудольных. Правило эквидистантности здесь выражается в том, что медиана каждого последующего листа располагается ровно на  $180^\circ$  (на половину окружности) от предыдущего (см. рис. 125, поз. 3; 126, поз. 4а, б); другими словами, угол расхождения (*угол дивергенции*) между соседними листьями составляет  $180^\circ$ . Валики листовых зачатков вычленяются на апексе попеременно, то на правой, то на левой его стороне, если рассматривать продольный срез апекса в медианной плоскости (см. рис. 125, поз. 3б). Поэтому такой тип симметрии называют маятниковой. Образуются две ортостихи, что и отражено в названии типа листорасположения. Двурядное листорасположение можно продемонстрировать на некоторых лилейных (например, разводимые в комнатах гастерии,

см. рис. 125, поз. 3а), ирисовых (ирис, гладиолус), некоторых бобовых (горошки, вики) и др.

*Спиральное*, или *рассеянное*, *листорасположение* наиболее распространено. Правило эквидистантности проявляется при этом также в равенстве углов дивергенции между медианами последовательных листьев. Один из конкретных случаев спирального листорасположения — *трехрядное*, характерное для всего семейства осоковых, для многих лилейных, для ольхи серой и др. (см. рис. 126, поз. 5). При этом каждый последующий листовый зачаток закладывается выше предыдущего (на своем узле) и на  $120^\circ$  от его медианы (следуя по основной генетической спирали). Иными словами, на основной генетической спирали через каждые  $120^\circ$  появляется новый лист. Таким образом, первые три листа делят между собой один оборот спирали и оказываются в основании трех ортостих, разделенных углами в  $120^\circ$ , а четвертый лист, заложившийся на  $120^\circ$  от третьего, окажется уже точно над первым, на одной с ним ортостихе.

Дальнейшее заложение зачатков по спирали с углом дивергенции  $120^\circ$ , или  $1/3$  окружности, приводит к образованию трех ортостих. Каждые последовательные три листа, попадающие на разные ортостихи, составляют так называемый *листовой цикл*, т.е. число листьев на отрезке генетической спирали, ограниченном двумя следующими друг за другом листьями одной ортостихи.

Кроме построения диаграмм, существует способ весьма краткого обозначения типа спирального или двурядного листорасположения в виде так называемой формулы *листорасположения*. Формула — это дробь, соответствующая по значению углу дивергенции, выраженному не в градусах, а в долях окружности. Например, для двурядного листорасположения формула будет  $1/2$ , для трехрядного —  $1/3$ . Знаменатель этой дроби показывает число ортостих и соответственно число листьев в листовом цикле, а числитель — число оборотов спирали в пределах одного цикла.

Более «рассеянным», чем листорасположение по формулам  $1/2$  и  $1/3$ , оказывается спиральное листорасположение с формулой  $2/5$ , особенно часто встречающееся на вегетативных побегах цветковых, растений самых разнообразных семейств (рис. 127, поз. 1). Примерами могут служить дуб, лещина, тополь, шиповник, табак, алоэ. При этом угол дивергенции между последовательными листовыми зачатками составляет  $2/5$  окружности ( $144^\circ$ ). Первые пять листьев, составляющих листовый цикл, дают начало пяти ортостихам, размещаясь равномерно на двух полных оборотах основной генетической спирали ( $720^\circ : 5 = 144^\circ$ ). Над первым листом, на одной с ним ортостихе оказывается шестой лист (первый лист второго листового цикла) и т.д. На вертикально растущих побегах при горизонтальном расположении листовых пластинок такая степень рассеяния листьев вокруг оси способствует меньшему их взаимному затенению, особенно если междоузлия побега удлинены.

Но в природе встречаются спиральные листорасположения и с еще большим рассеянием (рис. 127), с формулами  $3/8$  (угол дивергенции  $135^\circ$ , подорожник, капуста),  $5/13$  (угол дивергенции  $138^\circ 27'$ , молодило),  $8/21$  (угол дивергенции  $137^\circ 8'$ , лен). В этих случаях соответственно число ортостих 8, 13 и 21, а непосредственно над первым листом оказывается лишь девятый, четырнадцатый, двадцать второй и т.д., т.е. прак-

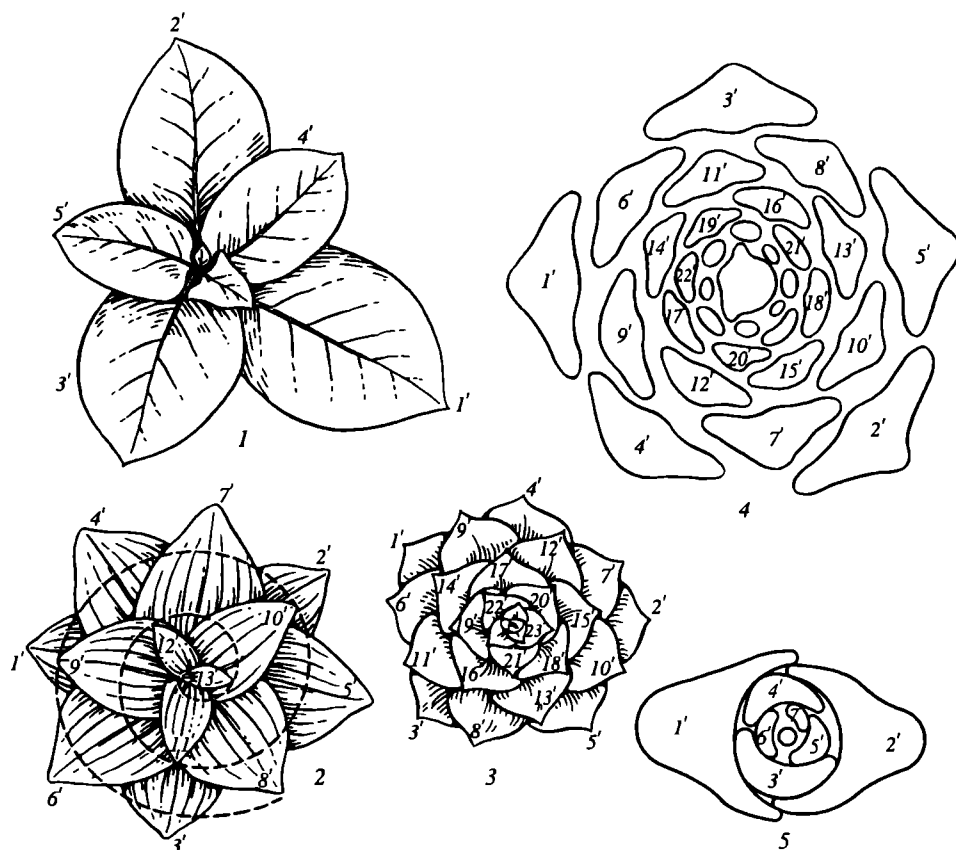


Рис. 127. Примеры спирального листорасположения с разными формулами:

1 – 2/5 у табака; 2 – 3/8 у подорожника; показана основная генетическая спираль; 3 – 5/13 у молодилы; 4 – 8/21 у льна; 5 – «идеальное рассеяние» у сложноцветного *Cnicus benedictus*. Нумерация листьев (1', 2', 3' и т.д.) – в порядке их появления

тически большинство листьев направлено в разные стороны и не затеняет друг друга. При очень большой степени рассеяния обнаружить ортостихи на побеге становится очень трудно и практически часто невозможно. На рис. 127, поз. 3 видно, что медианы листьев, условно относимых к одной ортостихе, при листорасположении по формуле 5/13 совпадают лишь приблизительно, не полностью. Еще больше это бросается в глаза при рассмотрении шишек хвойных и соцветий сложноцветных (корзинок), где расположение семенных чешуй на оси шишки и отдельных цветков на широкой оси корзинки тоже подчинено законам филлотаксиса (рис. 128). У ели и сосны «традиционная» формула листорасположения в шишках – 8/21, а в корзинках подсолнечника цветки расположены по формулам 13/34 и 21/55. Конечно, ортостихи здесь на-

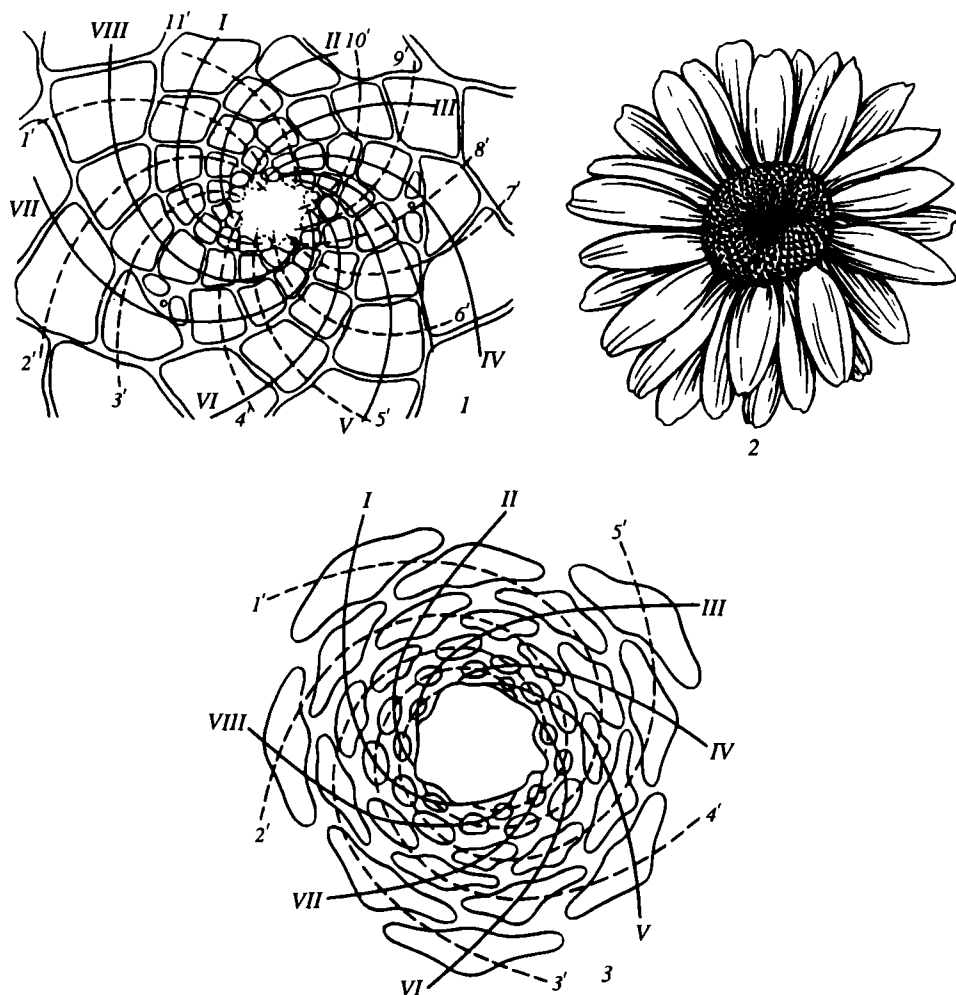


Рис. 128. Контактные парастихи:

1 – у хвойных (поперечный срез почки араукарии); 2 – у корзинки сложноцветного; 3 – у побега льна;  
 I', 2', 3' и т.д. – левозакрученные; I, II, III и т.д. – правозакрученные парастихи

столько условны, что о них нельзя и говорить. При «идеальном» угле дивергенции, равном  $137^{\circ}30'28''$ – $29''$ , ортостих теоретически вообще не может быть и ни один лист на побеге не может оказаться над каким-либо другим. Такое «идеальное» рассеяние иногда отмечают особенно в расположении листовых зачатков на конусе нарастания в почке.

Но существует и другой способ описания рассеянного листорасположения.



Благодаря отсутствию удлинения междоузлий в шишках и корзинках явственно вырисовываются так называемые *контактные парастихи* — косые ряды тесно соприкасающихся между собой чешуй или цветков в корзинке (рис. 128, поз. 1, 3).

**Приспособительные изменения в листорасположении. Листовая мозаика.** Как уже говорилось, в процессе роста побега его листорасположение может меняться. Благодаря неравномерности роста стебель может скручиваться вокруг собственной оси, нарушая правильность листовых ортостих и превращая их в парастихи (а иногда и, наоборот, распрямляя парастихи). При сохранении симметрии размещения оснований листьев по стеблю черешки этих листьев могут изгибаться, поворачивая пластинки так, что по их расположению уже не удастся определить исходную формулу и диаграмму филлотаксиса. Особенно яркое выражение такие смещения получают в форме листовой мозаики, наблюдаемой чаще всего на плагитропных побегах древесных и травянистых растений, а также на вертикально растущих розеточных побегах. При этом пластинки всех листьев располагаются горизонтально, листья не затеняют друг друга, а образуют единую плоскость, где нет просветов; более мелкие по размерам листья заполняют просветы между крупными. Хорошие примеры листовой мозаики можно видеть на горизонтальных ветвях в кроне липы, на побегах плюща (рис. 129), герани, табака, подорожника и др.

Главный фактор, который вызывает явления неравномерного роста, лежащие в основе описанных смещений, — свет. При одностороннем освещении органа обычно сильнее растет его затененная сторона; если это черешок, то он изгибается к свету, поворачивая к нему пластинку листа. Таким образом, приспособительное значение этого явления налицо: листовая мозаика способствует максимальному использованию рассеянного света.



Рис. 129. Листовая мозаика у плюща (ползучие побеги)

## 3.3.2.3 Анатомия листа

**Общие черты анатомического строения листа.** Особенности строения листа определяются его главной функцией — фотосинтезом. Поэтому важнейшей тканью листа следует признать мезофилл (греч. *meso* — средний и *phylon* — лист), в клетках которого сосредоточены хлоропласты и происходит фотосинтез. Остальные ткани обеспечивают нормальную работу мезофилла. Эпидерма, покрывающая лист, регулирует газообмен и транспирацию. Система разветвленных проводящих пучков снабжает лист водой, поддерживая в клетках мезофилла степень оводнения, необходимую для нормального фотосинтеза. По этой же системе пучков из листа оттекают вещества, выработанные клетками мезофилла, освобождая место для дальнейшего бесперебойного синтеза ассимилятов. Наконец, арматурные ткани (склеренхима различных типов, колленхима) совместно с живыми клетками мезофилла и эпидермы образуют прочные механические конструкции. Поэтому даже сравнительно тонкие и нежные листья способны занимать в пространстве такое положение, при котором создаются наилучшие условия освещения и газообмена.

Из всех органов растения лист в наибольшей мере связан с окружающей средой. Поэтому его строение гораздо сильнее, чем строение стебля или корня, отражает влияние изменчивых условий среды. Внешнее морфологическое разнообразие листьев сопровождается таким же разнообразием их анатомического строения.

**Мезофилл.** Эта ткань занимает все пространство между верхней и нижней эпидермами, исключая проводящие и арматурные ткани. Клетки мезофилла довольно однородны по форме, чаще всего округлые или слегка вытянутые (рис. 130), но могут иметь выросты. Оболочки остаются тонкими и не одревесневшими.

Протопласт состоит из постенного слоя цитоплазмы с ядром и многочисленными хлоропластами. Внутри клетки находится центральная вакуоль. Иногда стенки клетки образуют складки, которые увеличивают поверхность постенного слоя цитоплазмы и позволяют разместить большее число хлоропластов (см. рис. 37).

Мезофилл чаще всего дифференцирован на палисадную (столбчатую) и губчатую ткани.

Клетки палисадного мезофилла, расположенного, как правило, под верхней эпидермой, вытянуты перпендикулярно поверхности листа и образуют один или несколько слоев. Клетки губчатого мезофилла соединены более рыхло, и межклетные пространства в этой ткани могут быть очень большими по сравнению с объемом самих клеток (см. рис. 130 и 131, поз. 1). Увеличение межклетных пространств достигается различными путями: в одних случаях клетки сохраняют округлую форму, а в других образуют выросты.

Палисадная ткань содержит примерно  $\frac{3}{4}$ – $\frac{4}{5}$  всех хлоропластов листа и выполняет главную работу по ассимиляции углекислого газа. Поэтому палисадная ткань располагается в наилучших условиях освещения, непосредственно под верхней эпидермой. Благодаря тому что клетки вытянуты перпендикулярно поверхности листа, лучи света легче проникают в глубь мезофилла, встречая на пути меньше препятствий.

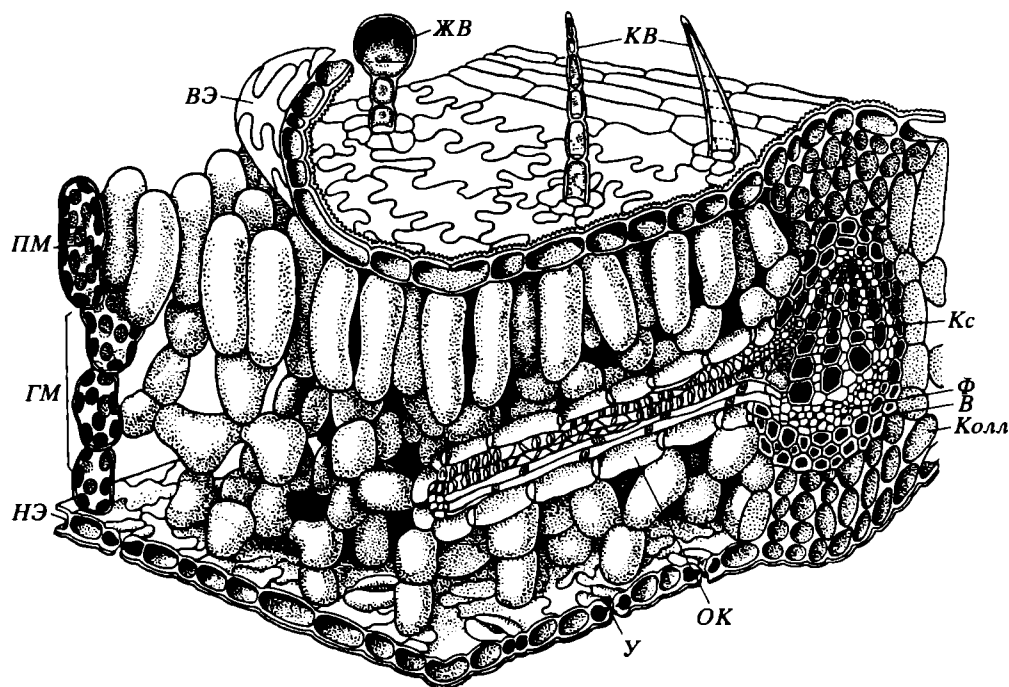


Рис. 130. Полусхематическое объемное изображение клеточного строения части листовой пластинки:

*В* – волокна; *ВЭ* – верхняя эпидерма; *ГМ* – губчатый мезофилл; *ЖВ* – железистый волосок; *КВ* – крючковатый волосок; *Колл* – колленхима; *Кс* – ксилема; *НЭ* – нижняя эпидерма; *ОК* – обкладочные клетки пучка; *ПМ* – палисадный мезофилл; *У* – устьице; *Ф* – флоэма

Через губчатый мезофилл происходит газообмен. Углекислый газ, рассеянный в атмосфере, через устьица, расположенные главным образом в нижней эпидерме, проникает в большие межклетники губчатого мезофилла и свободно расходуется внутри листа. Кислород, выделяемый мезофиллом при фотосинтезе, передвигается в обратном направлении и через устьица выходит наружу, в атмосферу. В темноте, когда фотосинтез прекращается, но продолжается дыхание, направление движения газов меняется. Важно отметить, что между клетками палисадного мезофилла также имеются межклетники, хотя и значительно меньшего размера, чем в губчатой ткани (рис. 131, поз. 2).

Расположение устьиц преимущественно на нижней стороне листа объясняется не только положением губчатого мезофилла. Потеря воды листом в процессе транспирации идет медленнее через устьица, расположенные в нижней, а не в верхней эпидерме. Кроме того, главным источником углекислого газа в атмосфере является «почвенное дыхание», т.е. выделение  $\text{CO}_2$  в результате жизнедеятельности многочисленных живых существ, населяющих почву.

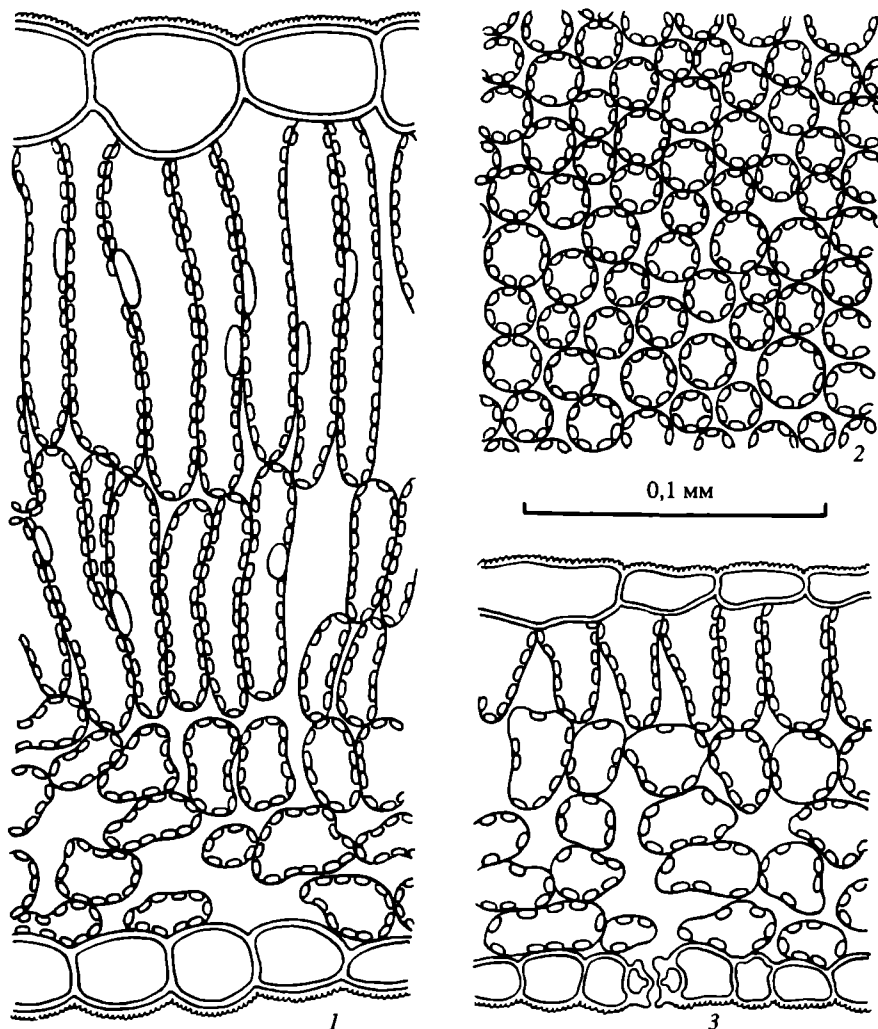


Рис. 131. Лист сирени:

1 – поперечный разрез светового листа; 2 – разрез через палисадный мезофилл, проведенный параллельно эпидерме; 3 – теневой лист при том же увеличении

В целом благодаря развитой системе межклетников мезофилл обладает громадной внутренней поверхностью, во много раз превышающей наружную поверхность листа.

Абсолютная толщина палисадной и губчатой ткани и число слоев клеток в них различны в зависимости от освещения и других причин. Даже у одной особи, например на одном кусте сирени, листья, выросшие на свисте (*световые* листья), имеют более развитый столбчатый мезофилл, чем *теневые* листья (рис. 131, поз. 1, 3).

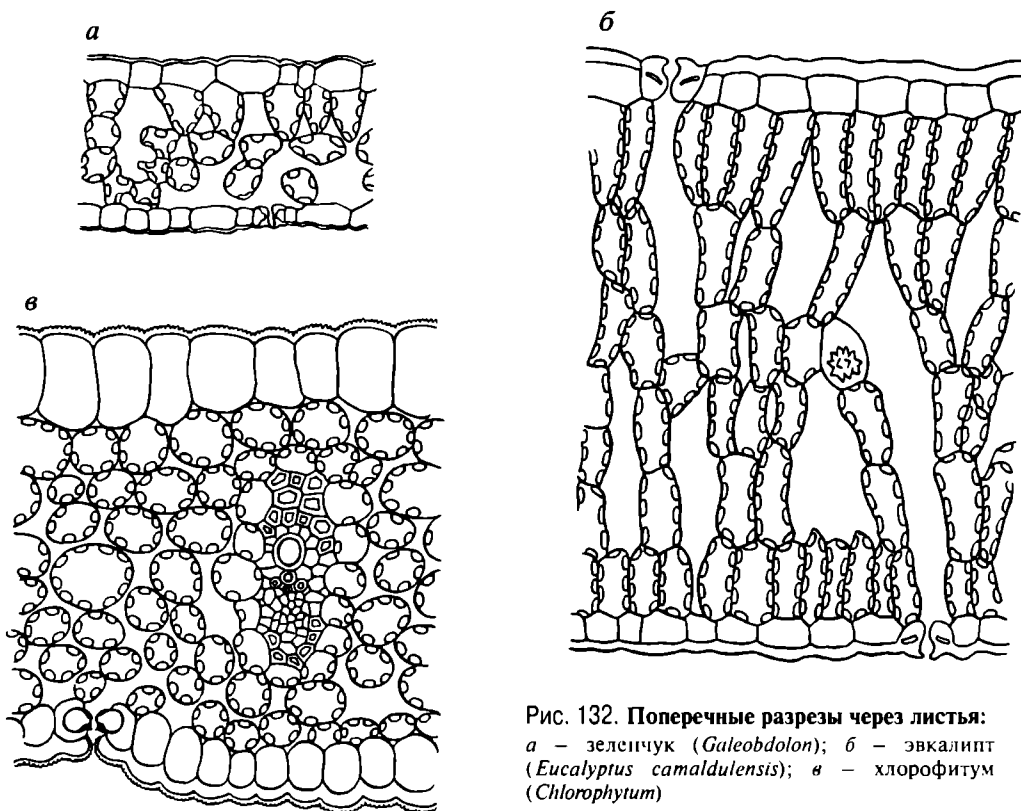


Рис. 132. Поперечные разрезы через листья:  
 а — зеленчук (*Galeobdolon*); б — эвкалипт  
 (*Eucalyptus camaldulensis*); в — хлорофитум  
 (*Chlorophytum*)

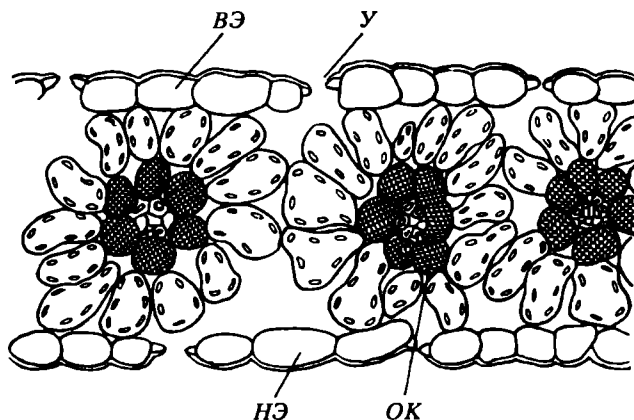
Еще более различаются между собой по характеру мезофилла листья растений, приспособившихся к жизни в тенистом лесу и на солнечном лугу. У тенелюбивых лесных растений палисадный мезофилл состоит из одного слоя клеток, имеющих характерную форму широко раскрытых воронок (рис. 132, а). Крупные хлоропласты расположены в них так, что не затеняют друг друга. Губчатый мезофилл также состоит из одного-двух слоев. Наоборот, у растений открытых местообитаний палисадный мезофилл насчитывает несколько слоев клеток и имеет значительную общую толщину. Если нижняя сторона листьев получает достаточно света, то и на ней образуется палисадный мезофилл (рис. 132, б). Листья с одинаковым мезофиллом на обеих сторонах называют *эквивациальными*.

Не у всех растений мезофилл дифференцирован на палисадную и губчатую ткани, часто (особенно у однодольных) мезофилл совершенно однороден (рис. 132, в).

Особый высокоспециализированный тип мезофилла (так называемый *корончатый*) имеется в листьях некоторых злаков и других растений. Здесь клетки мезофилла окружают проводящие пучки, примыкая к ним по радиусам (рис. 133). В промежутках между этими группами клетки мезофилла образуют большие межклетники,

Рис. 133. Поперечный разрез листа куриного проса (*Echinochloa crusgalli*):

ВЭ — верхняя эпидерма; НЭ — нижняя эпидерма; ОК — обкладочные клетки пучков; У — устьице



против которых с обеих сторон имеются устьица. Такая корончатая структура в равной мере обеспечивает интенсивный газообмен и тесную связь клеток мезофилла с проводящими тканями.

**Эпидерма.** Ее строение подробно описано ранее (см. подразд. 2.2.7.1). Вариации в строении эпидермы зависят от условий обитания и выражаются в толщине оболочек, выраженности кутикулы и восковых образований, наличии разных типов трихомов, характере, числе и размещении устьиц. На листьях, ориентированных верхней стороной к свету, устьица чаще размещены в нижней эпидерме. При равномерном освещении обеих сторон устьица обычно имеются в равном числе на обеих сторонах. Могут устьица располагаться исключительно на верхней стороне, например у листьев, плавающих на поверхности воды (см. подразд. 5.2, рис. 305).

**Проводящие ткани.** В листьях ксилема и флоэма чаще всего объединены в закрытые (т.е. лишенные камбия) коллатеральные пучки. Ксилема повернута к верхней, а флоэма — к нижней стороне листа (см. рис. 130). При такой организации проводящие ткани стебля и листьев образуют непрерывную систему (см. далее подразд. 3.3.3.2).

Проводящие пучки с окружающими их тканями называют жилками. Крупные жилки часто сильно выдаются над поверхностью листа. Менее крупные пучки полностью погружены в мезофилл (см. рис. 130).

Проводящие элементы пучков с клетками мезофилла и межклетниками непосредственно не соприкасаются. В более крупных пучках они окружены склеренхимой, а в мелких — плотно сомкнутыми обкладочными клетками (см. рис. 130). Обкладочные клетки отличаются от соседних клеток мезофилла по величине, характеру смыкания и содержанию.

Жилки обычно образуют сеть с замкнутыми ячейками, однако самые мелкие из них могут иметь в мезофилле слепые окончания (рис. 134, а).

Большой интерес представляет структура самых мелких жилок. В последние годы они привлекают внимание анатомов и физиологов, так как играют большую роль в передвижении веществ.

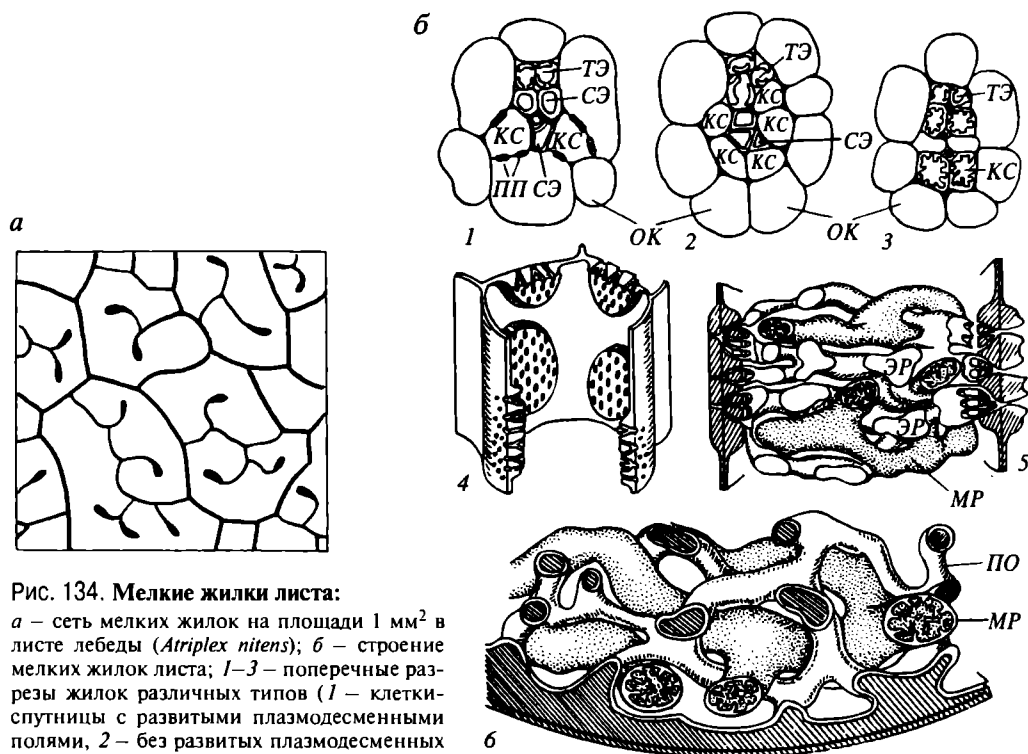


Рис. 134. Мелкие жилки листа:

*a* — сеть мелких жилок на площади 1 мм<sup>2</sup> в листе лебеды (*Atriplex nitens*); *б* — строение мелких жилок листа; 1–3 — поперечные разрезы жилок различных типов (1 — клетки-спутницы с развитыми плазмодесменными полями, 2 — без развитых плазмодесменных полей, 3 — с протуберанцами оболочки); 4 — пространственное расположение плазмодесменных полей в клетке-спутнице; 5 — пространственное расположение эндоплазматического ретикула, митохондриального ретикула и плазмодесменных полей в клетке-спутнице жилки первого типа; 6 — пространственное расположение митохондриального ретикула и протуберанцев оболочки клетки-спутницы в жилке третьего типа; КС — клетка-спутница; МР — митохондриальный ретикулум; ОК — обкладочная клетка; ПО — протуберанцы оболочки; ПП — плазмодесменное поле; СЭ — ситовидный элемент; ТЭ — трахеальный элемент; ЭР — эндоплазматический ретикулум

В мелкой жилке ксилема состоит из одного или двух трахеальных элементов, из двух-трех ситовидных с несколькими клетками-спутницами. Жилки окружают крупные клетки обкладки (рис. 134, *б*, поз. 1–3). В зависимости от числа и структуры этих элементов были выделены три типа жилок. Особенно примечательна структура клеток-спутниц. В первом типе жилок их стенки обладают утолщенными участками с многочисленными перфорациями, через которые проходят разветвленные тяжи плазмодесм. Эти участки образуют *плазмодесменные поля* (рис. 134, *б*, поз. 1, 4, 5), по тяжам цитоплазмы которых перемещаются растворы органических веществ, происходит загрузка и разгрузка ассимилятов в ситовидных элементах. Другими словами, ток органических веществ из клеток мезофилла листа в проводящие элементы флоэмы и обратно идет по симпласту, поэтому такой путь *транспортировки ассимилятов* называют *симпластным*.

В другом типе тонких жилок оболочки клеток ситовидных элементов, клеток-спутниц и некоторых обкладочных клеток образуют сложную систему внутренних выростов – протуберанцев, так называемый лабиринт клеточных оболочек (рис. 134, б). Он увеличивает поверхность стенок и плазмолемм. В таких жилках органические растворы перемешаются по апопласту и соответственно этот вариант *транспортировки веществ* называют *апопластным*. Между двумя крайними вариантами структуры жилок есть переходные (см. рис. 134, б). Исследования последних десятилетий показали, что структура тонких жилок и их окончаний (см. рис. 134, а) связаны с систематическим положением, географическим распространением и жизненными формами растений. «Симпластный» тип свойствен деревьям и лианам, особенно из областей с тропическим и влажным субтропическим климатом, «апопластный» тип характерен для однолетних растений умеренного пояса, а также для растений лесотундр и тундр.

Клетки-спутницы в мелких жилках имеют хорошо развитые митохондрии, образующие своеобразный *митохондриальный ретикулум* (рис. 134, б, поз. 5, 6). Предполагают, что именно эти клетки-спутницы активно (с затратой энергии) загружают ситовидные трубки продуктами фотосинтеза и создают то гидростатическое давление, благодаря которому органические вещества по флоэме передвигаются на далекие расстояния. Иными словами, клетки-спутницы играют роль концевого двигателя для флоэмного транспорта.

**Арматурные ткани.** Роль армирующих тканей в листе выполняют склеренхимные волокна, отдельные склереиды и тяжи колленхимы. Сочетаясь с живыми упругими клетками мезофилла, армирующие ткани образуют нечто вроде железобетона (см. подразд. 2.2.9). Надежно соединенные между собой, клетки эпидермы играют роль внешней «обвязки», повышающей общую прочность органа. Иногда механическое значение обвязки увеличено образованием гиподермы из толстостенных клеток.

Волокна чаще всего сопровождают крупные проводящие пучки. Они окружают проводящие ткани со всех сторон или только сверху и снизу. Часто возникают структуры, сходные с двутавровыми балками, которые употребляют инженеры-строители (см. рис. 58, поз. 1).

Колленхима чаще присутствует около крупных пучков или по краю листа, предохраняя его от разрыва.

Прочность листьев может быть очень высокой. У многих пальм листья достигают в длину нескольких метров и, несмотря на ветер, ливневые дожди и т.п., сохраняют форму и положение. Склеренхимные волокна, залегающие в листьях сизаля (*Agave sisalana*), служат материалом для выработки очень прочных изделий (канатов, мешков и пр.).

### 3.3.2.4 Морфогенез листа

**Заложение и ранние фазы развития листа.** В своем развитии лист проходит внутрипочечную и внепочечную фазы. В течение первой фазы (рис. 135, а–д) листовая зачаток увеличивается главным образом за счет деления клеток и постепенно



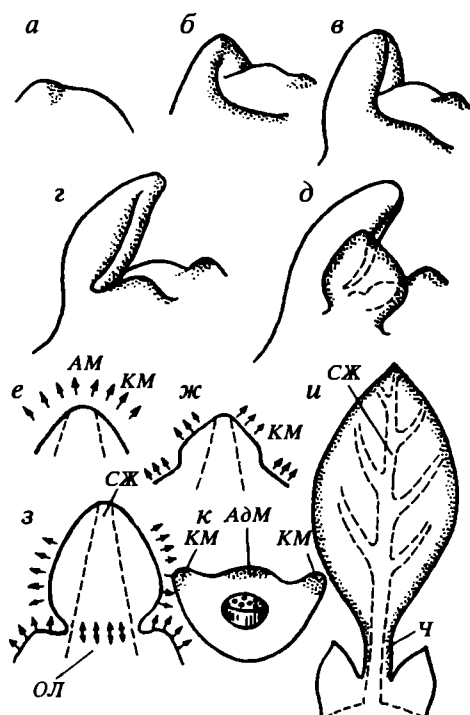


Рис. 135. Развитие листа двудольного растения:

*а–д* – стадии развития листа, показанные с помощью трехмерного изображения; *е–и* – схемы, объясняющие рост листа; *к* – поперечный срез пластинки листа, на котором показано положение меристем; *АМ* – апикальная меристема; *КМ* – краевая меристема; *АДМ* – аксиальная меристема; *СЖ* – средняя жилка; *ОЛ* – основание листа

приобретает форму, характерную для взрослого листа, но остается миниатюрным, сложенным или свернутым. При переходе во вторую фазу лист разворачивается и, сильно разрастается за счет деления и растяжения клеток. Пропорции отдельных частей листового зачатка в процессе внепочечного роста (рис. 135, *е–и*) могут почти полностью сохраняться, но могут и изменяться в той или иной степени.

Новый листовый зачаток закладывается внутри почки в виде меристематического бугорка (см. рис. 135, *а*), называемого примордием листа. Первоначально бугорок растет равномерно во всех направлениях за счет клеточных делений, но при этом поверхностный слой клеток ведет себя как типичная протодерма (зачаточная эпидерма): его клетки делятся только антиклинально, не давая производных во внутренние ткани примордия.

Скоро рост бугорка дифференцируется и становится неравномерным, у семенных растений раньше всего теряют способность к делениям клетки верхушки листового зачатка. У хвойных и однодольных это происходит, когда бугорок в среднем имеет длину около 0,3 мм; у двудольных верхушечный рост иногда продолжается дольше — за его счет листовая зачаток может достигнуть длины 7–10 и даже 15 мм (у некоторых зонтичных). Это так называемая критическая длина примордия (см. рис. 135, *д*). После прекращения меристематической деятельности клеток верхушки листового зачатка может расти только за счет вставочной и краевой меристемы (см. рис. 135, *е–з*).

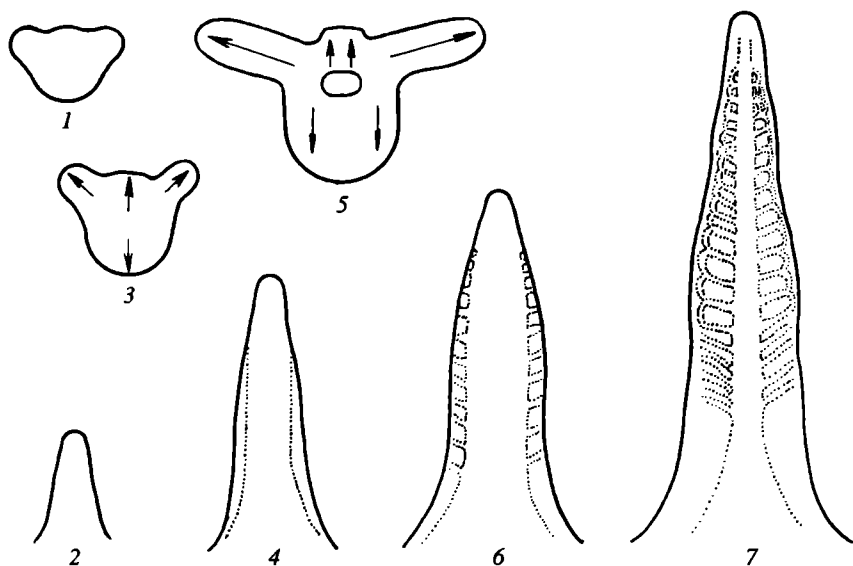


Рис. 136. Развитие пластинки листа у табака (1–7):

1, 3, 5 – поперечные срезы зачатков соответственно 2, 4 и 6. Стрелками указано направление роста

Довольно рано зачаточный лист дифференцируется на верхнюю и нижнюю части, развитие которых дальше идет неодинаково (см. рис. 135, *е–з*). Впрочем, бывают исключения, когда такое расчленение не выражено. Нижняя часть дает основание листа, верхняя – пластинку и черешок. У зачатков черешковых листьев граница двух упомянутых частей выявляется именно тогда, когда становится заметным зачаток черешка в виде более узкого перешейка между будущей пластинкой и основанием (см. рис. 135, *и*).

У двудольных чаще всего первоначально сформировавшаяся часть листового примордия становится областью средней жилки листа. Она продолжает расти вставочно в длину и заметно утолщается, становясь в сечении почти цилиндрической (ось листа) (рис. 136). Собственно пластинка образуется по бокам этой оси за счет так называемого краевого (маргинального; лат. *marginis* – край) роста. Краевая меристема закладывается в виде продольных валиков на главной жилке и, разрастаясь в ширину, формирует плоские «крылья» (см. рис. 135, *ж–и*; 136, поз. 1–6). При этом образуются жилки второго и последующего порядков.

Неравномерность краевого роста приводит к образованию пластинок с неровным краем и различным образом расчлененных. Общие очертания пластинки зависят от соотношения роста в длину и ширину и от распределения очагов наиболее интенсивного роста. Перераспределение таких очагов в пределах пластинки будущего простого листа липы показано на рис. 137.

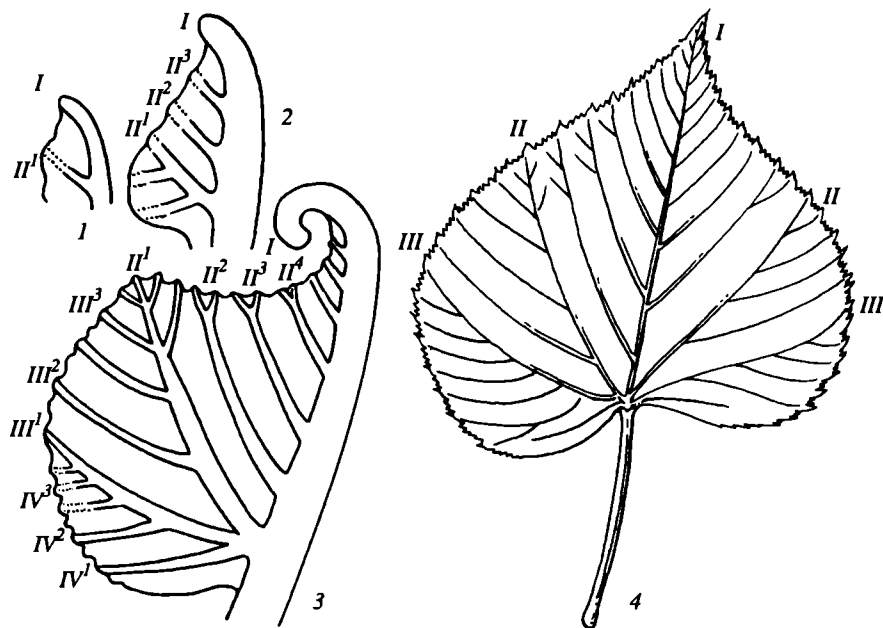


Рис. 137. Развитие пластинки листа у липы:

1–3 – стадии развития; 4 – взрослый лист; I–IV – последовательные точки роста листа (с учетом индексов 1–4)

Формирование сложных листьев, а также глубоко рассеченных простых связано с еще более неравномерным ростом верхней части листового бугорка (рис. 138).

Вдоль удлиняющейся оси листа, которая у сложных листьев станет рахисом, возникают многочисленные выступы – зачатки листочков или сегментов. При этом заложение листочков может идти или в акропетальном порядке (тогда наиболее молодые по времени возникновения листочки будут находиться у верхушки зачаточного рахиса, как у бобов, рис. 138, поз. 1), или в базипетальном (тогда наиболее молодые зачатки листочков будут у основания рахиса, как у синюхи и шиповника, рис. 138, поз. 2, 3). При образовании двояко- и троякосложных или дважды- и триждырассеченных листьев процесс ветвления плоского примордия повторяется дважды или трижды (рис. 138, поз. 4, 5). Будет ли взрослый сложный лист выглядеть как перистый или как пальчатый, зависит от степени разрастания рахиса в длину (см. рис. 138, поз. 3, 5).

Нижняя часть листового примордия у двудольных очень часто образует прилистники в виде боковых выростов. Как правило, во внутриспочечной фазе развитие прилистников намного опережает развитие зачаточной пластинки (рис. 135, г, д; 138, поз. 1г). Прилистники выполняют функцию почечных покровов и «прокладок» между примордиями. Разрастание влагалища и черешка, наоборот, происходит поздно,



Рис. 138. Развитие сложных листьев:

1 — акропетальное формирование листочков перистого листа у бобов; 2 — базипетальное заложение листочков у синюхи (г — взрослый лист); 3 — то же у шиповника (д — взрослый лист); 4 — ветвление зачатка многократно рассеченного листа тмина; 5 — формирование пальчатого листа люпина; а—г — стадии развития зачатков; I—VII — последовательные зачатки листочков; Пр — прилистники

главным образом во внепочечной фазе, при разворачивании почек. Потенциально меристематические участки сохраняются в черешках и влагалищах взрослого листа и могут приходить в активное состояние, обеспечивая повороты и изгибы листьев.

Взрослые листья однодольных, как уже упоминалось, чаще всего имеют линейную или ланцетную форму, параллельное или дуговое жилкование и широкое основание в виде хорошо выраженного влагалища. Примордии таких листьев сначала закладываются как серповидные валики, которые интенсивно растут в ширину и очень рано охватывают узел полностью, по всей или почти по всей его окружности

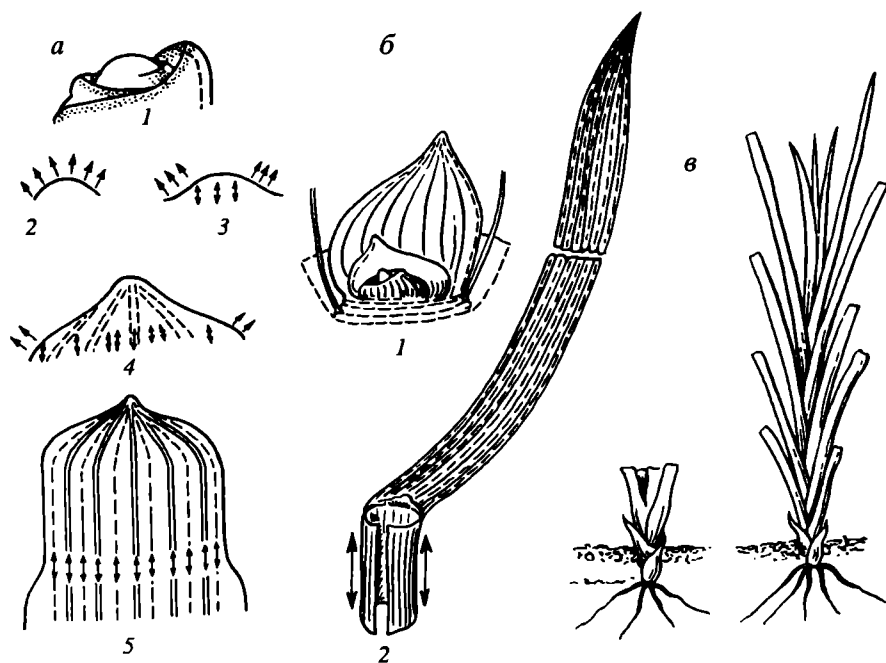


Рис. 139. Развитие листа однодольного с влагалищем на примере злака манника водяного: *а* – развитие листового примordia в виде валика (1 – общий вид валика; 2–5 – стадии развития); *б* – то же в виде колпачка (1, 2 – соответственно ранняя и поздняя стадии); *в* – отрастание листьев злака после срезания

(рис. 139, *а*, поз. 1). В области главной жилки (медианы), которая обозначается первой, рост примordia в длину всегда более сильный, так что примордий приобретает облик воротничка с возвышенной верхушкой, а затем колпачка (рис. 139, *а*, поз. 4 и 5; 139, *б*, поз. 1). В некоторых случаях края примordia, встретившиеся на стороне, противоположной медианной жилке, сливаются, и далее основание листа растет в длину, как сплошная трубка (замкнутое влагалище, как у многих осок, некоторых злаков). Если края примordia остаются свободными, то они при дальнейшем росте в ширину обычно налегают друг на друга. Таким образом, рост примordia в ширину здесь завершается довольно рано, а вставочный рост в длину после прекращения делений клеток на верхушке пластинки продолжается очень долго, даже в течение внепочечной фазы (см. рис. 139, *а*, поз. 5; 139, *б*, поз. 2). Параллельность жилкования отражает именно эту особенность роста. Сначала заканчивает вставочный рост пластинка, потом влагалище. Длительное сохранение меристематических зон у основания листьев злаков обеспечивает отрастание этих листьев после срезания или скусывания, что видно на рисунке 139, *в*.

**Листосложение в почке.** Обычно в конце внутрипочечной фазы зачатки листовых пластинок сложены или свернуты, что делает «упаковку» листовых зачатков в почке весьма компактной (рис. 140). Причина этого — в неравномерности роста на верхней и нижней поверхности листового зачатка, которая проявляется с самого начала и прежде всего приводит к загибанию листовых примордиев над конусом нарастания, т.е. формированию почки как таковой, а затем и к образованию складок и различных закручиваний. При разворачивании почки листья отгибаются от оси побега и пластинки расправляются опять-таки вследствие неравномерности роста.

Способ *листорасположения* (т.е. форма складывания листовой пластинки внутри почки) — систематический признак тех или иных видов растений.

Главнейшие типы листосложения показаны на рис. 140. Сдвоенное листосложение (когда лист сложен по средней жилке) можно видеть, например, у липы (рис. 140, поз. 1; 112, поз. 3), шиповника; складчатое (с многократными складками вдоль всех жилок) — у ольхи, клена, бука (рис. 140, поз. 2); свернутое (трубчатое) — у вишни (рис. 140, поз. 6), а также у многих однодольных; завернутое (края листа завернуты к верхней его поверхности) — у тополя (рис. 140, поз. 4; 112, поз. 8); отвернутое (края листа заворачиваются к нижней поверхности) — у ив, багульника, клюквы (рис. 140, поз. 5).

**Поверхностный рост листа.** При разворачивании почек поверхность листьев увеличивается во много десятков и сотен раз, форма же листового зачатка в это время сохраняется. У двудольных это происходит за счет почти равномерного поверхностного роста. Если нанести на листовые зачатки равномерно расположенные метки, то они в процессе разрастания листьев обычно раздвигаются удивительно равномерно (рис. 141), хотя, конечно, некоторые смещения все же имеются. Клетки листовых зачатков перед разворачиванием находятся в полумеристематическом состоянии, т.е. их дифференциация еще не зашла слишком глубоко. В период разворачивания почек каждая клетка может делиться несколько раз, и производные их испытывают сильнейшее растяжение. В одном из опытов получены такие данные. У черемухи площадь поверхности пластинки взрослого листа по сравнению с площадью листового зачатка увеличивается в 1050 раз. Однако размеры отдельных клеток эпидермиса увеличиваются лишь вдвое, значит, более чем в 500 раз площадь листа увеличивается за счет повторных делений клеток (в среднем 8–9-кратного). Эти деления особенно интенсивны в период весеннего набухания почек; в это же время дифференцируются устьица.



Рис. 140. Типы листосложения в почке (на поперечном разрезе):

1 — сложенное (сдвоенное); 2 — многократно складчатое; 3 — скомканное; 4 — завернутое; 5 — отвернутое; 6 — свернутое (трубчатое); 7 — полубъемлющее

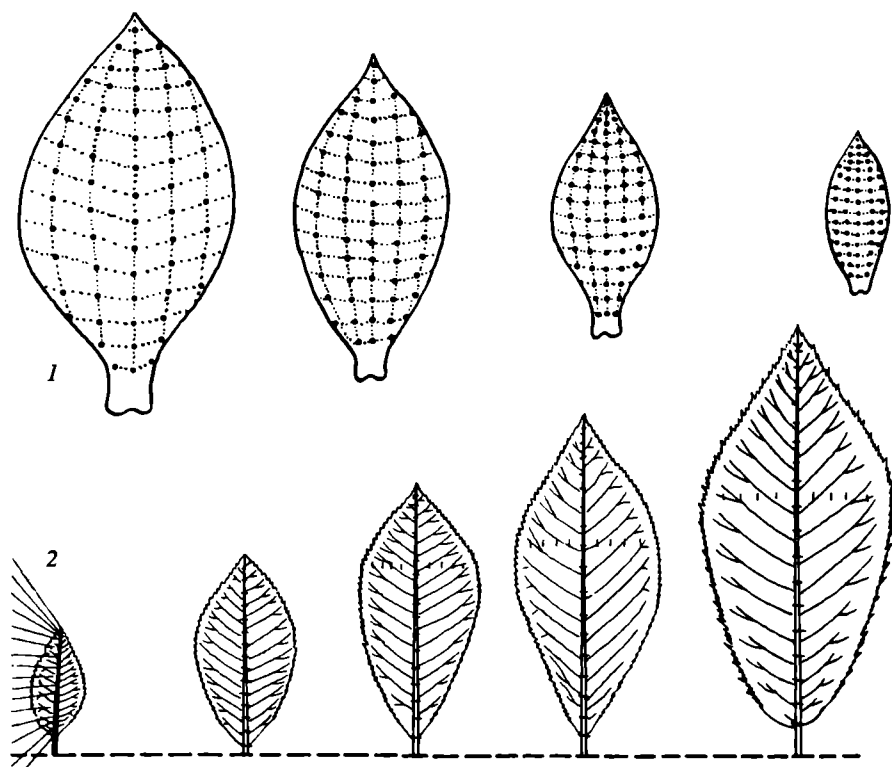


Рис. 141. Поверхностный рост листа при разворачивании почки:

1 – у табака; 2 – у черемухи; видно раздвигание делений, нанесенных на молодой лист

**Длительность жизни листьев.** Достигнув окончательных размеров, зеленый ассимилирующий лист может жить в течение разного времени, однако по сравнению с осевыми органами листа многолетних растений относительно недолговечны. Это связано с особенностями их функционирования в качестве органов фотосинтеза.

Чрезвычайно высокая метаболическая активность в конечном счете приводит к старению и отмиранию тканей листа, фигурально выражаясь, листья «сгорают на работе».

Когда говорят о длительности жизни листьев, обычно подразумевают продолжительность их существования с момента разворачивания почек до отмирания, т.е. только внепочечную жизнь листьев. Однако надо иметь в виду, что внутрипочечная фаза от момента возникновения листового бугорка до разворачивания листа у многих растений значительно длиннее внепочечной. Так, у наших листопадных деревьев и кустарников (дуб, липа, береза, орешник, бересклет) листья закладываются в почках с мая по август, а разворачиваются в апреле-мае следующего года, т.е. внутрипочечная фаза у них длится 9–12 месяцев; с момента разворачивания до опадения эти листья

живут всего 4–5 месяцев. У арктических ив внутрипочечный период жизни листьев затягивается до 2,5 лет, функционирование их после развертывания почек длится 2–3 месяца. У ранневесенних трав – эфемероидов широколиственных лесов (хохлатка, ветреница, чистяк и др.) внутрипочечная фаза продолжается около 10 месяцев, а внепочечная – всего 1–1,5 месяца (апрель–май). У наших лесных папоротников внутрипочечная фаза жизни листьев продолжается 3–4 года.

Получены следующие данные о продолжительности внепочечной жизни листьев некоторых растений:

#### *Деревья и кустарники*

Вельвичия удивительная, годы	свыше 100
Ель Шренка (тянь-шаньская), годы	26–28
Араукария бразильская, годы	около 15
Ель сибирская, годы	10–15
Тис, годы	6–10
Ель европейская, годы	5–9
Пихта кавказская, годы	2–5
Сосна обыкновенная, годы	2–4
Лиственница, месяцы	4–6
Лавр благородный, годы	4–5
Цитрусовые, годы	2–4
Пробковый дуб, годы	2–3
Олеандр, годы	1–3
Магнолия крупноцветковая, годы	2–3
Рододендрон, годы	3–4
Лавровишня, годы	1–3
Листопадные деревья и кустарники умеренной зоны, месяцы	4–6
Полярные ивы, месяцы	2–3

#### *Кустарнички и травы*

Кассиопея, годы	5–7
Брусника, годы	2–4
Андромеда, годы	2–3
Багульник болотный, годы	2
Грушанки, годы	3–5
Плауны, годы	5–9
Копытенъ европейский, месяцы	14–16
Осока волосистая, месяцы	14–16
Живучка ползучая, месяцы	9–10
Земляника, месяцы	5–10
Кислица обыкновенная, месяцы	4–9
Хохлатка Галлера, месяцы	2,5

У большинства растений она не превышает 1–1,5 астрономических лет (чаще – меньше). Это касается растений не только умеренных широт, но и многих тропических деревьев. От 2 до 5 лет живут листья у ряда растений субтропиков со средиземноморским типом климата, а также у растений тайги, тундры и высокогорий.



Наибольшей фактической продолжительностью жизни отличаются листья хвойных.

Хотя у вельвичии ее единственная за всю жизнь пара листьев сохраняется до 100 лет и более, но эти листья растут вставочно основаниями, а концы их отмирают и разрушаются. Таким образом, ткани функционирующей части «столетнего» листа все время обновляются. У хвойных же вполне выросшие хвоинки функционируют до 15 лет и более.

Выявлена отчетливая закономерность: у одних и тех же или родственных видов растений при подъеме в горы и с продвижением на север длительность жизни листьев увеличивается. Например, у ели обыкновенной в Хибинах и на Приполярном Урале хвоя живет не 5–9 лет, как у ели средней полосы, а 12–18 лет. Это можно связать с уменьшением продолжительности вегетационного периода. Когда сокращается период ежегодной активной жизнедеятельности листьев, они медленнее «изнашиваются».

**Вечнозеленые и листопадные растения.** Вечнозелеными в широком смысле называют многолетние растения, которые круглый год несут зеленые листья, в отличие от листопадных, пребывающих хотя бы недолго в безлистном состоянии. Наши листопадные растения — летне-зеленые, однако в областях с резко выраженным летним засушливым периодом листопадные растения могут быть *зимнезелеными* или *весеннезелеными*. Вечнозеленые деревья, кустарники и кустарнички очень характерны для влажных тропических и субтропических лесов, а также для хвойных лесов умеренной зоны и для различных типов лесо- и горно-тундровой растительности. Вечнозеленые травы многочисленны во всех зонах, в том числе в лесах и на лугах умеренной лесной зоны.

Вечнозеленость далеко не всегда связана с длительностью жизни отдельного листа. Обязательное для вечнозеленых свойство — разветвляющиеся новые листья тогда, когда еще не опали старые. У многих деревьев влажных тропических лесов в течение астрономического года сменяется две, три и более генераций листьев, так что каждая генерация живет всего несколько месяцев. При весьма благоприятных условиях интенсивность жизнедеятельности листьев и быстрота их смены высоки.

У травянистых растений наших лесов и лугов, зимующих с зелеными листьями, очень часто наблюдается смена двух генераций листьев: весенней и осенне-зимней, например у земляники, кислицы, гравилата. Такие растения иногда называют летне-зимне-зелеными, чтобы подчеркнуть сменяемость и относительную недолговечность их листьев.

Зимующие листья деревьев, в частности хвоя, обычно имеют довольно жесткую консистенцию и весьма ксероморфны. У трав зимующие листья нередко очень тонки и нежны и не имеют внешних признаков отличия от незимующих; зимой они скрыты под снегом, который отчасти их защищает от резких колебаний температур и высыхания; устойчивость к низким температурам обусловлена рядом специальных физиологических приспособлений.

Биологическое значение вечнозелености в сезонном климате состоит, видимо, в том, что растение способно в любой момент возобновить фотосинтез, не затрачивая времени на образование новой листвы после неблагоприятного периода.

**Старение листьев и листопад.** Как только листья достигнут предельных размеров, начинаются процессы их изнашивания, ведущие к старению и в конце концов к отмиранию. По мере старения листа постепенно снижаются интенсивность фотосинтеза и дыхания, а также содержание в тканях листа белкового азота и РНК. Видимый признак старения листа — его пожелтение или покраснение, связанное с разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоциана. Хлоропласты при этом деградируют, теряя мембранную структуру. В тканях старых листьев накапливаются некоторые соли, откладываются во множестве кристаллы оксалата кальция. В то же время вследствие изменения характера метаболизма и преобладания распада, а не синтеза органических веществ, из старого листа оттекают пластические вещества — углеводы, аминокислоты; лист «опустошается» перед падением. Доказано, что оттекающие из старых листьев вещества реутилизируются, т.е. повторно используются для своей жизнедеятельности более молодыми частями растения, особенно меристематическими очагами — почками, камбием, цветками, зреющими плодами.

Отток веществ, их «перекачивание» к центрам новой мобилизации могут рассцениваться как одна из причин старения и опадения листьев. Экспериментально можно продлить жизнь уже существующих листьев, не давая растению цвести или удаляя вновь образующиеся листья и почки.

У вечнозеленых растений массовый листопад чаще всего приурочен именно к началу роста новых побегов из почек. В частности, у наших хвойных и летне-зимне-зеленых трав массовое отмирание и опадение листьев наблюдаются не осенью, а весной.

У листопадных деревьев и кустарников опадение листьев на зиму имеет важное приспособительное значение. Наибольшую опасность зимой представляет высыхание надземных органов растений, так как потеря влаги в это время года не может быть компенсирована. Сбрасывая листья, растения резко уменьшают испаряющую поверхность; остающиеся органы — ствол и ветви — надежно защищены вторичными покровными тканями. Немалая опасность заключается и в возможности поломок облиственных ветвей от тяжести снега, а на безлистных ветвях снег не накапливается. В сентябре 1971 г. в Московской обл. неожиданно выпал обильный снег, и это оказалось катастрофическим для деревьев, стоявших еще в полном летнем уборе. Под тяжестью снега полегли и сломались куски крон, а иногда и стволы. Для древесных растений, живущих в безморозных климатах с резко выраженным засушливым периодом (тропические саванны и саванновые леса), листопад также помогает переносить засуху.

Однако понижение температуры и влажности редко бывает непосредственной причиной листопада. Метеорологические условия среднерусской осени весьма изменчивы. Иногда и в октябре стоит совершенно летняя погода, однако деревья все же сбрасывают листья в срок, а подготовка к листопаду идет уже с лета.

Биологическими часами, с непогрешимой точностью сигнализирующими растениям о приближении осени, оказывается изменение длины дня.

В процессе старения листа близ его основания у двудольных древесных растений формируется так называемый *отделительный слой*, который состоит из легко рассла-

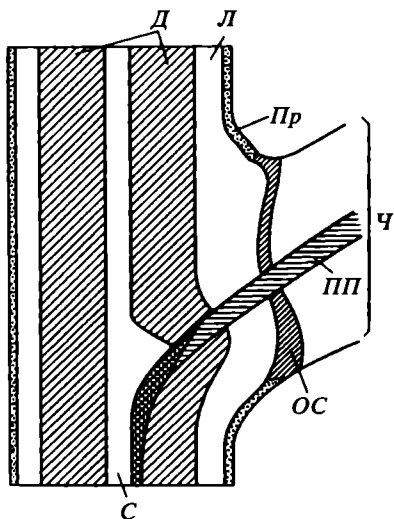


Рис. 142. Образование отделительного слоя:

Ч – черешок листа; ПП – проводящий пучок (листовой след); ОС – отделительный слой; Пр – перидерма; С – сердцевина; Д – древесина; Л – луб

ивающей паренхимы (рис. 142). По этому слою лист и отделяется от стебля, причем на поверхности будущего листового рубца заранее образуется защитный слой пробковой ткани. Некоторое время лист обычно еще держится на жилках – листовых следах, но они скоро разрываются под действием собственной тяжести листа и порывов ветра.

У однодольных и травянистых двудольных отделительного слоя, как правило, не образуется, лист отмирает и разрушается постепенно, оставаясь на стебле.

### 3.3.2.5 Разнообразие листьев

**Листовые серии. Формации листьев.** Листья неодинаковы не только у разных растений, но и в пределах одного растения. Первые листовые органы проростка-семядоли, как правило, и по форме, и по размерам, и часто по функции отличаются от всех последующих листьев. Они также представляют исключение и по способу возникновения. Семядоли формируются у зародыша на ранней фазе, когда он еще не имеет оформившегося апекса побега; они возникают в результате дифференциации тела проэмбрио (предзародыша), а не в виде экзогенных выростов апекса.

О строении и функциях семядолей говорилось в подразд. 3.1.1 и 3.1.2. Здесь лишь напомним, что по сравнению с последующими листьями семядольные листья обычно проще по очертаниям и анатомической структуре. У большинства растений, имеющих во взрослом состоянии сложные или сильно расчлененные листья, семядоли простые, округлые или овальные (горох, дуб, редис, см. рис. 81). При надземном прорастании семядоли имеют зеленую окраску и функционируют как первые органы фотосинтеза; при подземном они обычно бесцветны и работают как запасные и всасывающие органы.

Следующие за семядолями листья проростка и молодого (ювенильного: лат. *juvénilis* — молодой, юношеский) растения образуют листовую серию (рис. 143), в которой иногда наблюдается лишь постепенное увеличение размеров листьев, а иногда — очень резкие изменения их формы в сторону усложнения. Особенно нагляден ряд листьев главного побега у растений, имеющих во взрослом состоянии сложные листья. Так, серия листьев проростка земляники (рис. 143, поз. 1–4) показывает постепенное становление формы ее характерного тройчатого, а у ясеня — непарноперистосложного листа (рис. 143, поз. 15–20). У клевера также первые за семядолями листья простые.

У гороха (рис. 143, поз. 11–14) после простых округлых запасующих семядолей, остающихся под землей, следуют мелкие, недоразвитые листья так называемой *низовой формации* (чешуевидные), у которых имеются небольшие прилистники, а пластинка представлена рудиментом. Затем следуют уже собственно зеленые листья *срединной формации*, но сначала с меньшим числом листочков на рахисе, потом число листочков увеличивается, но постепенно все большая часть их метаморфизуется в усики (см. далее).

На побегах травянистых растений особенно ясно прослеживается переход от срединных ассимилирующих зеленых листьев с их наиболее развитыми пластинками к так называемым верховым или прицветным листьям (гипсофиллам: греч. *hypso* верхний и *phyllo* — лист). Листья *верховой формации* образуются в области соцветия и обычно служат кроющими листьями отдельных цветков или веточек соцветия, защищая их в почке. Они мельче и, как правило, проще по очертаниям, чем срединные, например у земляники (рис. 143, поз. 5–9). Иногда их редукция может доходить до формирования мелких бесцветных пленчатых чешуек — специализированных *прицветников (брактей)*, быстро опадающих или засыхающих после разворачивания соцветия (например, у сирени, черемухи, ландыша, рис. 143, поз. 21).

Нередко верховые листья берут на себя дополнительную функцию — привлечение к соцветию насекомых-опылителей. Это очень ярко выражено у обычного лесного однолетника средней полосы — марьянника дубравного, или иван-да-марьи (*Melampyrum nemorosum*). Верховые листья его соцветия, прикрывающие бутоны, имеют интенсивно фиолетовую или синюю окраску, резко контрастирующую с распустившимися желтыми цветками. По мере распускания цветков прицветные листья теряют синий цвет (антоциан исчезает), несколько разрастаются и зеленеют, превращаясь в типичные фотосинтезирующие, которые снабжают ассимилятами зреющие в их пазухах плоды. Прицветники с контрастной окраской характерны для многих тропических растений, в частности для семейства ароидных, у представителей которого верховой лист — «покрывало» соцветия — бывает ярко-красным, оранжевым, белым (например, у видов рода *Anthurium*, у *Zantedeschia aethiopica*, известной в оранжерейном садоводстве под названием калла, у дикорастущего ароидного средней полосы — белокрыльника болотного, рис. 143, поз. 10).

Чешуевидные листья низовой формации формируются не только на главном побеге после семядолей, как у упомянутых гороха, дуба и других растений с подземным прорастанием. У многолетних растений очень часто каждый годичный побег, или по-

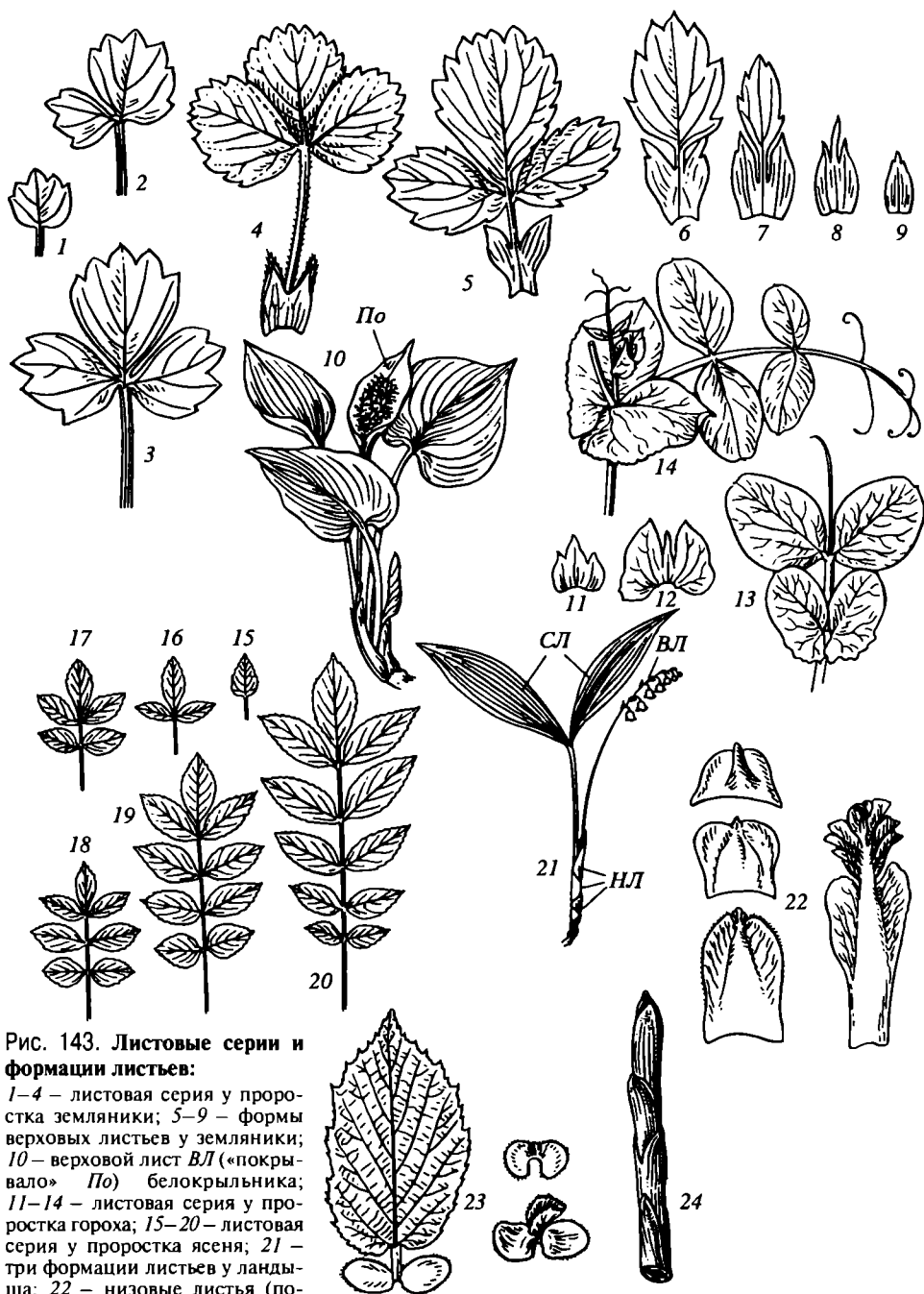


Рис. 143. Листовые серии и формации листьев:

1-4 - листовая серия у проростка земляники; 5-9 - формы верховых листьев у земляники; 10 - верховой лист *ВЛ* («покрывало» *По*) белокрыльника; 11-14 - листовая серия у проростка гороха; 15-20 - листовая серия у проростка ясеня; 21 - три формации листьев у ландыша; 22 - низовые листья (почечные чешуи) у шиповника; 23 - почечные чешуи и срединный лист *СЛ* у орешника; 24 - низовые листья *НЛ* у чемерицы

бег возобновления, вырастающий после периода покоя, начинается с низовых листьев — *катафиллов* (греч. *cata* — нижний; *phylon* — лист). Они обычно выполняют функцию специализированных почечных чешуй, защищающих содержимое почки в неблагоприятный период. Низовые чешуевидные листья с недоразвитой пластинкой и обычно развитой влагалищной частью или прилистниками, имеющие бурю окраску или пленчатые, можно видеть у большинства наших деревьев и кустарников и многолетних трав в период весеннего разворачивания почек (см. рис. 170). На

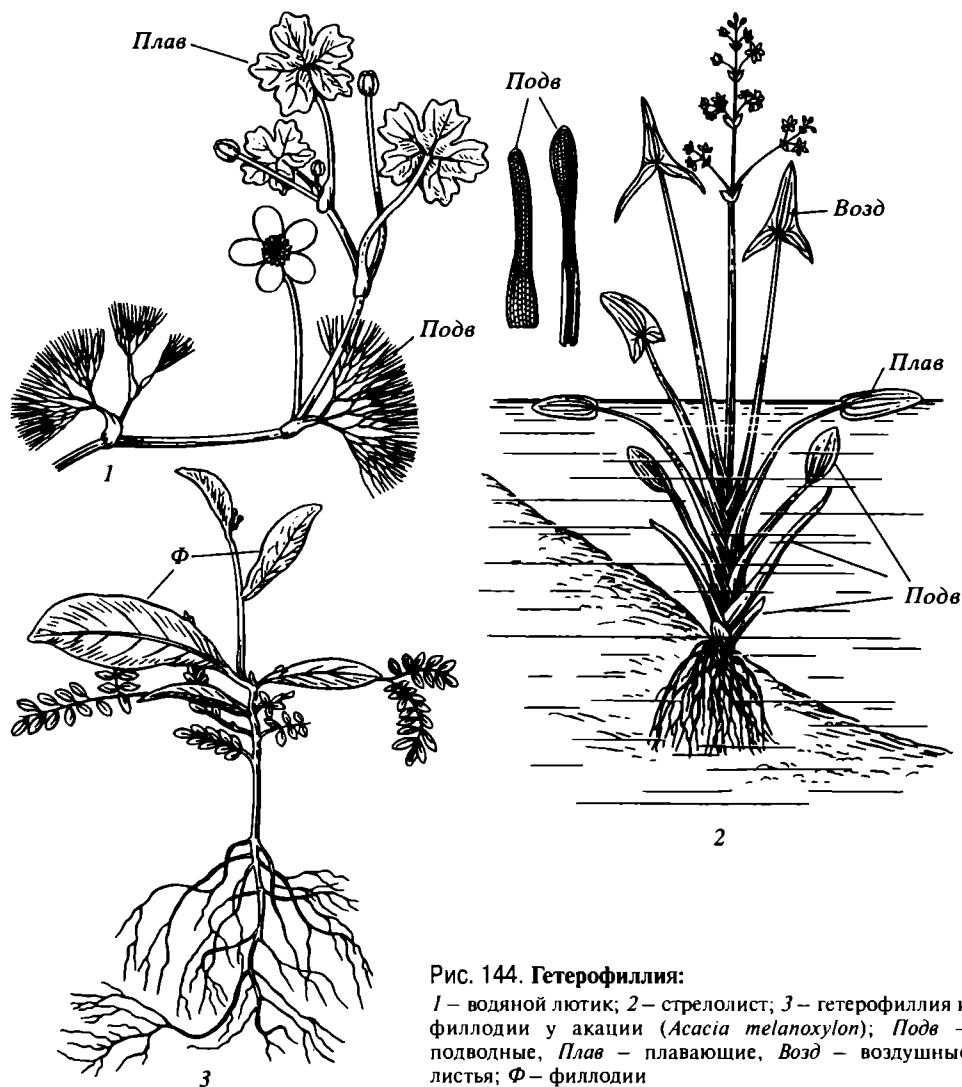


Рис. 144. Гетерофиллия:

1 — водяной лютик; 2 — стрелолист; 3 — гетерофиллия и филлодии у акации (*Acacia melanoxylon*); Подв — подводные, Плав — плавающие, Возд — воздушные листья; Ф — филлодии

рис. 143, поз. 22–24 видно, за счет каких частей листа образованы чешуи у различных растений.

**Разнолистность (гетерофиллия).** Разнообразие форм листьев на одном и том же растении носит название гетерофиллии (греч. *heteros* – разный) или разнолистности в широком смысле. Иногда под *гетерофиллией* понимают (более узко) только различия между листьями срединной формации в пределах растения. Подобные различия могут быть связаны не только с возрастными изменениями апекса, но и с влиянием внешних условий, т.е. гетерофиллия может быть, и довольно часто, экологически обусловленной. Это особенно хорошо выражено у водных растений, побеги которых имеют погруженные и надводные части, например стрелолист, поручейник, водяной лютик (рис. 144, поз. 1, 2). Подводные листья этих растений, лентовидные или многократно нитевидно рассеченные, отличаются от надводных – цельных или лопастных; анатомически они тоже очень различны, что согласуется с особенностями жизни в водной среде (см. подразд. 5.1 и 5.2). Экологическая гетерофиллия имеет место у так называемых филлодийных акаций, обитающих в Австралии. В условиях достаточной влажности (например, в оранжерее) у них формируются двоякоперистосложные листья с нежными листочками; такие же листья образует проросток сразу после семядолей (рис. 144, поз. 3). Но в условиях резко засушливого климата у последующих листьев постепенно редуцируется пластинка, а черешок уплощается и принимает на себя функцию фотосинтеза. Этот листовидный черешок с ксероморфной структурой и называют *филлодием*.

*Анизофиллией* (греч. *anisos* – неравный) называют различия в форме и размерах ассимилирующих листьев на одном и том же узле побега (при супротивном или мутовчатом листорасположении). Чаще всего анизофиллия наблюдается у плагитропных побегов древесных и травянистых растений. Разница размеров обусловлена действием силы тяжести и различием в освещении верхней и нижней сторон побега.

### 3.3.3 Стебель – ось побега

#### 3.3.3.1 Общая характеристика и первичное анатомическое строение стебля

**Общие черты морфологии и функции стебля.** Как следует из общего описания побега (см. подразд. 3.3.1), стебель представляет собой ось побега, состоящую из узлов и междоузлий и растущую за счет как верхушечного, так и вставочного роста. В зависимости от степени вытягивания междоузлий стебли могут быть укороченными и удлиненными; первые могут фактически состоять из одних лишь узлов.

Стебель обычно имеет более или менее цилиндрическую форму и радиальную симметрию в расположении тканей. Однако нередко в поперечном сечении он может быть угловатым – трех-, четырех- или многогранным, иногда же совершенно плоским, сплюснутым (крылатым).

Основные функции стебля – опорная (несущая) и проводящая. Стебель осуществляет связь между корнями и листьями. Кроме того, в многолетних стеблях обыч-

но в том или ином количестве откладываются запасные питательные вещества. Молодые стебли, имеющие под эпидермой хлоренхиму, активно участвуют в фотосинтезе.

Стебли древесных и травянистых растений резко различаются по длительности жизни. Надземные побеги трав сезонного климата живут, как правило, один год, реже два-три года (если они лежачие); продолжительность жизни побегов определяется продолжительностью жизни стебля (листья могут сменяться). У древесных растений стебель существует много лет. Главный стебель дерева называют стволом, у кустарников отдельные крупные стебли именуют стволиками.

**Общие черты анатомического строения стебля.** Анатомическое строение типичного стебля соответствует его главным функциям. В нем развита система проводящих тканей, часто очень сложная, которая связывает воедино все органы растения; наличие механических тканей обеспечивает выполнение стеблем его опорной функции. Стебель, как и весь побег в целом, представляет собой «открытую» систему роста, т.е. он длительное время нарастает и на нем возникают новые органы.

В стебле имеется система меристем, поддерживающих нарастание в длину и толщину. В этом он сходен с корнем. Однако стебель отличается от корня в том отношении, что формирование его тканей из апикальной меристемы не имеет той строго акропетальной последовательности, которая характерна для корня. Эта особенность морфогенеза стебля объясняется тем, что на апексе побега ритмично возникают листовые примордии и поэтому рано вычлняются узлы, а развитие междоузлий запаздывает. Часто рост междоузлий и развитие в них постоянных тканей продолжают длительное время за счет работы тех остаточных (интеркалярных) меристем, которые сохраняются у оснований нескольких более молодых междоузлий. Хорошим примером такого интеркалярного (вставочного) роста может служить стебель злака, у которого апикальная меристема очень рано расходуется на образование соцветия, а быстрое вытягивание побега (колошение) обязано именно вставочному росту.

Таким образом, для стеблей характерна сложная система верхушечных (апикальных), боковых и вставочных меристем.

Ранее (см. подразд. 3.3.1.2) было описано, как в апексе побега возникают гистогены – протодерма, прокамбий и основная меристема, из которых образуются, соответственно, эпидерма, проводящие и основные паренхимные ткани. К этому надо прибавить, что основная меристема, находящаяся между прокамбием и протодермой, превращается в первичную кору стебля, а основная меристема, лежащая внутри от прокамбия, дает сердцевину.

На рис. 145 показана связь верхушечной (апикальной) меристемы с первичной боковой меристемой (прокамбием) и вставочными меристемами.

В апикальной меристеме на уровне первых листовых бугорков обозначается периферическая меристема (инициальное кольцо), а в ней возникает прокамбий, причем на характер прокамбия оказывают сильное влияние листовые зачатки. Прокамбий может возникнуть в виде отдельных пучков или сплошного кольца (рис. 146, а).

В результате деятельности первичных меристем складывается *первичное строение стебля*. Оно может сохраняться длительное время, но если внутри прокамбия возни-



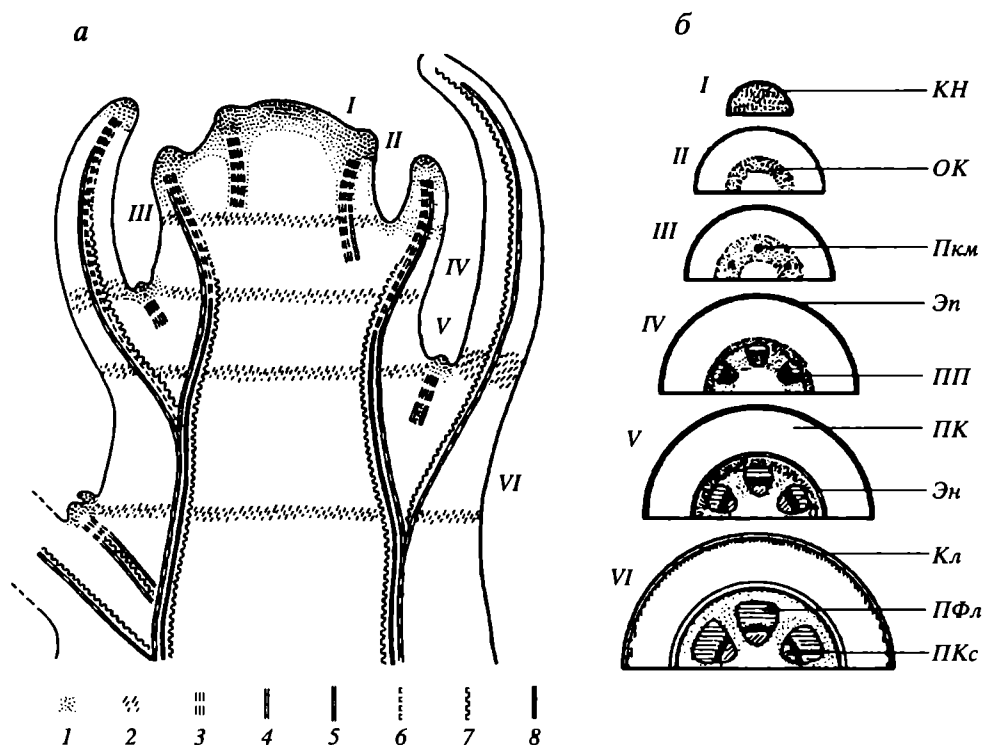


Рис. 145. Схема распределения меристем и дифференциации топографических зон и постоянных тканей в стебле:

*a* — продольный срез верхней части побега; *б* — последовательные этапы (I–VI) формирования анатомической структуры стебля на серии поперечных срезов; 1 — апикальная меристема; 2 — интеркалярная меристема; 3 — прокамбий; 4 — незрелые элементы флоэмы; 5 — зрелые элементы флоэмы; 6 — незрелые элементы ксилемы; 7 — зрелые элементы ксилемы; 8 — камбий; Кл — колленхима; КН — конус нарастания; ОК — образовательное кольцо; ПК — первичная кора; Пкм — прокамбий; ПКс — первичная ксилема; ПП — проводящий пучок; ПФл — первичная флоэма; Эн — эндодерма; Эп — эпидерма

каст камбий, то начинается отложение вторичных проводящих тканей, приводящее к вторичному утолщению. При длительном утолщении эпидерма и первичная кора погибают и заменяются перидермой. Так складывается *вторичное* строение.

Эта типичная картина развития стебля имеет сильные отклонения. Строение стеблей настолько разнообразно, насколько разнообразны условия обитания и морфологические особенности побегов, зависящие от систематической принадлежности растений.

**Расположение первичных тканей.** В стебле, имеющем первичное строение, как и в корне, различают анатомо-топографические зоны: *стелу* (*осевой*, или *центральный, цилиндр*) и *первичную кору*. В отличие от корня первичная кора покрыта снаружи вполне типичной эпидермой с устьицами (рис. 146, б).

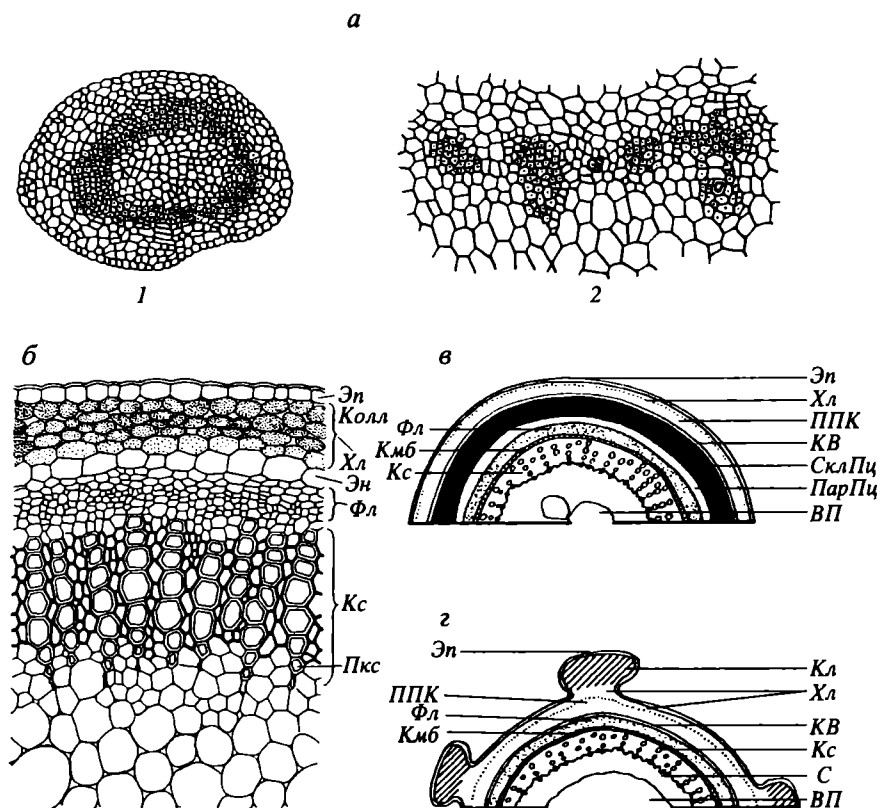


Рис. 146. Заложение прокамбия и типы анатомического строения стеблей двудольных растений:

*а* – заложение прокамбия: 1 – в виде сплошного кольца у резухи (*Arabis*); 2 – в виде пучков у клещевины (*Ricinus*); *б* – клеточное строение стебля подмаренника (*Galium*); *в* – схема строения стебля мыльнянки (*Saponaria*); *г* – схема стебля подмаренника: ВП – воздушная полость, КВ – крахмалоносное влагалище (эндодерма); Колл – колленхима; Кмб – камбий; Кс – ксилема; ПКс – протоксилема; ППК – паренхима перикарпа; С – сердцевина; СкЛПц – склеренхима перикарпа; Хл – хлоренхима; Ф – флоэма; Эп – эндодерма; Эп – эпидерма; ППК – паренхима первичной коры

Граница между стелой и корой выражена гораздо менее четко, нежели в корне, так как внутренний слой коры – эндодерма – не имеет столь характерных признаков, как в корне. Нередко в эндодерме стебля откладываются крахмальные зерна, почему ее называют также *крахмалоносным влагалищем*.

В состав первичной коры входят хлоренхима, механические ткани, неспециализированная паренхима, выделительные, а также некоторые другие ткани. Расположение тканей бывает различным. Обычно хлоренхима расположена в условиях, благоприятных для фотосинтеза, т.е. непосредственно под эпидермой. Она может

образовывать с колленхимой или склеренхимой чередующиеся полосы, проходящие вдоль стебля (рис. 146, з).

Наиболее сложное строение имеет стела. Она возникает в апексе побега постепенно. Сначала на уровне первых листовых примордиев по периферии зачаточного побега на некоторой глубине формируется так называемое *образовательное*, или *инициальное кольцо* (рис. 145, поз. II и 146, а, поз. I) состоящее из быстро делящихся мелких эумеристематических клеток фланговых меристем (см. подразд. 3.3.1.2). Образовательное кольцо и лежащая внутри от него основная меристема дают начало будущей стеле побега. В образовательном кольце возникают прозенхимные клетки прокамбия в виде тяжей или сплошным кольцом (см. рис. 146, а). Если прокамбий располагается только во внутренней части кольца (рис. 145, поз. III), то его наружная часть формирует *перицикл* (рис. 145, поз. VI и 146, в). Если же прокамбий развивается по всей толщине образовательного кольца, то перицикл в стеблях отсутствует (рис. 146, б, з). В отличие от корней, где клетки перицикла долго сохраняют меристематические свойства, в стеблях перицикл представлен постоянными тканями — паренхимой и склеренхимой, которые непосредственно прилегают к первичной коре. Таким образом, стела стебля состоит из двух или трех зон — перицикла, проводящего цилиндра, в котором расположены проводящие ткани, и сердцевины, состоящей из основной паренхимы. Первичные проводящие ткани стебля чаще всего разделены на проводящие пучки, между которыми находятся клетки паренхимы, но иногда деление на пучки неотчетливо (как у сливы, рис. 147) или совсем незаметно (как у подмаренника, см. рис. 146, б). Первичная ксилема лежит рядом с сердцевинной, а первичная флоэма — снаружи от ксилемы, рядом с перициклом или корой. Кроме наружной флоэмы, иногда возникает и внутренняя, которая находится между ксилемой и сердцевинной. Внутренняя флоэма входит в состав пучков (у тыквы), располагается в виде самостоятельных пучков или же образует сплошной слой.

Между проводящими элементами наружной флоэмы и корой часто располагаются волокна. Они входят в состав перицикла, образуя сплошной слой, или собраны около пучков. В последнем случае говорят о сосудисто-волокнистых пучках. Природа склеренхимы, возникающей между корой стебля и проводящими элементами флоэмы, остается не вполне ясной. Ранее считали, что она входит в состав перицикла, однако было показано, что, по крайней мере во многих случаях, волокна возникают в первичной флоэме.

Внутри от проводящих тканей располагается сердцевина, состоящая из неспециализированной паренхимы. Иногда в ней откладываются запасные вещества или рассеяны идиобласты с танинами, слизями и т.д. Часто в ней образуется воздушная полость.

Рассмотренные примеры обнаруживают одну и ту же характерную черту — расположение механических тканей на периферии органа и их отсутствие в центре. Причины этого рассмотрены ранее (см. подразд. 2.2.9).

**Связь проводящих тканей стебля и листьев.** В предыдущих разделах строение стебля рассматривалось преимущественно на поперечных срезах через междоузлие. Од-

нако для полного представления о строении стебля надо выяснить, как его ткани расположены вдоль органа и как они связаны с тканями листьев.

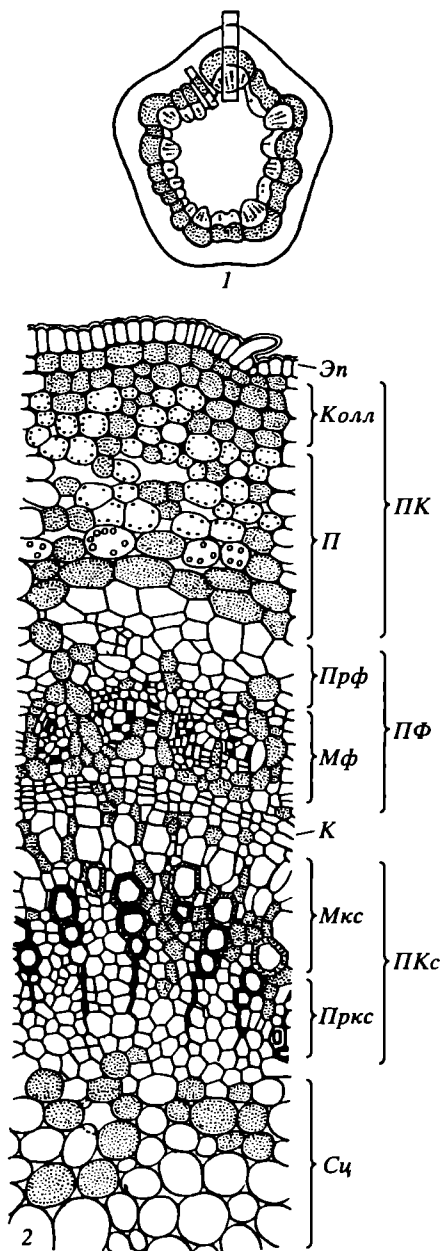
Проводящие ткани листа продолжают непосредственно в стебель. Единая проводящая система побега складывается уже в апексе, где возникают метамеры побега — узлы с листьями и почками (междоузлия дифференцируются несколько позднее). Через узел в ось побега (в его стелу) внедряются растущие прокамбиальные пучки развивающегося листа. Из них и пучков ранее заложенных листьев формируются *общие (синтетические) пучки* растущего побега, которые составляют всю основу проводящей системы стебля.

Разное анатомическое строение узлов побега зависит от числа прокамбиальных пучков в листьях и особенностей их соединения в узле. Совокупность всех пучков листа, входящих в узел, называется *листовым следом*<sup>1</sup>. Протяженность листового следа измеряется от основания листа до слияния его пучков с проводящими тканями стебля. Иногда это слияние наступает очень быстро, но часто пучки листового следа проходят в стебле одно или несколько междоузлий, сохраняя свою индивидуальность (рис. 148).

Листовой след может быть 1–3- или многопучковым. Эти пучки проходят в ось побега через участки паренхимы узла — *листовые лакуны* (листовые щели). По числу лакун в узле

Рис. 147. Поперечный разрез молодого стебля сливы в начале появления камбия:

1 — общая схема; 2 — часть разреза при большом увеличении; К — камбий; Колл — колленхима; Мкс — метаксилема; Мф — метафлоэма; П — паренхима; ПК — первичная кора; ПКс — первичная ксилема; Пркс — протоксилема; Прф — протофлоэма; ПФ — первичная флоэма; Сц — сердцевина; Эп — эпидерма



<sup>1</sup> Иногда термином «листовой след» обозначают отдельные пучки, идущие из листа в стебель.

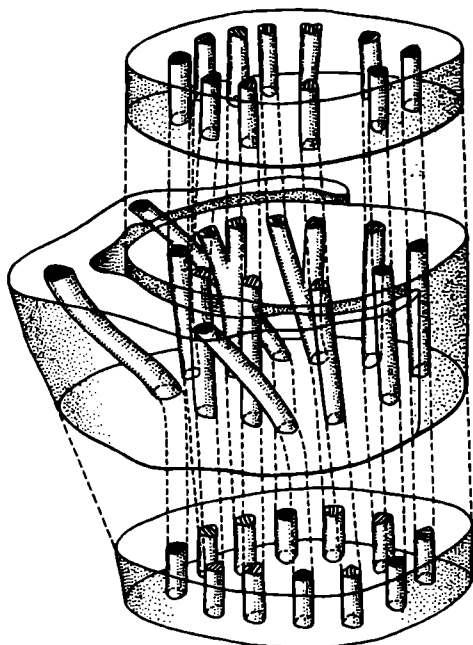


Рис. 148. Прохождение пучков в стебле гравилата (*Geum*). Пучки листового следа зачернены

нодальной анатомии показывают тесную структурно-функциональную связь листьев со стеблем и размытость границ между этими органами на анатомическом уровне. Эти выводы подтверждают справедливость представлений о побеге, как едином вегетативном органе (см. подразд. 3.3.1.1).

**Возникновение первичных тканей из прокамбия.** Прокамбий состоит из узких меристематических клеток, вытянутых вдоль оси стебля. Он становится заметным среди

листовые следы могут быть одно-, трех- и многолакунными. На рис. 149 показаны некоторые типы внедрения листовых следов в стелу стебля.

Картины сосудистой связи листьев и стебля зависят от многих причин — характера листорасположения, величины листьев, типа жилкования и т.д. Очень важно и интересно, что эти картины, так называемая *нодальная* (лат. *nodus* — узел) *анатомия*, оказались характерными (устойчивыми) для семейств, родов и других систематических групп. Сравнивая особенности нодальной анатомии побегов, можно судить о степени родства различных групп растений.

Проводящие пучки, расположенные в стебле в виде кольца (на поперечном разрезе), представляют собой пучки листовых следов (с зачерненной флоэмой) или синтетические пучки (с белой флоэмой). Синтетические пучки имеют более активный камбий (рис. 150).

Результаты исследований в области

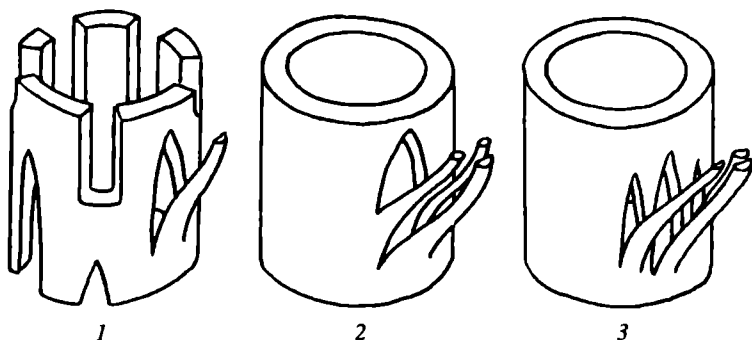


Рис. 149. Некоторые типы внедрения листовых следов в стелу стебля: 1 — однопучковый однолакунный; 2 — трехпучковый однолакунный; 3 — трехпучковый трехлакунный

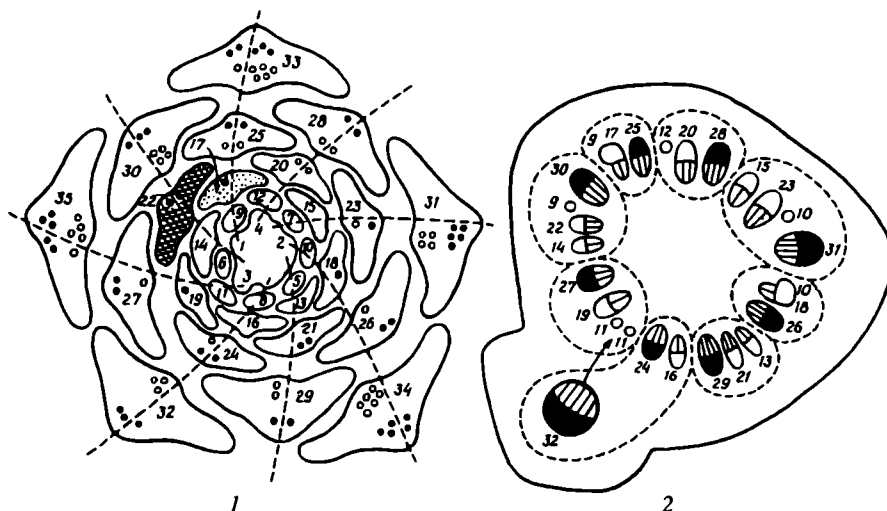


Рис. 150. Взаимосвязь между проводящими системами листьев и стебля у льна (*Linum perenne*). Изогнутые пунктирные линии — парастихи, образуемые листьями, проводящие пучки которых непосредственно связаны друг с другом. Пунктирные линии на поз. 2 очерчивают пучки, относящиеся к одной парастихе. Листья и их пучки пронумерованы в возрастной последовательности. В пучках листовых следов флоэма зачернена, пучки с белой флоэмой — синтетические: 1 — поперечный разрез верхушки побега с самыми молодыми листьями; 2 — поперечный разрез, проведенный на 5,3 мм ниже первого

окружающих его меристематических клеток на очень ранней ступени развития благодаря тому, что его клетки делятся преимущественно продольно, а окружающие клетки сохраняют изодиметричность, со временем увеличиваются в размерах и вакуолизируются (рис. 151).

Прокамбии представляет собой эмбриональную фазу в развитии первичной проводящей системы. Поэтому расположение прокамбия в значительной степени предопределяет последующее расположение проводящей системы. Если прокамбий образует сплошной слой, то из него обычно возникают сплошные слои первичной флоэмы и первичной ксилемы; если же прокамбий состоит из пучков, то возникающие первичные проводящие ткани могут сохранить пучковое строение (хотя очень часто проводящие пучки в дальнейшем сливаются в сплошные слои).

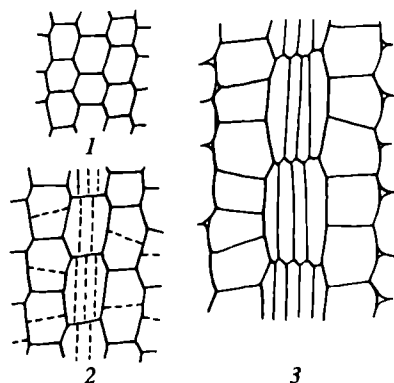


Рис. 151. Схема дифференциации прокамбия при продольном сечении стебля:

1 — начальное состояние; 2 — продольное деление в прокамбии и поперечное в окружающих тканях; 3 — после деления и продольного растяжения

Прокамбий возникает в основании листового зачатка, и отсюда распространяется в двух направлениях — акропетально, т.е. к верхушке листового зачатка, и базипетально, т.е. вниз по стеблю, где молодой прокамбиальный пучок причленяется к другим пучкам, возникшим ранее (см. рис. 145, а).

Развитие первичной ксилемы и первичной флоэмы в прокамбии идет в той же последовательности: сначала под листовыми зачатками, а потом в двух направлениях — акропетальном и базипетальном.

Обычно раньше образуются элементы флоэмы, а затем ксилемы.

Последовательность дифференциации тканей в поперечном направлении показана на рис. 152. Проводящие ткани появляются в то время, когда клетки прокамбия еще продолжают делиться. Первые элементы флоэмы образуются из клеток прокамбия, находящихся на внешней стороне пучка, т.е. около первичной коры. Следующие элементы флоэмы возникают внутрь от первых. Следовательно, флоэма закладывается *экзархно* и развивается *центростремительно*.

Первые элементы флоэмы составляют протофлоэму и обычно недолговечны. Они заменяются элементами *метафлоэмы*, которые сохраняются дольше.

*Протоксилема*, состоящая из кольчатых и спиральных элементов, возникает из клеток прокамбия, лежащих на внутренней стороне пучка, около сердцевины. Затем снаружи от нее образуется *метаксилема*. Таким образом, ксилема закладывается *эндархно* и развивается *центробежно*.

Флоэма и ксилема в поперечном направлении развиваются навстречу друг другу. Так как число клеток прокамбия уже более не увеличивается, а первичные ткани об-

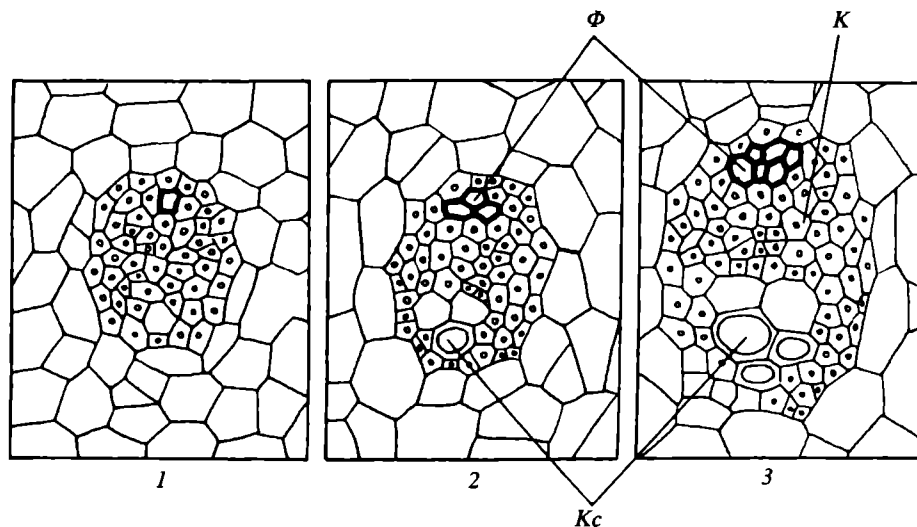


Рис. 152. Схемы дифференциации ксилемы и флоэмы в прокамбии и появления камбия: 1–3 – последовательность дифференциации тканей; К – камбий; Кс – ксилема; Ф – флоэма

разуются путем превращения клеток прокамбия, то прокамбий *расходуется* и его остается все меньше.

В том случае, если клетки прокамбия нацело превращаются в проводящие ткани, возникают закрытые пучки, лишенные камбия, например в стеблях однодольных растений. Однако между первичными ксилемой и флоэмой из остатка прокамбия может возникнуть камбий, который начинает откладывать вторичные проводящие ткани.

**Первичное утолщение стебля.** В утолщении стебля можно различить две фазы, следующие одна за другой, — первичного и вторичного утолщения. Эти фазы отчасти налегают друг на друга, и в ряде случаев резкой границы между ними установить нельзя. В непосредственной близости от конуса нарастания прирост стебля в толщину идет за счет деления и растяжения клеток апикальной меристемы и тех первичных тканей, которые из нее возникают. Это утолщение называют *первичным*. Затем начинается камбиальное, вторичное утолщение.

Первичное утолщение хорошо заметно, если стебли достигают значительной толщины, а камбиальное утолщение отсутствует. Если при этом сильно развивается первичная кора, то утолщение называют *кортикальным* (лат. cortex — кора). Оно хорошо выражено у многих кактусов, запасавших воду в коре (рис. 153, поз. 1). Если же преимущественное развитие получает сердцевина (рис. 153, поз. 2), как, например, в картофельном клубне, то утолщение называют *медуллярным* (лат. medulla — сердцевина). Иногда кора и сердцевина развиты в равной мере.

Размеры первичного утолщения изменяются по мере роста побега в длину, что особенно ясно у травянистых однолетних растений. У проростка апикальная меристема имеет небольшой объем, как и образуемый ею стебель. Затем от узла к узлу объем апекса увеличивается, и при этом соответственно усиливается первичное утолщение стебля, т.е. происходит *рост усиления*. Вследствие этого стебель в нижней части имеет обратноконусовидную форму. В верхней части побега, где образуются цветки, апикальная меристема уменьшается в объеме, и стебель сужается (рис. 154). Эта общая форма стебля, создаваемая первичным утолщением, может частично или полностью маскироваться отложением вторичных тканей (рис. 155).

**Эволюционное усложнение первичной структуры стебля.** К 70-м годам XIX в. в результате трудов немецких ученых ботаников Хуго фон Моля и Генриха Антона де Бари и физиолога

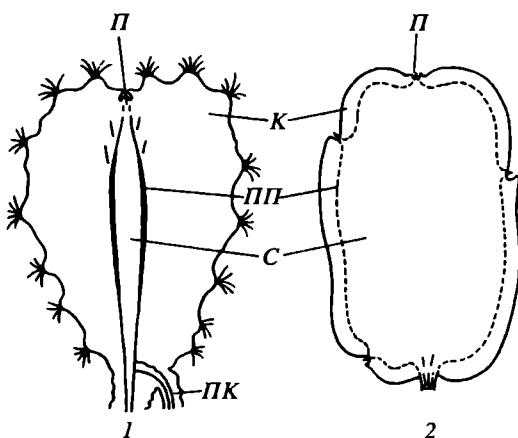


Рис. 153. Первичное утолщение стебля:

1 — кортикальное у кактуса (*Echinocactus*); 2 — медуллярное в клубне картофеля; К — кора; П — почка; ПК — придаточный корень; ПП — проводящие пучки; С — сердцевина



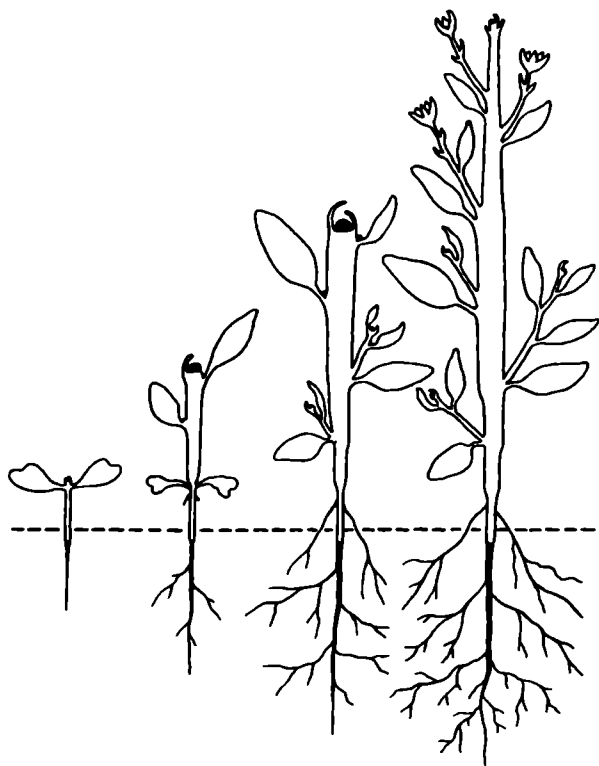


Рис. 154. Увеличение объема апикальной меристемы и рост усиления. Апикальные меристемы зачернены

растений растений Юлиуса Сакса сложилось представление о том, что стебель состоит из трех систем тканей — эпидермы, основной паренхимы и погруженных в паренхиму проводящих пучков. Однако изучение всего разнообразия в строении и распределении пучков не могло дать четкой картины того, как в ходе эволюции возникли разные типы строения стебля. Это затруднение было преодолено стелярной теорией, основу которой заложил французский ботаник Филипп ван Тигем (1839–1914).

Тигем впервые понятием стелы обозначил совокупность первичных проводящих тканей корня и окружающих их клеток перицикла. Затем он это понятие распространил на стебель, понимая под стелой всю совокупность первичных проводящих тканей вместе с заключенными между ними прочими тканями и прилегающим к коре перициклом.

В последующие годы стелярная теория получила блестящее подтверждение при изучении современных и вымерших растений, в особенности риниофитов и близких к ним форм. Были установлены стелярные типы, характерные для крупных групп высших растений, и эволюционная преемственность этих типов. Важно отметить, что стелярная теория, описывающая главные направления эволюции в анатомическом строении осевых органов, вполне согласуется с положениями теломной теории,

которая рассматривает эволюционное становление побега и корня высших растений (см. подразд. 1.3).

Наиболее древний и примитивный тип стелы — *гаплостела* (греч. haplos — простой), иначе — *протостела*. Некоторые ботаники не делают различия между этими терминами, другие протостелой обозначают все типы стел, лишенные сердцевины, т.е. гаплостелу, актиностелу и некоторые другие.

Гаплостела состоит из сплошного тяжа ксилемы, покрытого слоем флоэмы. Ею обладали теломы риниофитов и стебли некоторых других примитивных растений (рис. 156, поз. 1). Гаплостела встречается также в стеблях некоторых современных высших споровых растений.

Из гаплостелы развилась актиностела (греч. actinos — луч), ксилема которой на поперечном разрезе имеет вид звезды (рис. 156, поз. 2, 3); протоксилема закладывается на концах лучей этой звезды, т.е. экзархно. Затем развитие ксилемы идет центростремительно. Актиностела также характерна для примитивных растений (плауновидных, вымерших хвощевидных и др.). Причины перехода от гаплостелы к актиностеле следующие. Во-первых, этот переход связан с появлением пучков, идущих в боковые органы побега (рис. 156, поз. 2). Во-вторых, в актиностеле ксилема и флоэма имеют большую поверхность соприкосновения с окружающими живыми тканями, что способствует лучшему проведению веществ.

Следующий этап — переход к сифоностеле (греч. siphon — трубка), в которой появляется сердцевина (рис. 156, поз. 4). Возникновение сифоностелы сделало возможным существование более крупных организмов, так как перемещение ксилемы, игравшей роль арматурной ткани, на периферию стебля и образование трубчатой конструкции сделали стебель более прочным. Кроме того, возникновение сердцевинны еще более увеличило поверхность соприкосновения проводящих элементов с живыми тканями. Наличие паренхимной сердцевинны облегчило и запасающие функции стебля.

Дальнейшее эволюционное усложнение стелы связано с развитием крупных листьев и боковых побегов, которые при отхождении от стебля образуют большие лакуны, заполненные паренхимой. Вследствие этого сифоностела паренхимными полостями (первичными сердцевинными лучами), идущими от сердцевинны к коре в радиальном направлении, рассекается на отдельные пучки, сохраняющие общее расположение по цилиндрической поверхности (на поперечном разрезе — кольцом).

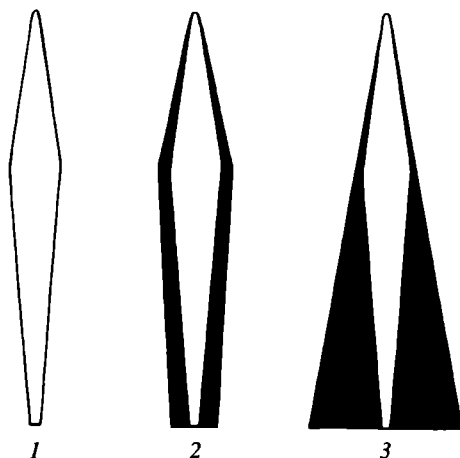


Рис. 155. Рост усиления у двудольных. Первичные ткани — белые, вторичные — черные: 1 — не замаскирован вторичным утолщением; 2 — замаскирован не полностью; 3 — замаскирован полностью

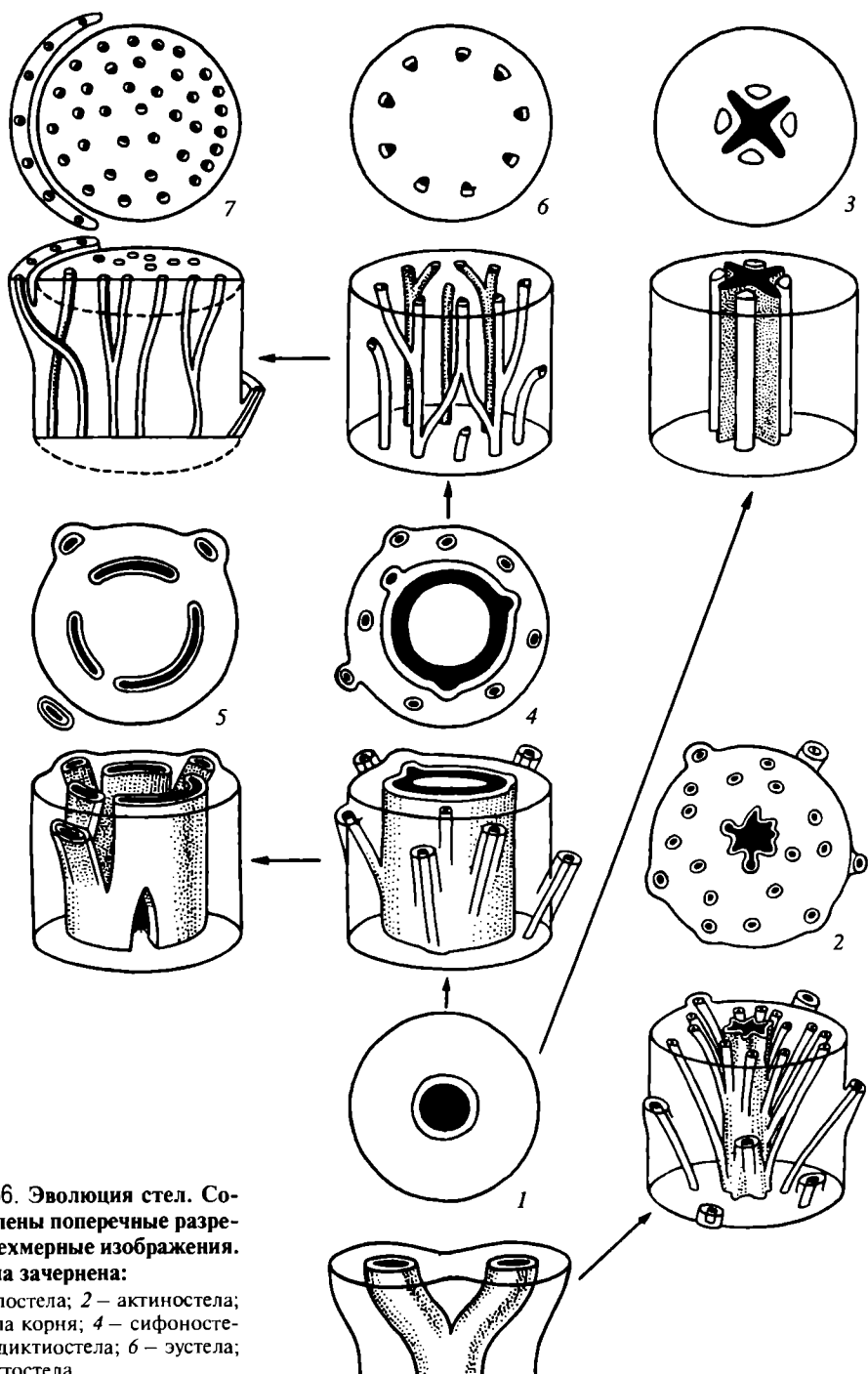


Рис. 156. Эволюция стел. Сопоставлены поперечные разрезы и трехмерные изображения. Ксилема зачернена:  
 1 – гаплостела; 2 – актиностела;  
 3 – стела корня; 4 – сифоностела; 5 – диктиостела; 6 – эустела;  
 7 – атактостела

Возникает диктиостела (греч. dictyon – сеть) и эустела (греч. eu – хороший, истинный). Диктиостела (рис. 156, поз. 5) характерна для папоротников, лишенных камбия. Эустела (рис. 156, поз. 6) характерна для семенных растений. Она составлена коллатеральными открытыми пучками с эндархной ксилемой.

Последнее звено в эволюции стелы стебля представляет атактостела (греч. а – отрицание и taktos – расположение в порядке) однодольных растений. Она отличается от эустелы отсутствием камбия и сложной картиной прохождения пучков, при которой отдельные пучки листовых следов отклоняются к центру стебля, а затем наружу. Поэтому пучки распределены по всему поперечному сечению стебля (рис. 156, поз. 7). Особенности атактостелы описаны подробнее далее.

Стела корня, вероятно, возникла из гаплостелы, однако ее эволюция пошла в ином направлении, чем в побеге. С актиностелой побега она имеет некоторое отдаленное сходство лишь на поперечном разрезе, но при анализе того, как проводящие органы следуют вдоль органа, обнаруживает принципиальные отличия (рис. 156, поз. 3). Все особенности корневой стелы объясняется приспособлением к почвенному питанию.

Стелу корня нельзя называть радиальным пучком, как это нередко делают, так как она соответствует не отдельному пучку, а совокупности всех проводящих тканей органа.

### 3.3.3.2 Вторичное анатомическое строение стебля

**Переход ко вторичному утолщению и работа камбия.** Возникновение камбия и интенсивность его работы неодинаковы у различных растений. Следующий морфогенетический ряд (рис. 157) выражает постепенное затухание деятельности камбия и его полное исчезновение.

1. С самого начала камбий возникает как непрерывный слой (кольцо) в сплошном прокамбии и затем длительно откладывает сплошные слои вторичных проводящих тканей (рис. 157, поз. 1).

2. В прокамбиальных пучках сначала возникает пучковый камбий. Затем между разобщенными прослойками пучкового камбия появляются перемишки межпучкового камбия, после чего образовавшийся непрерывный камбиальный слой откладывает слои вторичных тканей (рис. 157, поз. 2).

3. В обособленных прокамбиальных пучках таким же образом возникает пучковый, а затем и межпучковый камбий. Однако межпучковый камбий образует только механические элементы, составляющие в совокупности с пучками трубчатую скелетную конструкцию (рис. 157, поз. 3), или камбий между проводящими пучками образует тонкостенную паренхиму, неотличимую от паренхимы коры и сердцевинны (рис. 157, поз. 4).

5. Камбий вообще не образуется, и проводящие пучки, составленные первичными тканями, включены в однородную первичную паренхиму (рис. 157, поз. 5).

Многолетние, длительно утолщающиеся стебли деревьев и кустарников чаще всего развиваются по типу 1 и 2 (см. рис. 157); недолговечные стебли с ограниченным

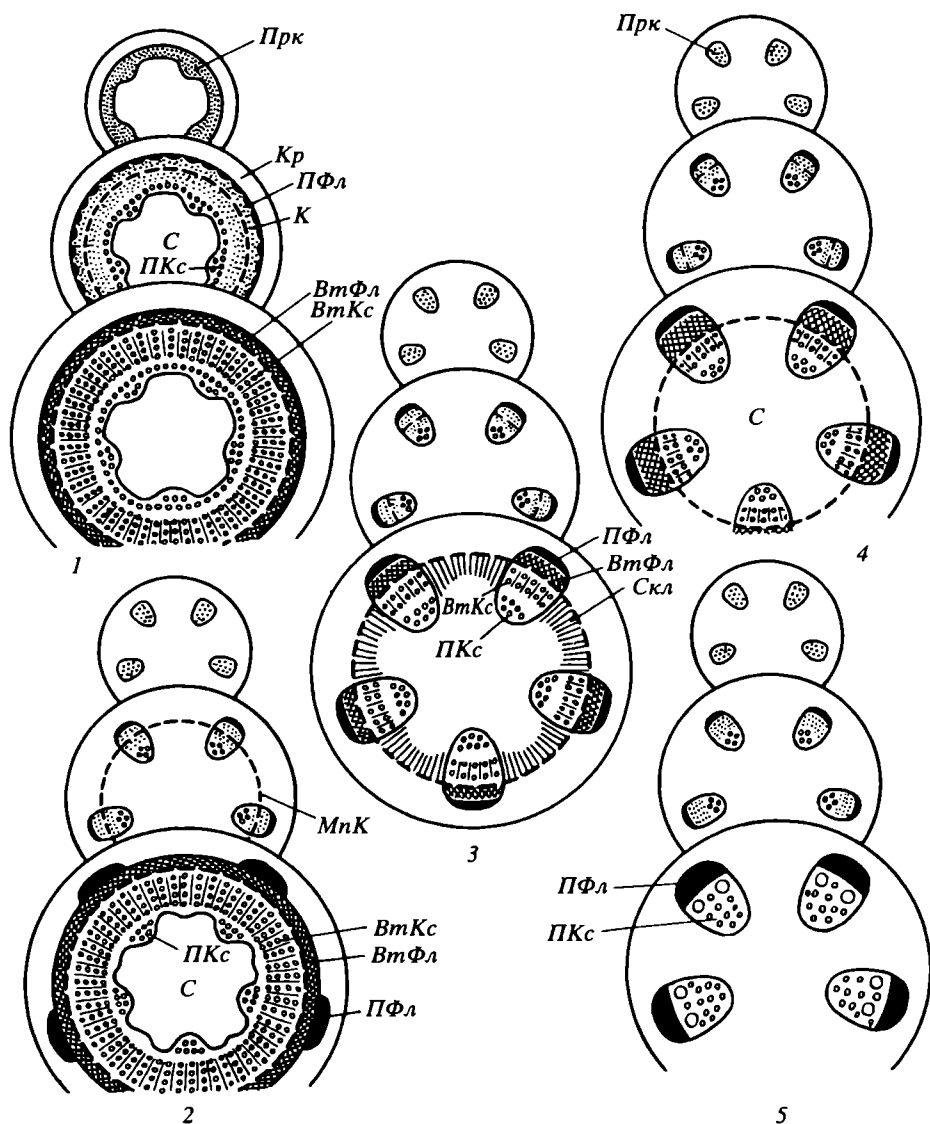


Рис. 157. Развитие прокамбия, камбия и проводящих тканей в стебле:

1–5 – разные типы стеблей (по разрезам на трех уровнях); *ВтКс* – вторичная ксилема; *ВтФл* – вторичная флоэма; *К* – камбий; *Кр* – первичная кора; *МлК* – межлучковый камбий; *ПКс* – первичная ксилема; *Прк* – прокамбий; *ПФл* – первичная флоэма; *С* – сердцевина; *Скл* – склеренхима

утолщением чаще сохраняют пучковое строение (типы 3, 4). На заложение и работу камбия большое влияние оказывают число и величина листьев, их расположение на побеге. Отсутствие камбия (тип 5) характерно для всех однодольных растений, как древесных, так и травянистых.

Камбий состоит из тонкостенных веретеновидных клеток, заостренных на концах и вытянутых вдоль оси стебля (рис. 158, поз. 1). Плоские широкие стороны каждой клетки обращены внутрь (к ксилеме) и наружу (к флоэме). Остальными стенками клетка смыкается с соседними клетками камбия.

Деление клетки происходит тангенциально, т.е. параллельно плоским сторонам. После каждого деления одна из дочерних клеток сохраняет способность к повторному делению, т.е. действует как инициальная клетка. Другая дочерняя клетка может еще разделиться два-три раза, но судьба всех ее производных предreshена: если они расположены внутрь от инициальной клетки, то превращаются в элементы ксилемы; если наружу, то в элементы флоэмы (рис. 158, поз. 2). Обычно внутрь откладывается большее число производных, чем наружу, и ксилема нарастает быстрее флоэмы.

Образуемые камбием клетки не сразу теряют сходство с камбиальными инициалами по общей форме и содержанию. Совокупность этих похожих на камбий клеток обозначают *камбиальной зоной*. Однако в этой зоне имеется только один слой инициалей, которые способны сохранять свою активность очень долго — в стволах некоторых деревьев тысячи лет.

Как сказано выше, вторичную ксилему называют просто *древесиной*, а вторичную флоэму — *лубом*.

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.

Кроме сильно вытянутых (веретеновидных) клеток, камбий содержит группы коротких, лучевых, инициальных клеток, дающих начало *лубодревесинным лучам* (их иначе называют вторичными сердцевинными лучами). Эти группы дополнительно возникают в определенной последовательности путем поперечного деления веретеновидных клеток камбия. Возникнув, он непрерывно наращивает новые лубодревесинные лучи.

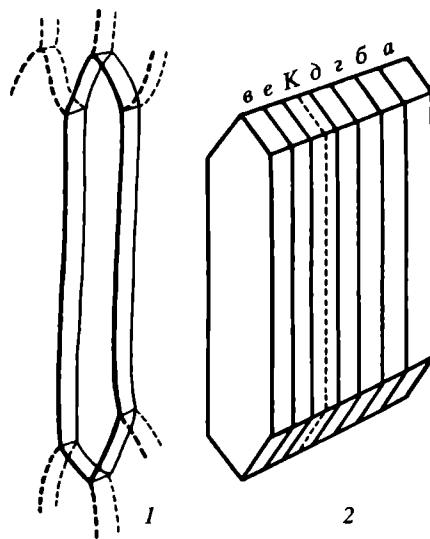


Рис. 158. Образование элементов древесины и луба из камбия:

1 — форма инициальной веретеновидной клетки камбия; 2 — порядок двустороннего отложения элементов (a–e); K — инициальная клетка камбия (в ней пунктиром показана плоскость следующего деления)

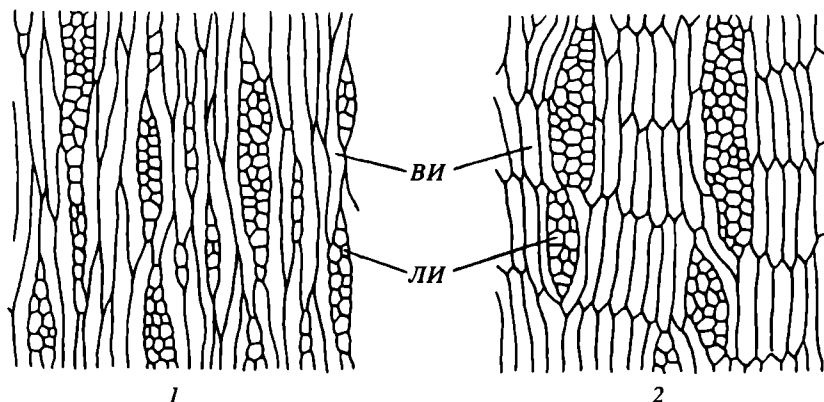


Рис. 159. Тангенциальные разрезы через неярусный камбий грецкого ореха 1 и ярусный камбий белой акации 2:

*ВИ* – вытянутые (верстеновидные) инициали; *ЛИ* – лучевые (короткие) инициали

На рис. 159 показаны два типа расположения клеток камбия. Неярусное расположение считается более примитивным.

**Общие черты строения стеблей с длительным вторичным утолщением.** У древесных семенных растений камбиальное утолщение продолжается долгие годы. Гигантская секвойя образует ствол толщиной свыше 10 м. Ниже описано строение ствола, типичное для древесных растений умеренных широт.

Центр ствола занят древесиной, составляющей около 0,9 всего объема органа. На поверхности древесины находится тончайший слой камбия, а наружу от него – вторичная кора (рис. 160). В состав вторичной коры входят вторичная флоэма (луб), остатки первичной флоэмы и первичной коры, а также перидерма, образованная на поверхности ствола на смену эпидерме. Позднее первичные ткани становятся совершенно неразличимыми, а из наружных слоев вторичной коры формируется третичная покровная ткань – корка.

Массовый транспорт веществ в стволе идет по молодым слоям луба и древесины, расположенным около камбия. Луб обычно через год (после перезимовывания) теряет способность к этому транспорту, древесина сохраняет эту способность дольше – несколько лет. На смену стареющим тканям камбий откладывает молодые жизнедеятельные слои. Таким образом, в стволе дерева одновременно протескают два процесса – включение молодых слоев в проведение веществ и выключение стареющих. Эти противоположные процессы согласованы, и около камбия сохраняется тонкий слой постоянной толщины, состоящий из жизнедеятельных тканей.

Основная масса ствола состоит из мертвых клеток и не принимает непосредственного участия в транспорте веществ. Тем не менее отмершие ткани имеют громадное значение: древесина поддерживает колоссальную тяжесть кроны, а мертвые ткани коры защищают внутренние ткани.

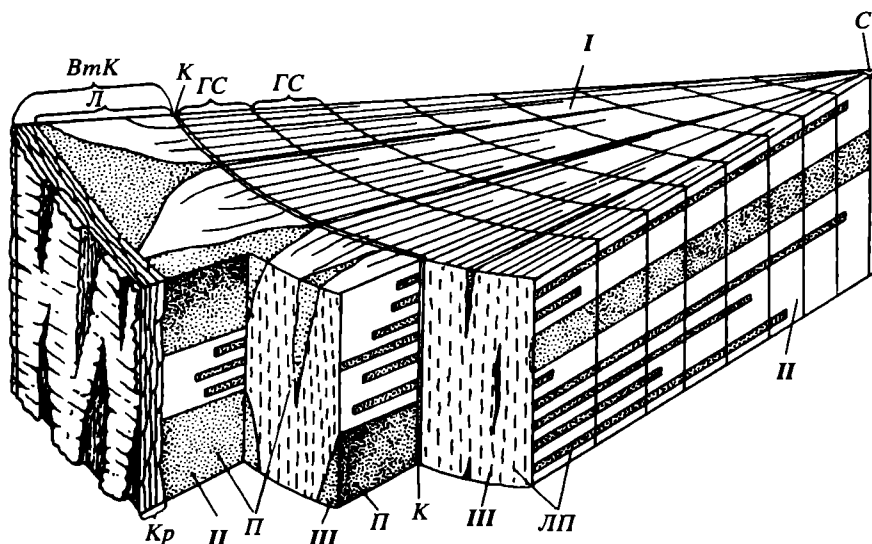


Рис. 160. Объемная схема строения восьмилетнего древесного ствола с направлениями разрезов:

*I* – поперечным; *II* – продольным радиальным; *III* – продольным тангенциальным; *BmK* – вторичная кора; *ГС* – годовичные слои («кольца»); *К* – камбий; *Кр* – корка; *Л* – луб; *ЛП* – лучевая паренхима (лубодревесинные лучи); *П* – первичный (сердцевинный) лубодревесинный луч; *С* – сердцевина

В состав древесины, так же как и в состав луба, входят различные элементы. Для того чтобы представить, как эти элементы сочетаются в пространстве, надо сопоставить картины, возникающие при разрезах через ствол в трех взаимно перпендикулярных направлениях — поперечном, продольном радиальном и продольном тангенциальном (см. рис. 160). Для более точного анализа, кроме того, изучают мацерированный материал. Чтобы вызвать мацерацию, кусочек ткани кипятят в смеси азотной кислоты и бертолетовой соли. После разрушения межклеточного вещества клетки разъединяются, и их можно детально изучить.

**Строение древесины.** Возникновение особого раздела анатомии растений, посвященного изучению древесины, объясняется прежде всего практическим значением, которое древесина имела во все времена человеческой истории. Несмотря на широкое использование металлов, синтетических материалов, древесина не только не теряет своего значения, но, наоборот, находит все более широкое применение.

Древесина различных древесных пород резко отличается по технологическим качествам, следовательно, требует особой обработки и имеет разные сферы применения. В основе технологии лежит знание анатомических особенностей древесины.

Древесина с большим содержанием толстостенных элементов отличается плотностью и твердостью. Ее используют там, где требуется прочность. Древесина, состоя-



шая из тонкостенных элементов и обладающая равномерным сложением (например, древесина липы и осины), хорошо обрабатывается. Древесина березы, хотя и тверда, очень быстро гниет, поэтому ее нельзя употреблять для построек, подвергающихся действию влаги. Древесину ели и сосны очень широко используют в самых различных отраслях народного хозяйства — для строительства, мебельного производства, выделки бумаги и многого другого.

Декоративные качества древесины также определяются анатомическим строением. Ценная древесина, используемая для мебельного производства, обладает красивым цветом и текстурой (характерным рисунком лучей и годовичных слоев). Лакирование, полировка, протравка и подкраска усиливают и выявляют естественные декоративные качества.

Древесина привлекает внимание анатомов и по той причине, что признаки ее строения очень устойчивы. По небольшому кусочку древесины точно определяют принадлежность к тому или иному виду.

Наряду с известными нам сосудами, трахеидами и древесинными волокнами (волокнами либриформа) в состав древесины входят живые клетки лучей (лучевой, или древесной, паренхимы), клетки вертикальной (древесинной) паренхимы, а также элементы, имеющие промежуточный характер, — волокнистые трахеиды, перегородчатые и замещающие волокна (рис. 161).

Главная масса древесины составлена клетками, лишенными живого содержимого (сосуды, трахеиды, волокна). Среди них распределены живые элементы лучевой и вертикальной паренхим, образующие связную систему, по которой передвигаются запасные вещества. В этих же живых клетках откладываются запасные вещества, которые весной превращаются в сахара и с водным током поднимаются по водопроводящим элементам древесины вверх, к молодым, энергично растущим побегам.

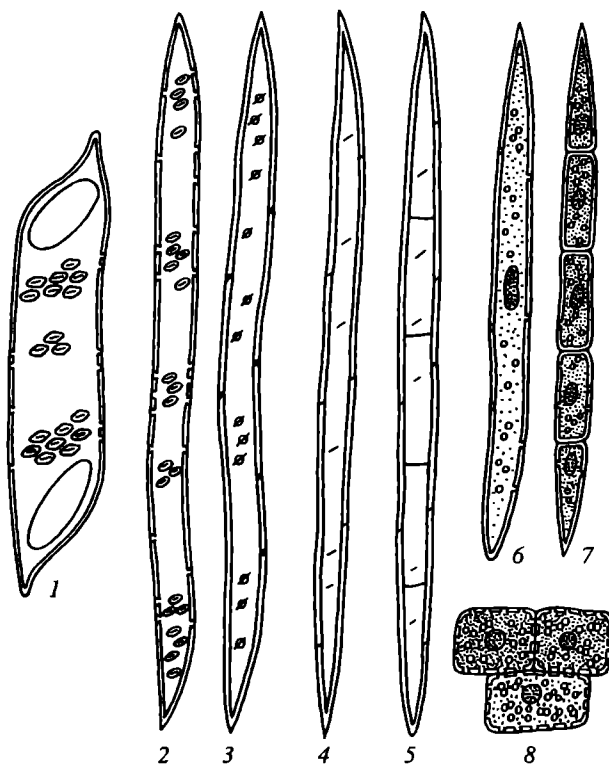
Установлено, что, хотя ложом массового транспорта воды служат сосуды и трахеиды, древесина в целом выполняет свою водопроводящую функцию лишь до тех пор, пока в ней содержатся живые элементы.

Горизонтальные ленточки древесинных лучей образуются лучевыми инициалами камбия. Так как соседние лучи не параллельны, а расходятся наружу по радиусам, то при утолщении ствола наружные участки лучей удаляются друг от друга. Увеличение расстояния между ними ухудшает деятельность тех клеток, которые оказываются слишком удаленными от лучей. Поэтому время от времени между старыми лучами появляются новые.

Одна и та же веретенновидная инициальная клетка камбия может в известной последовательности образовать любой из перечисленных ранее элементов древесины, за исключением лучевой паренхимы. Однако все элементы расположены в древесине строго упорядоченно. Камбий работает с определенной ритмичностью, зависящей от сезонов года. Наивысшей активностью камбий обладает весной, когда растут молодые побеги и разворачиваются листья. В это время камбий откладывает преимущественно водопроводящие элементы с широкими полостями и тонкими стенками. Летом активность камбия снижается. Он откладывает преимущественно узкие

Рис. 161. Элементы, входящие в состав древесины:

1 — членик сосуда; 2 — проводящая трахеида; 3 — волокнистая трахеида; 4 — древесинное волокно (волокно либриформа); 5 — перегородчатое волокно; 6 — замещающее волокно; 7 — тяж вертикальной древесинной паренхимы; 8 — лучевая (радиальная) паренхима



элементы с толстыми стенками (волокна и толстостенные трахеиды). К осени камбий совсем прекращает работу.

После осенне-зимнего покоя работа камбия возобновляется следующей весной. Так как переход от весенней (ранней) к летней (поздней) древесине постепенный, а от летней к весенней — резкий, внезапный, то в древесине возникают годовичные слои с отчетливыми границами. На поперечном разрезе эти слои видны как годовичные кольца.

По числу годовичных слоев устанавливают возраст побега. Однако многие деревья, растущие во влажных тропиках, где зима и лето по температуре и обилию осадков почти не различаются, не образуют заметных годовичных слоев.

В условиях умеренного климата может наблюдаться несоответствие между возрастом дерева и числом годовичных слоев в основании его ствола, так как в неблагоприятных условиях слои могут не возникать. Напротив, удвоение слоев наблюдалось в тех случаях, когда листья деревьев уничтожались вредителями: после некоторой остановки в росте деревья снова покрывались листьями и камбий откладывал древесину, сходную с весенней.

На ширину годовичных слоев влияют условия произрастания. У ели, растущей в условиях сильного затенения, образуются такие узкие слои, что для их подсчета требуется сильная лупа. При этом оказывается, что маленькая усыхающая елочка высотой до 1,5 м и с толщиной стволика в 2 см — ровесница соседней 20–30-летней ели, которая ее обогнала в росте и заглушила.

На ширину слоев влияют погодные условия. В благоприятные годы образуются широкие слои, а в неблагоприятные — узкие. Сопоставляя чередование слоев во многих образцах древесины, можно вычертить график, отражающий колебания погодных условий за многие века. В свою очередь, сравнивая с этим графиком чередование широких и узких слоев на каком-либо образце древесины, определяют его абсолютный возраст.

Применив этот дендрохронологический метод, анатомы и археологи, например, смогли определить возраст бревен, служивших мостовой в древнем Новгороде.

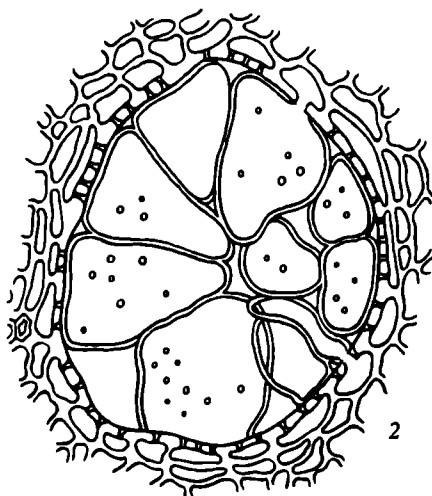
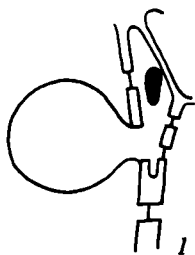


Рис. 162. Тиллы:

1 — образование тиллы из паренхимной клетки; 2 — сосуд, заполненный тилами

Возрастные изменения, приводящие к отмиранию всех живых элементов древесины, включают морфологические изменения и образование ряда веществ. У ряда растений образуются тиллы (греч. *tilos* — мешок). Тилла представляет собой вырост живой клетки, внедрившийся в полость сосуда через пору (рис. 162). Тиллы закупоривают сосуды и прекращают передвижение по ним веществ (иногда временно). Часто стенки тил сильно утолщаются, а внутри их накапливаются смолы и дубильные вещества, препятствующие деятельности грибов — разрушителей древесины. Тиллы могут также выполнять запасную функцию.

Молодую древесину, лежащую около камбия, называют *заболонной* или просто *заболонью*. Внутри от заболони расположена древесина, которая имеет меньшую влажность и, видимо, почти не принимает участия в проведении воды, хотя может служить резервуаром запасной воды. Если эта древесина по виду не отличается от заболони, то ее называют *спелой*. Соответственно, породы, имеющие спелую древесину (осина, бук, ель, груша и др.), называют *спелодревесными*. У ряда других пород (сосны, дуба, ясеня, вяза) внутренняя древесина (ядро) имеет более темный по сравнению с заболонью цвет. В

ней сильно выражен тиллозис, образуется много танинов, красящих и смолистых веществ. Такие древесины называют *ядровыми*.

Анатомы много сил затратили на то, чтобы выяснить, в каких направлениях шла эволюция древесины.

Степень эволюционного развития древесины оценивают по многим признакам. Один из важнейших — наличие или отсутствие сосудов. У высших споровых и голо-семенных растений водопроводящие элементы представлены только трахеидами (об исключениях см. в подразд. 2.2.10.2).

В качестве примера древесины, лишенной сосудов, рассмотрим древесину сосны (рис. 163).

Основную массу этой древесины составляют трахеиды. Длина отдельной трахеиды достигает 4 мм и в 100 раз превышает ее толщину. На поперечном разрезе трахеиды расположены правильными радиальными рядами. Каждый ряд отложен одной клеткой камбия. Ранняя древесина составлена широкополостными тонкостенными трахеидами с хорошо выраженными окаймленными порами на радиальных стенках.

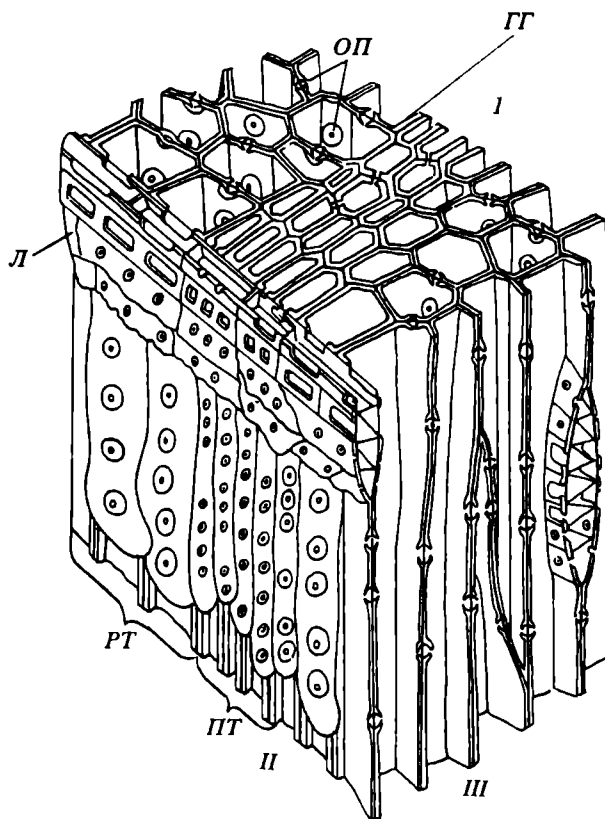


Рис. 163. Объемная схема строения древесины хвойного растения:

I—III — соответственно поперечный, продольный радиальный и продольный тангенциальный направления разрезов; ГГ — граница годичных слоев; Л — луч; ОП — окаймленная пора; ПТ — поздние трахеиды; РТ — ранние трахеиды

Эти трахеиды выполняют преимущественно водопроводящую функцию. В поздней древесине трахеиды иного вида. Они имеют толстые стенки и узкие полости, выполняющая преимущественно механическую функцию. Между годичными слоями граница очень резкая.

Среди трахеид проходят лучи, строение которых хорошо выявляется на радиальном и тангенциальном разрезах. Каждый луч представляет собой ленточку, проходящую радиально из древесины сквозь камбий в кору. Древесинный луч составлен клетками двух типов. Верхний и нижний ярусы луча состоят из мертвых клеток, вытянутых в радиальном направлении (вдоль луча). На их стенках видны мелкие окаймленные поры. Эти клетки называют *лучевыми трахеидами*. Их главная функция – проведение воды в радиальном направлении. Клетки луча, расположенные в среднем ярусе, остаются живыми, в них заметны протопласты и запасные вещества. На их радиальных стенках располагаются крупные полуокаймленные поры прямоугольной формы (так называемые «оконцевые поры»). По паренхимным клеткам луча в радиальном направлении передвигаются пластические вещества.

Кроме этих элементов, в древесине сосны имеется целая система вертикальных и горизонтальных смоляных каналов (их строение описано ранее, см. подразд. 2.2.8). Полости каналов заполнены смолой, которая при повреждении вытекает наружу, летучие фракции испаряются, смола затвердевает и закрывает рану.

Хотя древесина сосны лишена сосудов (и в этом отношении примитивнее древесины покрытосеменных), в ней имеются черты высокой специализации – дифференциация трахеид на водопроводящие и механические, наличие в трахеидах сложно построенных пор, два типа клеток в лучах и наличие сложной системы смоляных каналов. Это показывает, во-первых, что высоту организации какой-либо структуры нельзя оценивать только по одному признаку и, во-вторых, что эволюция хвойных шла по особому пути, независимо от эволюции покрытосеменных.

Для древесины покрытосеменных характерно наличие сосудов. Однако и среди них имеются виды, лишенные сосудов. Здесь следует четко различать две группы: 1) вторично бессосудистых растений, предки которых обладали сосудами, но утратили их в процессе регрессивной эволюции (приспособления к водному образу жизни, паразитизму); 2) первично бессосудистых растений, предки которых сосудов никогда не имели.

Решение вопроса, к какой группе относится то или иное растение, часто наталкивается на большие трудности. Например, кувшинка и кубышка из семейства кувшинковых лишены сосудов, однако, несмотря на их водный образ жизни, имеются доводы за то, что они относятся к группе первично бессосудистых растений.

В настоящее время известно 10 родов из 5 семейств, которые принадлежат к первично бессосудистым растениям. Это роды: *Drimys*, *Bubbia*, *Exospermum*, *Zygospermum*, *Belliolum*, *Pseudowintera* из семейства Винтеровые, отдаленно связанного с семейством Магнолиевые; *Amborella* из одноименного семейства, относящегося к порядку Лавровые; *Sarcandra* из систематически обособленного семейства Хлорантовых; *Tetracentron* и *Trochodendron* – оба из одноименных семейств порядка Гаммелидовые. Древесина перечисленных гомотилирных растений (греч. *homos* –

одинаковый и *xylem* — древесина) состоит в основном из трахейд и по совокупности признаков еще более примитивна, чем древесина хвойных.

Интересно, что названные гомотоксиллярные роды обладают рядом других примитивных признаков, выраженных в строении вегетативных органов и цветков. Это позволяет предположить, что они сохранили большое сходство с теми вымершими растениями, от которых произошли покрытосеменные.

Доказано, что сосуды возникли независимо в нескольких линиях эволюции покрытосеменных растений.

Структурная эволюция древесины прослежена не только по характеру трахейд и сосудов, но и по другим элементам — древесинным волокнам, вертикальной и лучевой паренхиме.

В целом, древесина покрытосеменных растений имеет значительно более сложную и разнообразную структуру, чем древесина голосеменных. Прямыми опытами показано, что по стволам лиственных древесных пород вода поднимается гораздо быстрее, чем по стволам хвойных. Можно предположить, что структурная эволюция древесины была одной из причин быстрого расцвета в меловом периоде покрытосеменных и расселения их на обширных пространствах и в различных условиях обитания.

**Строение вторичного луба.** Эта ткань, подобно древесине, состоит из элементов двух систем — вертикальной и горизонтальной (радиальной). К вертикальной системе принадлежат ситовидные элементы с сопровождающими клетками, вертикальные тяжи лубяной паренхимы и лубяные волокна. Горизонтальные элементы представлены лубяными лучами. Кроме перечисленных элементов, часто можно найти и менее обычные, например, выделительные ткани.

Лубяные волокна чаще всего залегают в виде прослоек так называемого твердого луба, между которыми и под их защитой находятся живые тонкостенные элементы мягкого луба (рис. 164). В состав мягкого луба входят ситовидные элементы с сопровождающими клетками и лубяная паренхима.

На судьбу вторичного луба сильное влияние оказывают два обстоятельства: 1) кора в целом по мере увеличения массы древесины отодвигается от центра и при этом испытывает деформацию в двух направлениях — растягивается по окружности (в тангенциальном направлении) и сдавливается в радиальном направлении; 2) на поверхности коры формируются вторичные и третичные защитные ткани, и вторичный луб принимает в этом участие.

Сжатие луба в радиальном направлении приводит к тому, что он быстро (обычно после одного вегетационного периода) теряет способность к проведению пластических веществ. Ситовидные элементы сдавливаются и отмирают (облитерируют). Лишь у некоторых деревьев (например, у липы) они способны функционировать ряд лет. Таким образом, в коре зона, проводящая вещества в вертикальном направлении, ничтожно мала — около 1 мм. Часть паренхимных клеток луба может превращаться в толстостенные склериды, что повышает прочность коры.

По-иному луб отвечает на силы, растягивающие его в тангенциальном направлении. Во избежание разрывов некоторые участки луба, состоящие из тонкостенных

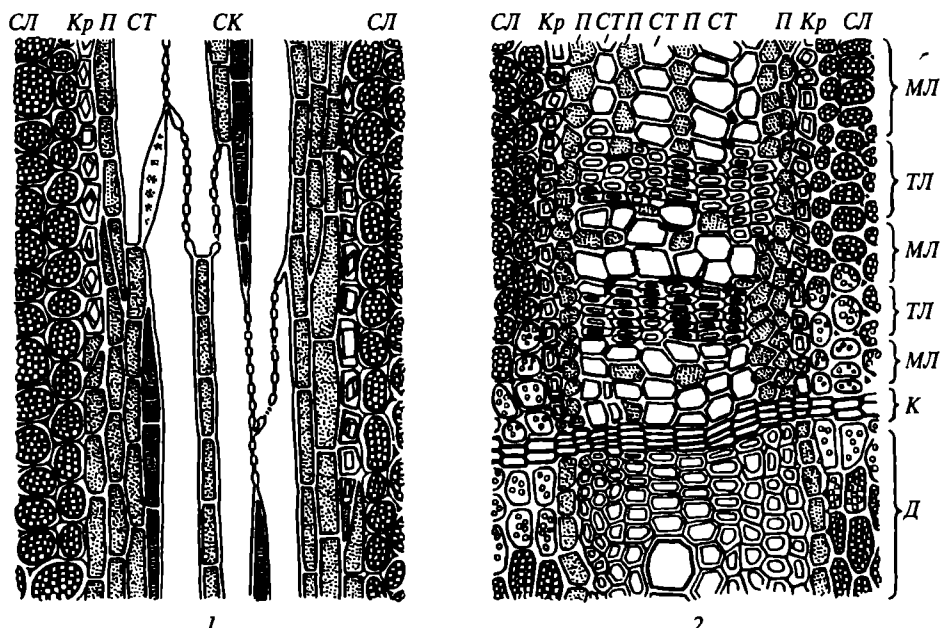


Рис. 164. Вторичный луб у винограда:

1 – продольный тангенциальный разрез; 2 – поперечный разрез; Д – древесина; К – камбий; Кр – кристаллоносная паренхима; МЛ – мягкий луб; П – паренхима; СК – сопровождающие клетки; СЛ – сердцевинные лучи; СТ – ситовидные трубки; ТЛ – твердый луб

живых клеток (чаще всего паренхима первичных лучей), сильно разрастаются – подвергаются *дилатации* (лат. *dilatare* – расширять). На поперечных срезах такие лучи имеют вид треугольников, обращенных вершинами к камбию.

Формирование перидермы и корки на поверхности ствола уже было описано ранее (см. подразд. 2.2.7.2 и 2.2.7.3).

**Строение стеблей однодольных растений.** Наиболее характерная черта в анатомическом строении стеблей однодольных – отсутствие камбия, столь обычного в стеблях двудольных. Лишь у некоторых однодольных отмечена слабая камбиальная деятельность; если же у некоторых однодольных происходит сильное вторичное утолщение стебля, то оно идет за счет добавочного камбия, возникающего вне проводящих пучков. Для однодольных характерны проводящие пучки закрытого типа, возникающие из прокамбиальных пучков и лишенные вторичных тканей.

Отсутствие камбиального утолщения и сильное развитие листьев, из которых в стебель входит большое число пучков, повлекли за собой такую структуру стебля, при которой пучки распределены по всему поперечному сечению (рис. 165). Однако говорить о беспорядочном распределении пучков нет основания: продольные срезы показывают, что в прохождении пучков по стеблю наблюдается строгий порядок.

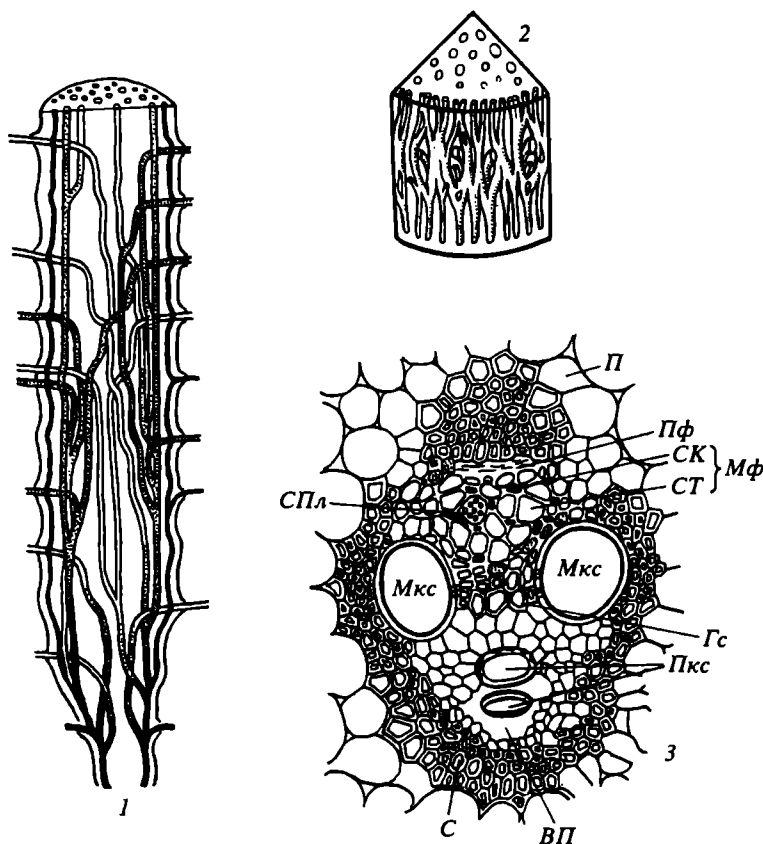


Рис. 165. Проводящие пучки в стебле кукурузы:

1 – схема продольного сечения стебля; 2 – объемная модель части стеблевого узла с перемычками между пучками; 3 – поперечный разрез проводящего пучка; ВП – воздушная полость; Гс – гидростеиды; Мф – метафлоэма; Мкс – метаксилема; П – паренхима; Пкс – протоксилема; Пф – протофлоэма; С – склеренхима; СК – сопровождающая клетка; СПл – ситовидная пластинка; СТ – ситовидная трубка

Пучки, входящие в стебель в составе листовых следов, ведут себя различно. Одни из них быстро поворачивают вниз, вдоль оси стебля, и сливаются с периферическими пучками; другие проходят к центру, а затем опять отклоняются к периферии, причем их слияние со стеблевыми пучками происходит на разных уровнях. Слияние пучков происходит преимущественно в узлах.

В результате возникает очень сложная система, которая получила название атактостелы (см. рис. 156, 7).

Атактостела может иметь варианты. Если в стебле имеется воздушная полость, то пучки располагаются по периферии. Высокая прочность стебля (например, соломины злака) достигается обильным развитием склеренхимы.



Граница между корой и стелой у однодольных часто устанавливается с трудом.

У однодольных обычно хорошо выражен рост усиления. Апикальная меристема проростка по мере развития растения сильно увеличивается в объеме и строит все более мощный стебель. Поэтому основание стебля имеет обратноконусовидную форму (рис. 165, поз. 1). Как только апикальная меристема достигнет наибольшего постоянного размера, стебель приобретает форму правильного цилиндра. Это хорошо видно у старых пальм.

Так как корни, возникшие у проростка, также лишены камбия и не могут обеспечить почвенное питание взрослого растения, то, как правило, на стеблях однодольных возникают многочисленные дополнительные придаточные корни.

Некоторые однодольные обнаруживают значительное вторичное утолщение стеблей, иногда приводящее к образованию массивных древесных стволов (рис. 166). Такое утолщение отмечено у драцен, алоэ и некоторых других. Однако это утолщение совершается оригинальным путем.

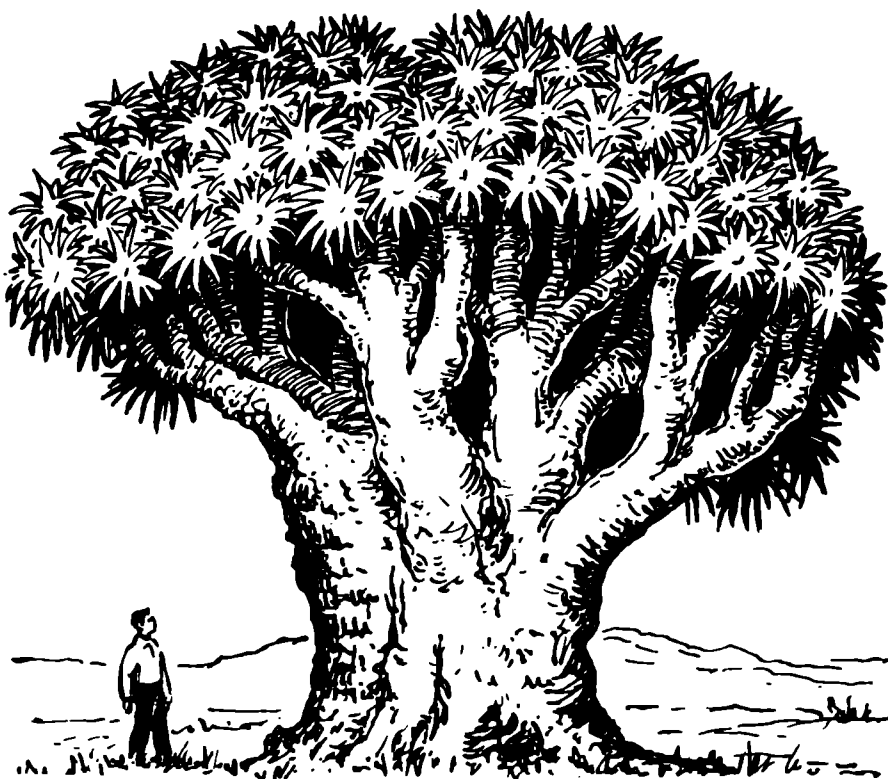


Рис. 166. Драцена (*Dracaena draco*)

На периферии стебля сохраняется зона меристематических клеток (так называемая зона добавочного камбия, или вторичного утолщения). Клетки этой зоны похожи на клетки камбия, но работают иначе. Большинство клеток, откладываемых внутрь, превращается в основную паренхиму, некоторые же делятся наподобие прокамбия и дают начало пучкам закрытого типа (рис. 167). Клетки, откладываемые наружу, образуют покровную ткань, сходную с перидермой.

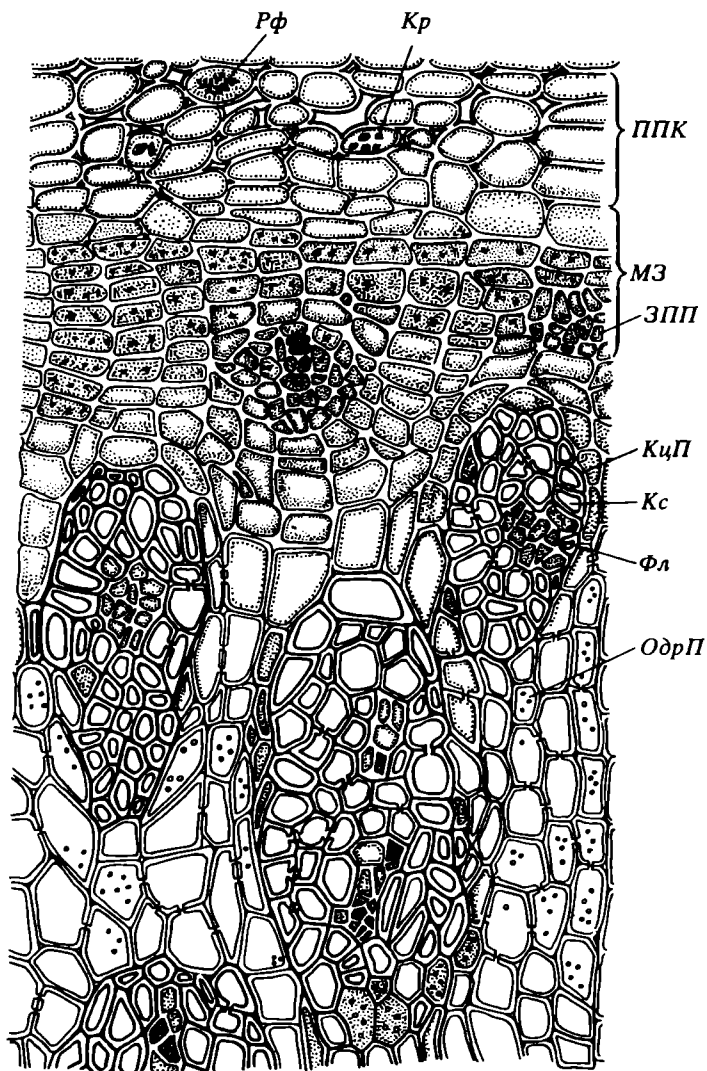


Рис. 167. Строение стебля драцены в зоне вторичного утолщения:

ЗПП – закладывающийся проводящий пучок; Кр – кристаллы оксалата кальция; Кс – ксилема; КцП – концентрический пучок; МЗ – меристематическая зона; ОдрП – одревесневшая паренхима; ППК – паренхима первичной коры; Рф – рафиды; Фл – флоэма

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

### 3.3.4 Нарастание и ветвление побегов. Образование побеговых систем

#### 3.3.4.1 Разнообразие почек и их роль в формировании побеговых систем

**Нарастание и ветвление.** Как уже говорилось, для подавляющего большинства семенных растений, в том числе для цветковых, характерно боковое ветвление. В раннем заложении боковых почек на апексе побега заключается тенденция к неограниченному ветвлению и к созданию резерва почек на растущих осях.

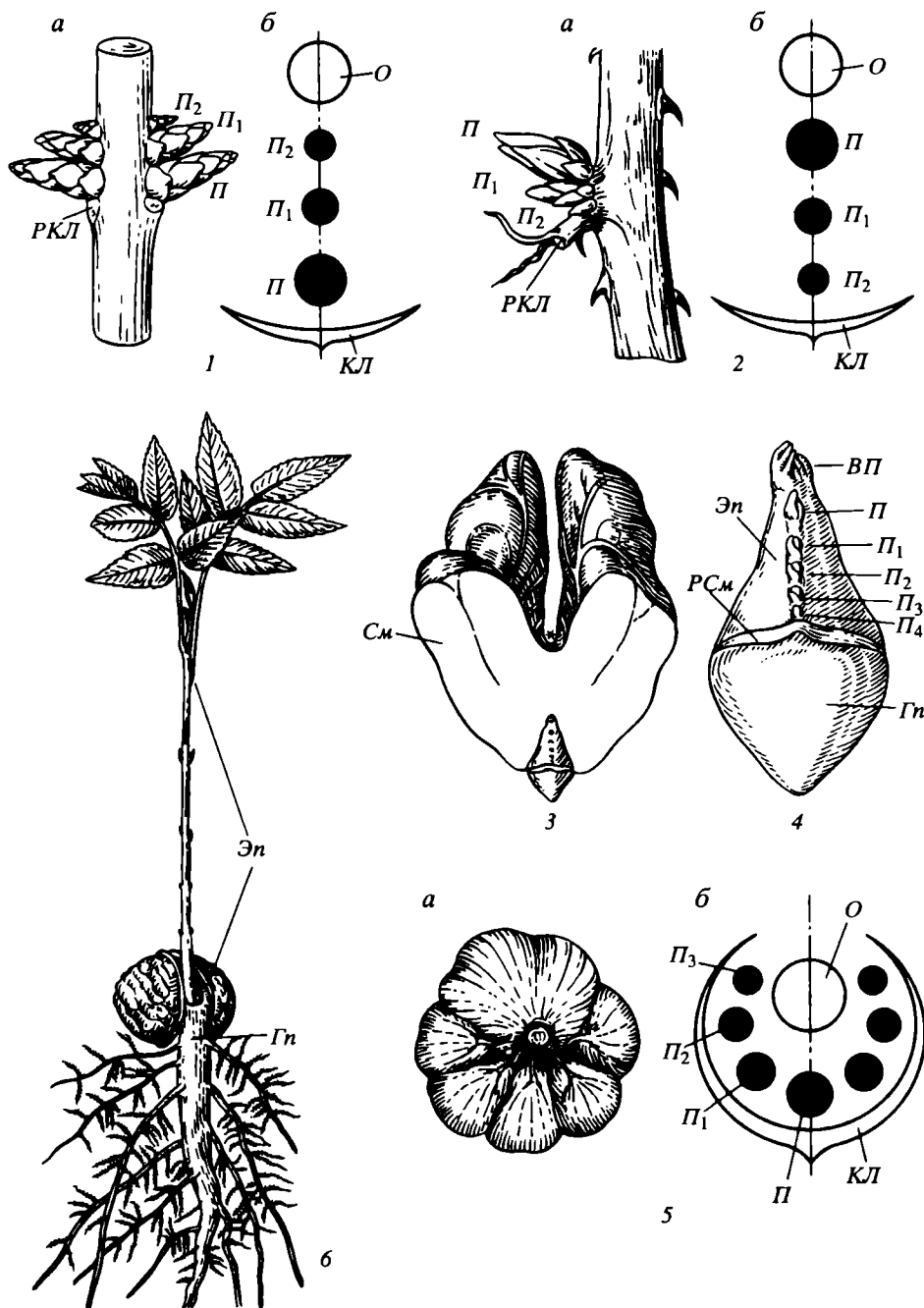
Нарастание побегов в длину и образование боковых побегов происходят за счет почек, которые можно классифицировать по разным признакам. Сами процессы нарастания и ветвления связаны с разворачиванием почек и носят обычно ритмический характер.

**Типы почек по положению.** Как известно, по положению почки бывают верхушечными (терминальными) и боковыми (пазушными). Последние регулярно возникают экзогенно в виде меристематических бугорков в пазухах молодых листовых зачатков близ верхушки материнского побега. Обычно зачаток боковой почки обнаруживается у 3–5-го листового зачатка, считая сверху вниз от конуса нарастания. Расположение пазушных почек точно соответствует листорасположению, поэтому на безлистном побеге дерева зимой по почкам можно определить, как располагались их кроющие листья. Пазушное положение почек имеет важное биологическое значение. С одной стороны, кроющий лист хорошо защищает молодую почку от механических повреждений и высыхания, иногда способствует ее росту, создавая закрытую влажную камеру (трубка влагалища листа злаков, зонтичных). С другой стороны, зеленый кроющий лист интенсивно снабжает свою пазушную почку ассимилятами. Но взаимоотношения кроющего листа и почки во времени не остаются однозначными. На определенных этапах листья тормозят жизнедеятельность пазушных почек и препятствуют их разворачиванию.

В пазухе одного листа обычно закладывается одна почка, но иногда их бывает несколько: формирование таких добавочных почек связано с длительной деятельностью пазушной меристемы. Если почки сидят в пазухе кроющего листа одна над другой, вертикальным рядом, их называют *серийными* (например, у жимолости, ежевики, рис. 168, поз. 1, 2). Прорастая, серийные почки дают целый веер веточек

Рис. 168. Серийные и коллатеральные почки:

1 – восходящие серийные почки (а) и их диаграмма (б) у жимолости; 2 – нисходящие серийные почки (а) и их диаграмма (б) у ежевики; 3 – серийные почки на эпикотиле зародыша грецкого ореха; 4 – то же, увеличено; 5 – проросток грецкого ореха; 6 – коллатеральные почки (а) и их диаграмма (б) у чеснока; П – пазушная почка; П<sub>1</sub>, П<sub>2</sub>, П<sub>3</sub> – добавочные почки в порядке их появления; ВП – верхушечная почка; РКЛ – рубец кроющего листа; См – семядоля; РСм – рубец семядоли; Гп – гипокотиль; Эп – эпикотиль; О – ось; Кл – кроющий лист



над одним узлом, а иногда они прорастают по очереди, год за годом, образуя резерв побегообразования на долгое время. Очень интересны сериальные почки у зародыша и проростка грецкого ореха (рис. 168, поз. 3–5): в пазухе каждой семядоли их закладывается до шести. Если почки сидят друг с другом рядом (обычно в пазухах листьев с широким основанием, чаще всего у однодольных), то их называют *коллатеральными*. Хороший пример коллатеральных почек — у обыкновенного чеснока (рис. 168, поз. 6): дочерние луковички — детки, сидящие в пазухах чешуи материнской луковички, есть не что иное, как группы коллатеральных почек с утолщенными запасными чешуями.

Иногда вместо типичной верхушечной (терминальной) почки на верхушке побега располагается *конечная (ложноверхушечная)* почка. Это — пазушная почка самого верхнего листа. Она замещает верхушечную почку в случае ее отмирания (например, у липы) или формирования из нее верхушечного цветка или соцветия (у кленов, сирени).

**Придаточные почки.** Кроме нормальных, экзогенных по заложению пазушных почек, у растений часто образуются так называемые *придаточные* или *адвентивные* почки, которые не имеют определенной правильности в расположении. Они возникают не в меристематической верхушке побега, а на взрослой, уже дифференцированной части органа, и притом эндогенно, из внутренних тканей. Придаточные почки могут образоваться на стеблях (тогда они обычно расположены в междоузлиях), листьях и корнях. Источником их образования служат перицикл, камбий, паренхима сердцевинных лучей, мезофилл или даже эпидерма листа, раневые меристемы (рис. 169, поз. 2б, 4б, 4в). Но из какой бы ткани ни сформировались придаточные почки, по строению они ничем не отличаются от обычных верхушечных и пазушных почек.

Образуясь обычно во множестве, придаточные почки имеют большое биологическое значение: они обеспечивают активное вегетативное возобновление и вегетативное размножение тех многолетних растений, у которых они имеются. В частности, при помощи придаточных почек возобновляются и размножаются корнеотпрысковые растения, примерами которых могут служить малина, осина, осот желтый, осот лиловый (бодяк), одуванчик, шавелек, льнянка обыкновенная, иван-чай и многие другие. Корневые отпрыски — это побеги, развившиеся из придаточных почек на корнях (рис. 168, поз. 1, 2а). Среди корнеотпрысковых растений — ряд трудноискоренимых сорняков.

Придаточные почки на листьях относительно редки. У бриофиллюма (см. рис. 234, поз. 1) они сразу дают маленькие побеги с придаточными корешками, которые отпадают от материнского листа и вырастают в новые особи; такие почки называют *выводковыми* (см. подразд. 4.1.3). У сердечника лугового (*Cardamine pratensis*) такие же почки образуются на отпадающих листочках сложного листа, если они попадают в достаточно влажные условия. Описаны придаточные почки и побеги на листьях насекомоядного растения росянки (рис. 168, поз. 3), у многих папоротников. У некоторых культивируемых в комнатах бегоний можно получить новые особи из листовых черенков (отрезков листа), где придаточные почки возникают в результате поранения (рис. 168, поз. 4).



Рис. 169. Придаточные почки и побеги:

1 – у шавельки (*Rumex acetosella*) на корнях (корневые отпрыски); 2 – у льнянки (*Linaria vulgaris*) (а – часть корня с придаточными почками, б – схема поперечного разреза корня); 3 – у росянки (*Drosera anglica*) на листьях; 4 – у бегонии (*Begonia rex*) на листьях (а – общий вид, б и в – разрез листа, начало заложения почки)

**Развертывание побега из почки.** Превращение почки в побег начинается с разрастания листовых зачатков и роста междоузлий (рис. 170). Листья, в почке прикрывавшие конус нарастания, растут неравномерно и теперь уже изгибаются кнаружи, отходя от оси. Самые наружные чешуи закрытых почек обычно при этом не растут или растут слабо, быстро подсыхают и опадают при начале развертывания почки. От них у основания побега часто остаются рубцы, так называемое «почечное кольцо», которое хорошо заметно у многих деревьев и кустарников на границе годичных приростов

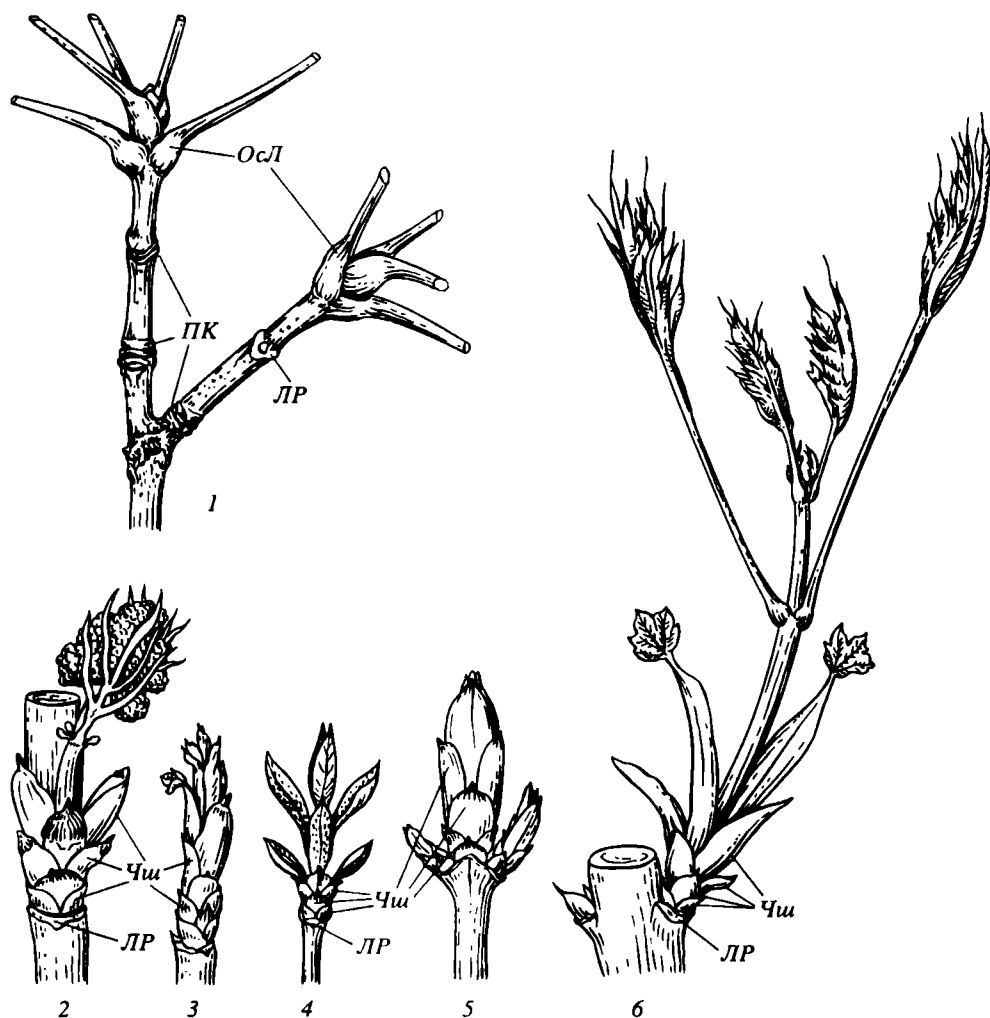


Рис. 170. Развертывание почки и рост побегов:

1 – почечные кольца на взрослых побегах клена; 2 – рост и развертывание почки у бузины; 3 – то же у шиповника; 4 – то же у сирени; 5 – то же у клена; 6 – дальнейший рост побега клена; Чш – чешуи; ПК – почечные кольца; ЛР – листовые рубцы; ОсЛ – основания листьев

(рис. 170, 1; 191). По почечным кольцам можно подсчитать возраст ветви. Внутренние чешуи, расположенные выше по оси почки, перед опадением некоторое время растут основаниями, поэтому у них весной резко различаются верхняя темная подсыхающая часть, зимовавшая на открытом воздухе, и живая, бледно-зеленая или розовая нижняя, которая была скрыта под наружными чешуями, а теперь начала расти

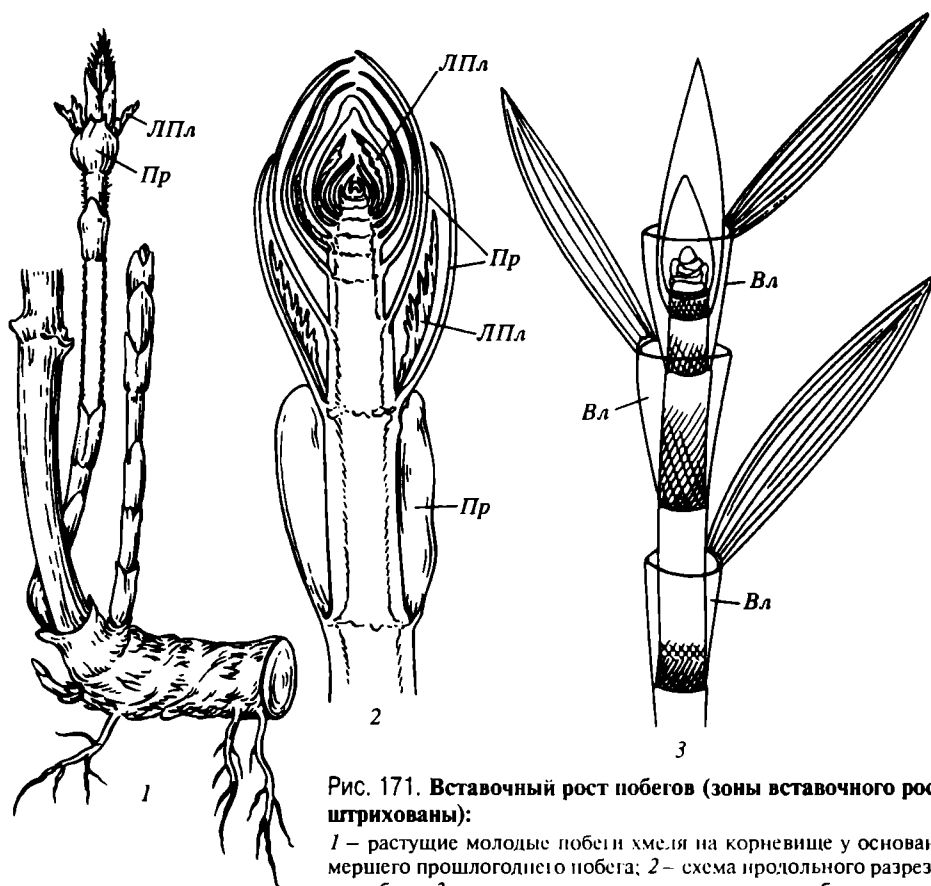


Рис. 171. Вставочный рост побегов (зоны вставочного роста заштрихованы):

1 – растущие молодые побеги хмеля на корневище у основания отмершего прошлогоднего побега; 2 – схема продольного разреза такого побега; 3 – схема «телескопического» роста побега злака; ЛПл – листовые пластинки; Вл – влагалища листьев; Пр – прилистники

(например, у бузины, рис. 170, поз. 2). Белые или розоватые от присутствия антоциана растущие внутренние чешуи можно видеть весной у шиповника (рис. 170, поз. 3), клена (рис. 170, поз. 5) и многих других деревьев и кустарников. У липы (см. рис. 120, поз. 2) розовые внутренние чешуи (прилистники) скоро опадают и массами лежат на земле под деревьями, что бросается в глаза на городских улицах и бульварах.

У зеленых ассимилирующих листьев при выходе из почки сильно разрастаются пластинки и черешки (если листья черешковые). Междоузлия растут вставочным (интеркалярным) ростом (рис. 171), при этом у многих однодольных с закрытыми узлами, например у злаков, молодые листья в виде конусовидных колпачков постепенно выдвигаются из трубок влагалищ предыдущих листьев (так называемый «телескопический» рост, рис. 171, поз. 3). Если междоузлия растут интенсивно, получается удлинненный побег (рис. 170, поз. 6; 171, поз. 1, 2). Если же рост междоузлий затормо-



жен, тогда побег остается укороченным; его ось практически состоит из одних узлов, вплотную сдвинутых (рис. 172). Укороченные побеги трав обычно называют розеточными (например, у одуванчика, подорожника, рис. 172, поз. 6, 7). В определителях растений нередко травы с укороченными розеточными побегами называют бесстебельными, что, конечно, неверно. Однако, по традиции, этот термин вошел даже в научные латинские названия некоторых растений: смолевка бесстебельная (*Silene acaulis*), лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis*) и т.д.

По мере разветвления имевшихся в почке листовых зачатков и роста стебля на конусе нарастания вегетативного побега могут продолжать формироваться новые листовые зачатки, так что почка на верхушке растущего побега продолжает существовать как морфологически отграниченная его часть, постоянно самообновляющаяся и восстанавливающаяся (рис. 171, 2, 3). Впрочем, нередко случается, что верхушечная меристема, а иногда и целый верхушечный участок вегетативного побега, вырастающего из почки, скоро перестают существовать по разным причинам (отсыхают, замерзают, повреждаются вредителями и т.д.). Тогда рост данного побега в длину заканчивается и больше не возобновляется, хотя многолетний рост ствола или крупной ветви дерева может продолжаться в том же направлении за счет боковых почек, замещающих погибшую и «перехватывающих у нее эстафету» (симподиальное нарастание, см. далее). Верхушечная почка не восстанавливается также в том случае, когда закладывается верхушечный цветок или соцветие; после их разветвления генеративный (или цветonoсный) побег больше не способен к верхушечному росту. Его верхушечная меристема при образовании генеративных органов исчерпывается полностью (см. рис. 115).

Таким образом, верхушечная почка длительно растущего побега представляет собой орган, активно работающий: параллельно с разветвлением старших метамеров идет непрерывное заложение новых. При этом соотношения скорости обоих процессов может варьировать. Иногда они вполне синхронны: разветвлению одного листа соответствует заложение одного нового листового зачатка, так что внутри почки, когда бы мы ее ни рассматривали, всегда обнаруживается одно и то же число зачаточных метамеров (постоянная емкость почки). Это можно продемонстрировать, например, на каком-либо из видов ползучих традесканций, обычно культивируемых в комнатах, или на пальмах. При более быстром заложении новых метамеров и отставании разветвления уже заложённых листовые зачатки в почке накапливаются, ее объем возрастает. Наоборот, при отставании органообразовательной деятельности конуса нарастания от разветвления листьев объем почки уменьшается.

**Годичные и элементарные побеги.** В сезонном климате умеренной зоны разветвление побегов из почек у большинства растений носит периодический характер. У деревьев и кустарников, а также у многих многолетних трав почки разветвляются в побеги один раз в году — весной или в начале лета, после чего формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период раз в год, называют *годичными побегами* или *годичными приростами*. У деревьев они хорошо различаются благодаря образованию почечных



Рис. 172. Удлиненные и укороченные побеги:

1 – удлиненный побег бука; 2 – его же укороченный побег; 3 – удлиненные и молодые укороченные побеги березы; 4 – старый (примерно 10-летний) укороченный побег березы; 5 – специализированные удлиненные ростовые и укороченные цветоносные побеги вяза; 6 – укороченный розеточный побег подорожника с пазушными цветоносами; 7 – продольный разрез его оси (стебля); УдП – удлиненные побеги; УкП – укороченный побег; Ст – стебель; ПК – придаточные корни

колец (см. рис. 170, поз. 6). Летом у наших листопадных деревьев покрыты листьями годовичные побеги только текущего года; на годовичных побегах прошлых лет листьев уже нет. У вечнозеленых деревьев (например, лавр благородный) листья могут сохраняться на соответствующих годовичных приростах 3–5 прошлых лет.

Но формирование новых побегов из почек может быть и неоднократно в течение астрономического года. В бессезонном влажнотропическом климате, несмотря на отсутствие явных различий в условиях жизни растений в течение года, рост многих деревьев строго периодичен. На некоторое время у растений образуются покоящиеся (но не зимующие!) почки, потом они разворачиваются в побеги, формируются новые почки и т.д., и это повторяется несколько раз в году, например у известного тропического каучуконоса гевеи бразильской — до семи раз (рис. 173, поз. 1, 2). Причины такой периодичности большей частью обусловлены конкурентными отношениями между сильно растущими листьями и междоузлиями, с одной стороны, и формообразовательной деятельностью верхушечной меристемы того же побега — с другой.

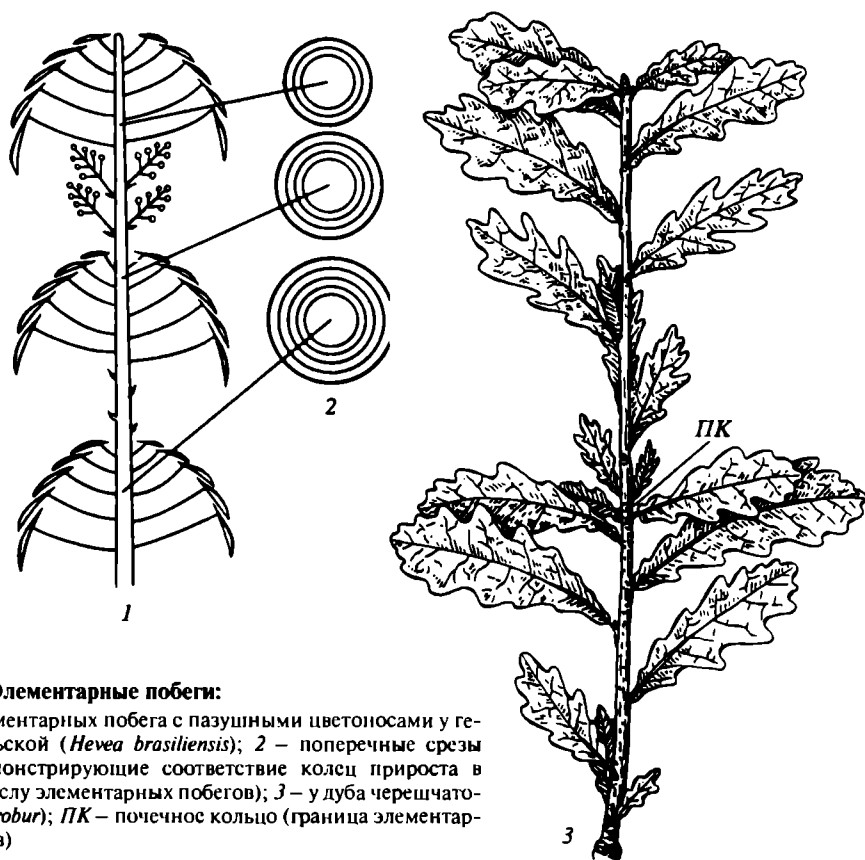


Рис. 173. Элементарные побеги:

1 — три элементарных побега с пазушными цветоносами у гевеи бразильской (*Hevea brasiliensis*); 2 — поперечные срезы стебля, демонстрирующие соответствие колец прироста в толщину числу элементарных побегов); 3 — у дуба черешчатого (*Quercus robur*); ПК — почечное кольцо (граница элементарных побегов)

Ритмичность в росте побегов, не связанную непосредственно с внешними факторами, можно наблюдать также у ряда субтропических растений, например у чайного куста, у цитрусовых, которые дают в год по 3–4 прироста, разделенных небольшими периодами покоя. Такие побеги, образующиеся за один цикл роста, нельзя назвать годовыми, так как их в году бывает несколько; предложено называть их *элементарными побегами*. При нескольких циклах роста в год годичный побег складывается из нескольких элементарных, при одном ростовом цикле образуется единственный элементарный побег; он совпадает с годовым, как это имеет место у большинства древесных пород лесной зоны умеренного климата. Впрочем, в средней полосе Европейской части России два элементарных побега в год нередко образуются у дуба (рис. 173, поз. 3): первый – весной, второй – в середине лета; побеги летнего прироста называют еще «Ивановыми побегами» (народное название).

У многих многолетних трав годовые и элементарные побеги не разграничены так резко, как у древесных растений, что связано с менее четкой периодичностью роста.

**Почки и побеги возобновления.** Почки в пределах растения и даже одного побега различаются по продолжительности периода покоя. Почки, впадающие на некоторое время в покой, а затем дающие новые элементарные и годовые побеги, часто называют *зимующими* или с учетом других типов климата (без зимы), *покоящимися*. По функции их можно назвать *почками регулярного возобновления*, так как за их счет после перерыва возобновляется периодическое нарастание системы побегов. Такие почки – обязательный признак любого многолетнего растения, древесного или травянистого; именно они обеспечивают многолетность существования особи. По происхождению почки возобновления могут быть и экзогенными (верхушечными или пазушными) и эндогенными (придаточными).

Степень сформированности будущего элементарного побега в покоящейся почке возобновления может быть различной. У многих растений умеренного и холодного климатов в зимующих почках с лета или осени сформирован весь побег будущего года: вегетативный – со всеми листьями, которые должны развернуться и функционировать в будущем году; генеративный – с зачатками соцветий и отдельных цветков, иногда вплоть до полной готовности пыльцы в пыльниках (см. рис. 112, поз. 2, 5). Примерами могут служить почти все деревья и кустарники средней полосы за исключением липы, у которой соцветия в почке закладываются только весной. Из многолетних трав к этой группе относятся все ранозцветающие растения, от «подснежников» (так называют многие виды растений, цветущие сразу после таяния снега или еще при остатках снегового покрова, например: хохлатка, ветреница, чистяк, пролеска, печеночница, медуница, копытень) до цветущих в мае – июне (земляника, лютик и др.). У растений второй группы в почках возобновления с осени закладывается вся вегетативная часть будущего побега, а соцветия формируются уже после перезимовки, рано весной. К ним относится большинство луговых злаков и ряд других трав лугов и опушек; время цветения этих растений – середина лета. У растений третьей группы в зимующих почках возобновления заложена только часть вегетативных ме-

тамеров побега будущего года, остальные вегетативные метамеры и соцветия закладываются в течение весны и лета, в процессе открытого роста побега, в его верхушечной почке. Как правило, эти растения цветут поздно летом и несут на стебле много листьев до цветков, например иван-чай, золотая розга.

Таким образом, время цветения разных растений хорошо коррелирует с временем заложения соцветий и цветков в их почках. Цветение растений первой группы в большей степени зависит от метеорологических и прочих условий прошлого лета и особенностей перезимовки, чем непосредственно от условий текущей весны.

**Характер покоя почек.** Иногда даже при отсутствии внешних признаков роста в покоящейся почке идут активные формообразовательные процессы – конус нарастания продолжает отчленять и накапливать новые метамеры. Таков обычно летний ростовой покой почек возобновления деревьев и многолетних трав, о котором уже говорилось. Но покой может быть и более глубоким и выражаться в полном прекращении органообразовательной деятельности меристемы. Обычно такой покой связан с неблагоприятным временем года (с зимой или жестокой засухой). Однако далеко не всегда эти неблагоприятные условия являются непосредственной причиной покоя.

Различают вынужденный и органический покой почек. В первом случае при переносе растения в благоприятную среду, например зимой в теплое помещение, ростовые и органообразовательные процессы тотчас же восстанавливаются, что свидетельствует о чисто внешних причинах их остановки. Так ведут себя почки почти всех многолетних луговых злаков (овсяница, тимopheевка, мятлик и т.д.) и многих других травянистых многолетников лугов и лесных опушек (клевер, тысячелистник, тмин и др.). Во втором случае почки впадают в покой намного раньше, чем наступает зима или засуха. У деревьев и кустарников лесной зоны и у многих лесных трав (например, у копытня, ландыша, купены) органический покой почек наступает еще в конце лета или в начале осени, что отчасти можно связать с недостатком света под пологом леса, а отчасти приходится отнести за счет внутренних причин. В отличие от растений с вынужденным покоем почек, растения с органическим покоем почек не удастся вывести из этого состояния простым переносом в благоприятные для роста температурные условия. Чтобы снять этот покой, применяют некоторые особые приемы выгонки растений зимой в теплицах. Часто необходимым условием выведения из органического покоя оказывается промораживание почек в течение определенного срока (заведомо меньшего, чем общая продолжительность зимы). После воздействия низких температур, которое стало необходимым для растений в ходе их эволюции в условиях сезонного климата, почки трогаются в рост. Особенно наглядно это проявляется в поведении цветочных почек: вполне сформированные с лета сережки ольхи или березы не будут пылить, если ветки срезать и поставить в воду в теплом помещении в октябре или ноябре, т.е. до того, как они получают необходимую дозу промораживания.

**Почки и побеги обогащения.** Если боковые почки совсем не имеют периода ростового покоя и разворачиваются одновременно с ростом материнского по отношению к ним побега, их можно назвать *почками обогащения*. Развертывающиеся из них побеги

обогащения сильно увеличивают (обогащают) общую фотосинтетическую поверхность растения, а иногда общее число образуемых соцветий, следовательно, семенную продуктивность. Такие боковые побеги образуют одновозрастную с материнским побегом систему, отмирающую у трав целиком, одновременно. Они характерны для большинства однолетних трав (фасоль, настурция, мокрица, василек синий, иван-да-марья, погребок, рис. 174, поз. 1) и для ряда многолетних трав с удлинёнными цветоносными побегами (василек луговой, колокольчик раскидистый, вероника длиннолистная, рис. 174, поз. 2). У деревьев и кустарников боковые побеги обогащения, образующиеся из непокоящихся почек на растущем годичном побеге в тот же сезон, в нашем климате встречаются довольно редко. Их можно наблюдать, например, у берёзы (рис. 174, поз. 3) на крупных «водяных» побегах, вырастающих от пней из спящих почек (см. далее), у жимолости лесной, оказавшейся на светлой вырубке.

**Спящие почки.** Особую категорию составляют так называемые спящие почки, очень характерные для лиственных деревьев, кустарников, кустарничков и ряда многолетних трав. По происхождению они, как и почки регулярного возобновления, могут быть пазушными и придаточными. Но в отличие от почек возобновления они не превращаются в нормальные ассимилирующие или цветоносные побеги в течение нескольких, иногда многих лет; нередко они спят в течение всей жизни растения и погибают вместе с побегом или корнем, на котором образовались. Тем не менее они сохраняют жизнеспособность в течение длительного времени. Что же происходит со спящими почками, каким образом поддерживается их жизнедеятельность и почему при ежегодном утолщении стволов и ветвей за счёт камбия эти почки, заложившиеся с первого года жизни ствола или ветви, не оказываются погребёнными в толще вторичных тканей?

Дело в том, что конус нарастания спящей почки ежегодно производит некоторое количество новых зачаточных метамеров (узлов с листовыми зачатками), а наружные чешуевидные листья постепенно опадают; при этом происходит очень медленный рост оси почки, в среднем на толщину годичного кольца древесины материнского побега, на котором сидит почка. Все листовые зачатки спящей почки до времени ее пробуждения метаморфизируются в чешуи (рис. 175, поз. 1, 2). Таким образом, спящая почка ежегодно нарастает, образуя в толще ствола скрытую веточку (рис. 175, поз. 4). В пазухах чешуи спящей почки закладываются и дочерние почки, которые также могут трогаться в рост и давать такие же скрытые ветви; спящая почка ветвится (рис. 175, поз. 5, 6). Благодаря обильному многократному ветвлению спящих почек вместо одной первоначально заложившейся на основании ствола возникает огромное их скопление, что особенно хорошо видно у берёзы (рис. 175, поз. 3). На поперечных спилах стволов на уровне скопления спящих почек видна сложная система их ветвления (рис. 175, поз. 7).

Стимулом для пробуждения спящих почек служит обычно или повреждение основного ствола или ветви (иногда их полное «отчуждение», если они срублены, обрезаются, обкусаны или обломаны) либо естественное старение материнской системы побегов, связанное с затуханием жизнедеятельности нормальных почек возобнове-

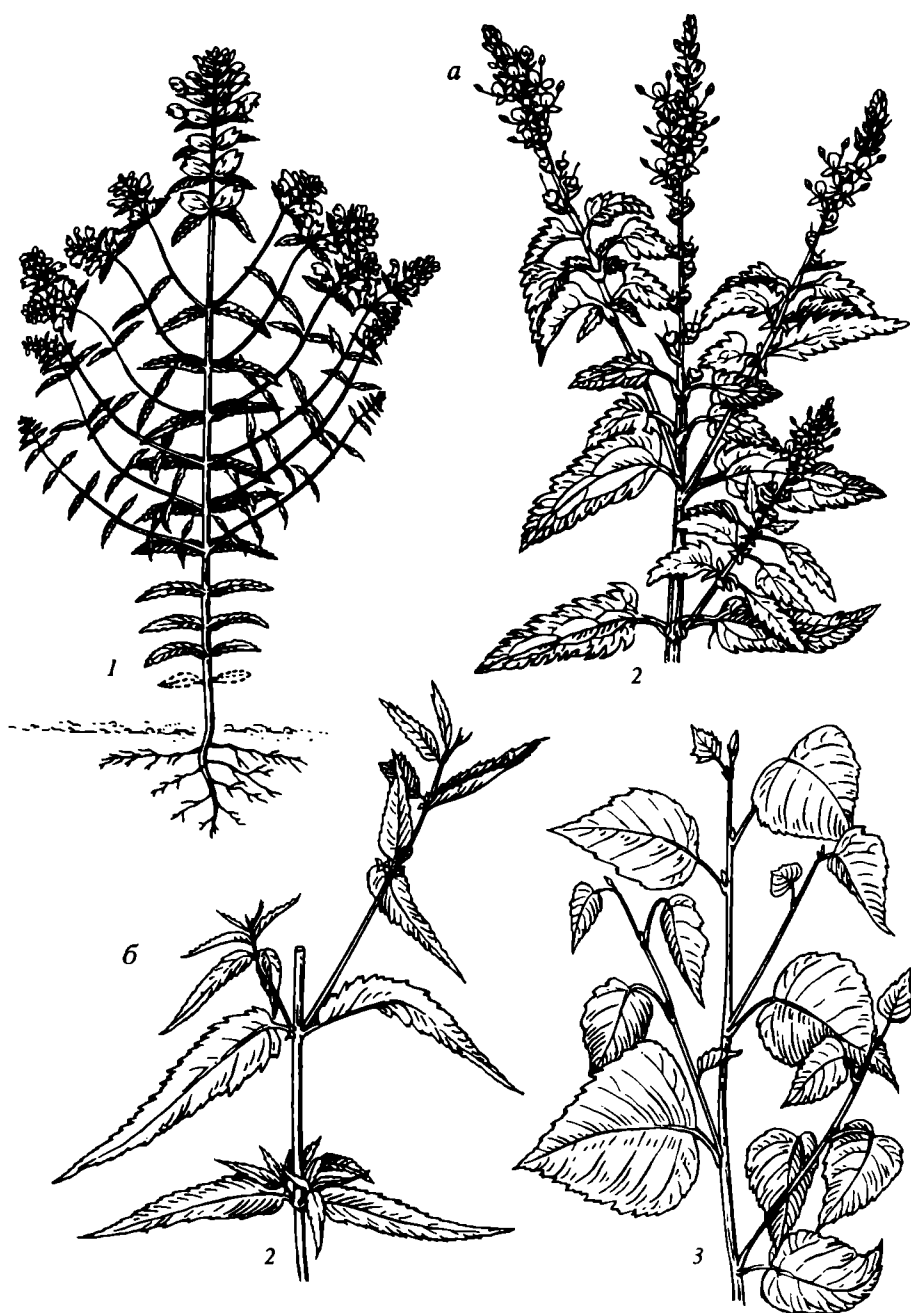


Рис. 174. Побеги обогащения:

1 — у погремка (*Rhinanthus major*); 2 — у вероники длиннолистной (*Veronica longifolia*) в области соцветия (а) и на вегетативной части побега (б); 3 — у березы

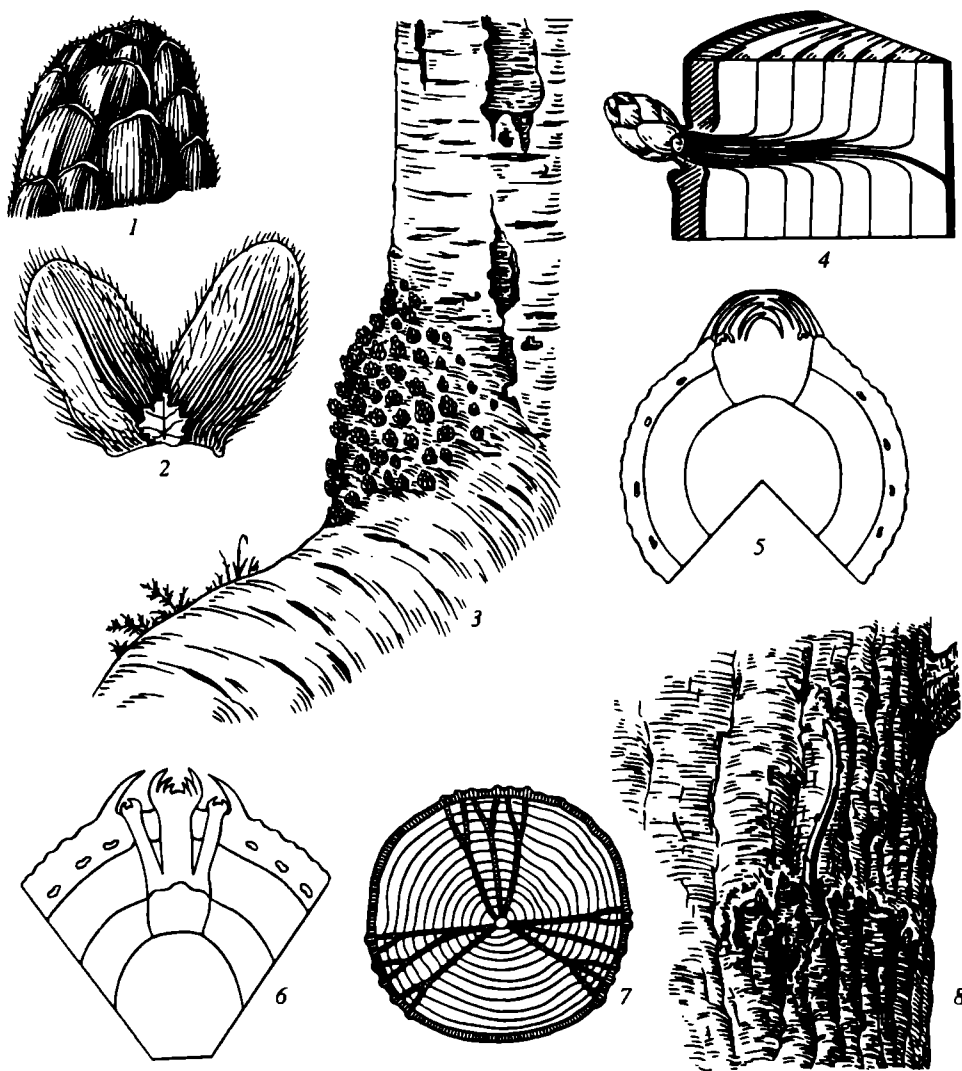


Рис. 175. Спящие почки:

1 – внешний вид почки березы; 2 – чешуевидный лист березы, состоящий из прилистников и редуцированной пластинки; 3 – скопление ветвящихся спящих почек у основания ствола березы; 4 – схема нарастания спящей почки (продольный разрез); 5, 6 – ветвление соответственно спящей однолетней и двулетней почек у жасмина; 7 – схема ветвления спящих почек на спиле ствола жимолости; 8 – недоразвитые веточки из спящих почек на старом стволе дуба



ния. Известно, что после порубки у березы, дуба и ряда других лиственных деревьев образуется пневая поросль. Жители городов ежегодно наблюдают формирование новой кроны на стволе после так называемой глубокой обрезки тополей.

Очень часто можно видеть, как у старых деревьев липы, дуба, ивы при начале суховершинности в их кроне на старом стволе вырастают пучки новых побегов (рис. 175, поз. 8). Все это происходит за счет пробуждения спящих почек, остающихся в большом числе у основания стволов и на многолетних ветвях кроны. Понятно, насколько велико биологическое значения этих почек, составляющих резерв и обеспечивающих не только длительное естественное обновление побеговой системы, но и восстановление растения даже при очень серьезных травмах. У хвойных деревьев способность к образованию спящих почек выражена гораздо слабее и длительность жизни меньше, поэтому у ели, сосны, пихты обычно не бывает отрастания новых побегов от пней.

В жизни кустарников спящие почки играют особую роль. Очень распространенный тип кустарника отличается от дерева тем, что имеет во взрослом состоянии не один ствол, а систему из нескольких разновозрастных стволиков (скелетных осей) со своими кронами и эти стволики в течение жизни всего растения в целом неоднократно сменяются. Длительность нарастания первого, материнского стволика может быть относительно невелика (например, у орешника-лещины — 5–10 лет). При затухании роста этого стволика у его основания (под землей или у самой поверхности почвы) пробуждается одна или несколько спящих почек, и растущие из них побеги догоняют и обгоняют материнский, формируя новые дочерние стволики (см. рис. 325). Образование новых скелетных осей кустарника из спящих почек периодически повторяется, а старые скелетные оси со своими кронами, потеряв способность к нарастанию, постепенно отмирают. В кусте лещины всегда можно видеть эти сухие и полусухие старые стволики рядом с хорошо развитыми цветущими и плодоносящими и совсем молодыми тонкими хлыстами, еще не успевшими образовать собственную крону. Кроме того, в пределах кроны одной скелетной оси могут время от времени появляться из спящих почек новые мощные системы побегов, омолаживающие крону (см. рис. 325).

Так как побеги из спящих почек растут на уже сформированном растении с хорошо развитой корневой системой, часто на пне, замещая удаленный крупный ствол, то они получают обильное питание и достигают за один период роста крупных размеров; у культурных деревьев и кустарников (плодовых и декоративных) их называют волчками. Нередко их называют также *водяными побегами*, так как ткани их стеблей и листьев обычно более сочны и мягки, чем у побегов возобновления того же растения; они дольше не одревесневают и при срезании очень быстро завядают (сравните структуру и поведение срезанных веточек из кроны березы или ее же водяных побегов из пня поросли). На водяных побегах легко образуются побеги обогащения.

У некоторых растений спящие почки, пробуждаясь, дают на стволе не удлиненные ассимилирующие побеги с зелеными листьями, а укороченные безлистные цветоносные. Такое явление носит название *каулифлории* (лат. *caulis* — стебель, ствол и

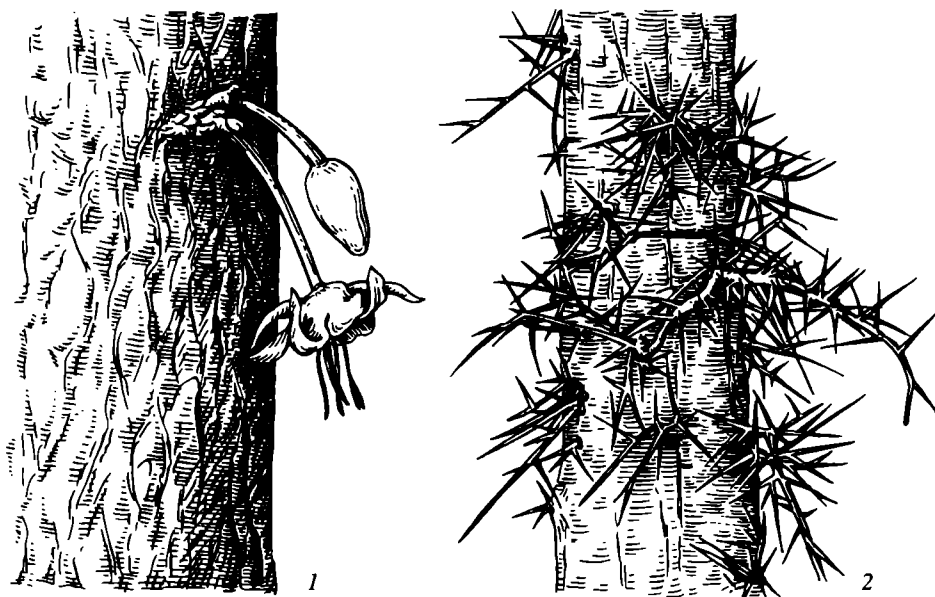


Рис. 176. Специализированные и видоизмененные побеги из спящих почек:

1 — каулифлория у дерева какао (*Theobroma cacao*); 2 — колючки у гледичии (*Gleditsia triacanthos*) из разветвившихся спящих почек

flos, flores — цветок) и характерно для многих деревьев тропических лесов, в частности для дерева какао (рис. 176, поз. 1). У гледичии, крупного декоративного дерева из бобовых, часто разводимого на юге СССР, из спящих почек на стволе вырастают пучки крупных разветвленных колючек — метаморфизированных побегов (рис. 176, поз. 2).

Поскольку из спящих почек образуются побеги, за счет которых также возможно возобновление побеговых систем, их иногда называют также почками нерегулярного возобновления. Таким образом, в соответствии с ритмами и функциями почек и побегов различают *функционально-ритмологические типы* почек — возобновления, обогащения и спящие, а среди побегов — побеги возобновления и обогащения.

### 3.3.4.2 Рост побеговых систем и морфо-функциональные различия составляющих их побегов

**Общие закономерности образования побеговых систем.** Как видно из материала предыдущих разделов, система побегов семенных растений формируется за счет верхушечных и боковых почек, как правило пазушных, а иногда и за счет придаточных. Почки могут разворачиваться в побеги без периода покоя (почки и побеги обогащения), после периода покоя в пределах астрономического года, регулярно (почки и побеги регулярного возобновления) или после более длительного покоя, нерегулярно (спящие почки).

Структурные единицы, хорошо различимые в системе побегов древесных растений, — элементарные и годовичные побеги — отражают ритмичность побегообразования.

По структуре побеги, вырастающие из почек, могут быть разнообразными — удлиненными и укороченными, вегетативными и цветущими (генеративными). Для общего облика системы побегов существенно, какие из названных типов побегов формируются у растения, в каком количественном соотношении и сочетании.

Очень важные признаки, определяющие внешний вид надземной части растения (его габитус: лат. *habitus* — внешний вид, облик) и его приспособительные черты, связаны с количеством, расположением и направлением роста боковых ветвей. Рассмотрим кратко эти основные признаки системы побегов.

**Неветвящиеся, слабо ветвящиеся и сильно ветвящиеся растения.** У некоторых групп высших растений боковые почки закладываются не на всех узлах или закладываются, но остаются недоразвитыми. Нарастание основных скелетных осей системы побега идет за счет одной или немногих верхушечных почек, боковые скелетные ветви совсем не образуются или образуются в очень малом числе. Так нарастают стволы древовидных папоротников (рис. 177, поз. 1) и наиболее архаичных голосеменных — саговников (рис. 177, поз. 2). Древовидные растения такого типа характерны главным образом для тропических, реже субтропических стран. Из цветковых к ним относится большинство пальм (это тропическое семейство включает около 3500 видов), драцены, юкки, агавы, алоэ (многие из этих однодольных разводят в комнатах), многие кактусы (например, колонновидные цереусы, рис. 177, поз. 3), тропическое дынное дерево (рис. 177, поз. 5), некоторые древовидные сложноцветные тропических высокогорий (африканские крестовники, южноамериканские эспелеции — «монашки», рис. 177, поз. 4) и т.д.

Большинство из упомянутых групп имеет крупные листья, сближенные в розетку на верхушке ствола. Таким образом, здесь крона образована не ветвями, а листьями. У некоторых из названных растений боковые побеги появляются регулярно и довольно обильно, но это только временные веточки — боковые соцветия, после цветения и плодоношения отмирающие и опадающие, не входящие в основной скелет растения (рис. 177, поз. 6). Способность к быстрому разрастанию и захвату пространства, а главное — к восстановлению после повреждений у таких растений нередко отсутствует или слабо выражена.

Среди деревьев умеренного климата такие неветвящиеся формы практически не встречаются, здесь все деревья и кустарники более или менее ветвисты, с большим резервом жизнеспособных почек.

Неветвящиеся и маловетвящиеся формы характерны и для некоторых трав. Так, многие однолетники особенно в условиях бокового затенения в густом травостое либо посева, или на бедных и сухих почвах в условиях голодания, или при очень коротком вегетационном периоде образуют за всю жизнь только один главный побег без боковых ветвей. Сплошь неветвящиеся одностебельные растения с одним верхушечным соцветием можно видеть в густых посевах ржи, пшеницы, льна, подсолнечника.

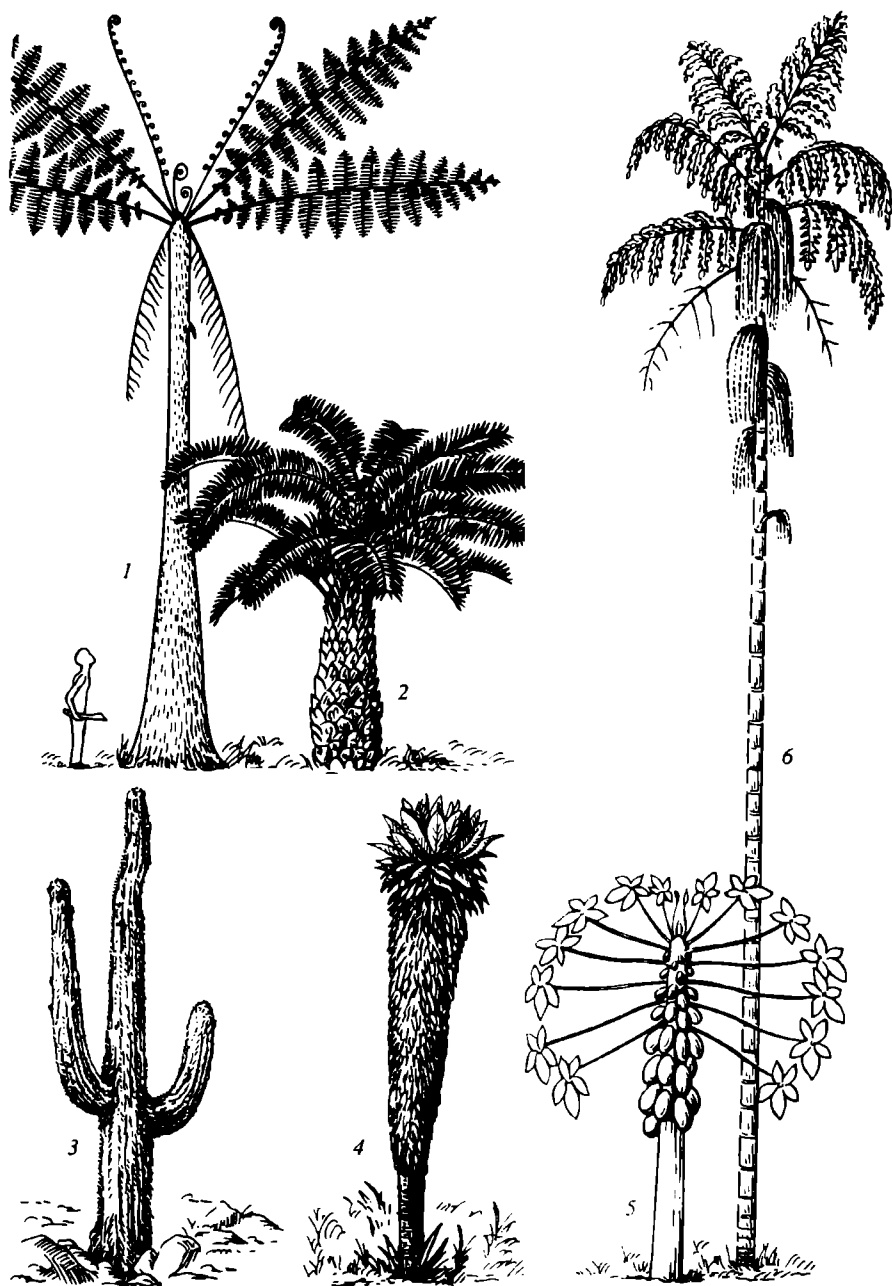


Рис. 177. Неветвящиеся и маловетвящиеся древовидные растения:

1 — древовидный папоротник (*Cyathea*); 2 — саговник (*Cycas*); 3 — кактус (*Carnegiea*); 4 — эспелетия (*Espeletia*); 5 — дынное дерево (*Carica papaya*); 6 — пальма (*Corypha*)

Что касается льна, то неветвящаяся его форма особенно ценится в качестве источника получения стеблевых волокон. Одностебельны многие однолетние сорняки полей, мелкие весенние эфемеры полупустынь и пустынь, живущие всего 2–2,5 весенних месяца, до наступления летней засухи.

Другая крайность — растения, в высшей степени обильно ветвящиеся. Они представлены, в частности, жизненной формой растений-подушек (см. рис. 314). Нарастание в длину побега любого порядка у них крайне ограничено, но зато ежегодно образуется множество боковых веточек, расходящихся во всех направлениях. Поверхность системы побегов растения выглядит как бы подстриженной; некоторые подушки настолько плотны, что похожи на камни (например, виды *Azorella* на антарктических островах).

Очень сильно ветвятся представители так называемой формы перекасти-поле, характерной для степей. Шаровидно разветвленная, очень рыхлая система побегов, по существу, представляет собой огромное соцветие, которое после созревания плодов отламывается от материнского стебля у его основания и перекачивается ветром по степи, рассеивая семена. Примером может служить качим метельчатый (*Gypsophila paniculata*).

**Акротония, мезотония, базитония.** При ветвлении общий облик системы побегов может оказаться различным в зависимости от того, как располагаются наиболее сильные боковые ветви на материнских осях. Различают три основных варианта: *акротонное, мезотонное и базитонное* (греч. akros — верхушка; meson — середина; basis — основание и monos — сила, мощь) ветвление (рис. 178), между которыми могут быть переходы.

Акротонное ветвление, при котором наиболее сильные боковые ветви формируются ближе к верхушке материнского побега, особенно характерно для деревьев. На каждом годичном побеге дерева (ели, сосны, дуба, клена, вяза, рис. 179, поз. 1, 2), как правило, наиболее сильно развиты пазушные почки в его верхних узлах, и из них в следующем году формируются самые мощные удлиненные ростовые побеги, тогда как из средних и нижних по положению почек образуются укороченные побеги, вегетативные или цветоносные. Часть самых нижних почек годичного побега обычно остается в состоянии спящих, что хорошо видно на ветке клена (см. рис. 179, поз. 1). Таким образом, наиболее активное побегообразование у дерева всегда идет на периферии его кроны, что способствует вынесению основной массы ассимилирующих листьев на свет и захвату кроной дерева наибольшего объема воздушного пространства.

Акротония очень обычна также на цветоносных удлиненных побегах трав, как однолетних (василек синий, ромашка аптечная, иван-да-марья, рис. 179, поз. 3), так и многолетних (василек луговой).

Базитонное ветвление, т.е. образование наиболее крупных и сильных ветвей в нижней части материнского побега, особенно характерно для кустарников и кустарничков (см. рис. 325; 326, поз. б) и многолетних трав (см. рис. 218, 1, 5; 329), а из однолетних — для хлебных и дикорастущих злаков. На нем основано *кущение* — образование скупенной группы боковых побегов близ основания главного побега, т.е.

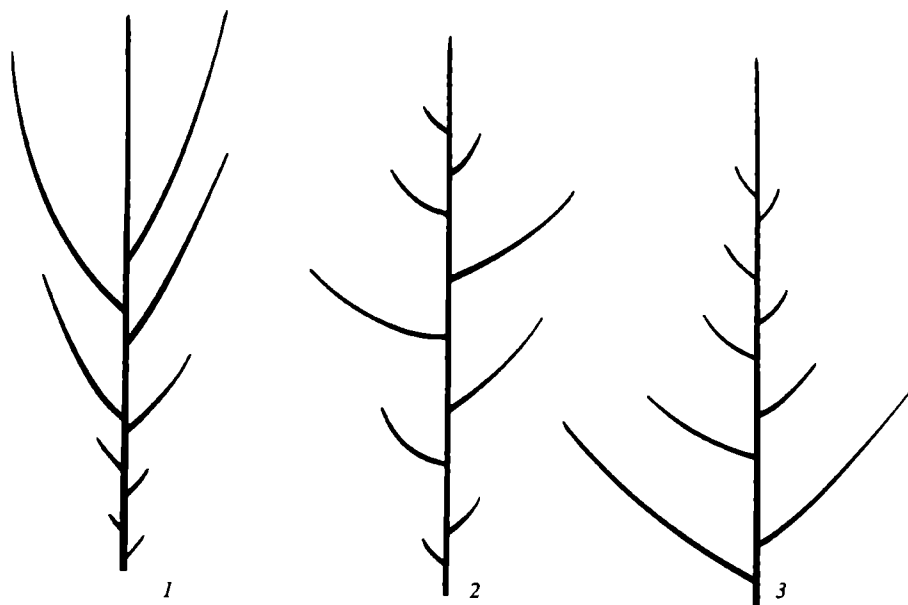


Рис. 178. Схемы акротонного 1, мезотонного 2 и базитонного 3 ветвления побегов

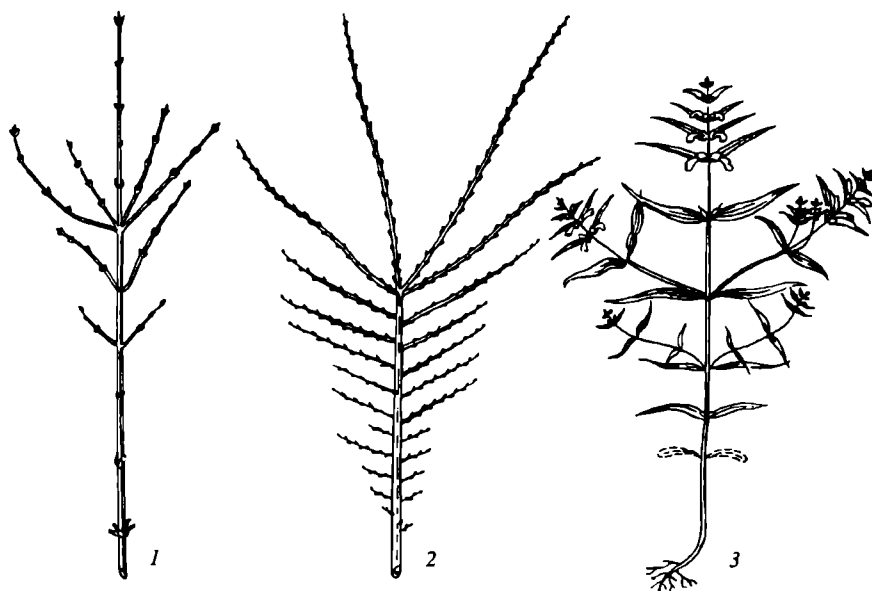


Рис. 179. Акротонное ветвление на годичных побегах клена 1, вяза 2, иван-да-марьи (*Melampyrum nemorosum*) 3

образование куста. Таким образом, кущение — это частный случай базитонного ветвления. Оно характеризуется развитием сильных нижних ветвей из приземных и подземных почек. Участок материнского побега, от которого отходят боковые, часто называют узлом кущения, но это неверно, потому что боковых побегов при этом всегда несколько, следовательно, почки, дающие им начало, сидели в пазухах не одного, а нескольких листьев, не на одном, а на нескольких сближенных узлах. Правильное название этой группы узлов — *зона кущения* или *зона возобновления*.

Сосредоточенность почек возобновления близ уровня почвы и под землей имеет важное приспособительное значение в сезонных климатах — эти почки лучше защищены, чем верхние.

При мезотонном ветвлении наиболее сильные боковые ветви формируются в средней части материнского побега.

**Направление роста побегов.** Главный побег растения в большинстве случаев сохраняет первоначальный отрицательный геотропизм и остается ортотропным. Боковые побеги при ветвлении могут принимать различное направление, образуя разной величины угол с материнским. Как известно, горизонтально растущие побеги называют плагитропными. Часто побег в процессе роста меняет направление, становится анизотропным; особенно обычны так называемые приподнимающиеся или восходящие побеги у трав, кустарничков и кустарников (см. рис. 218, поз. 1, 5; 326).

От величины угла между стволом и скелетными ветвями кроны зависит своеобразный облик крон разных деревьев (рис. 180 и см. рис. 187). У ели боковые ветви — лапы — растут почти горизонтально, под прямым углом к стволу, а при старении несколько опускаются вниз. Подобное соотношение наблюдается у липы (рис. 180, поз. 1). У тополя, дуба, вяза, ольхи, ивы крупные ветви обращены под углом вверх (рис. 180, поз. 2–4). Если направление роста боковых ветвей почти вертикально, получается пирамидальная крона, как у пирамидального тополя, кипариса. Раннее опускание вниз верхушек боковых ветвей, связанное у березы и ивы вавилонской с особой тонкостью их длинных междоузлий, приводит к образованию плачущих форм кроны (рис. 180, поз. 5).

Если плагитропные побеги стелются по земле, то дерево принимает форму стланца (например, сосна горная в Европе, кедровый стланник в Сибири, стелющиеся можжевельники — арча в Средней Азии). Стелющиеся кустарники и кустарнички иногда называют шпалерными; так выглядят многие полярные ивы. Недавно для стелющихся древесных растений была предложена серия русских терминов, соответствующих дереву — кустарнику — кустарничку: стланец — стланник — стланичек.

Полегание ветвей стелющихся древесных растений закрепляется придаточными корнями, которые появляются на плагитропных побегах. У травянистых растений тоже распространены полегающие и стелющиеся плагитропные побеги; если они образуют придаточные корни, их называют *ползучими* (например, лапчатка гусиная, будра плющевидная, луговой чай, рис. 181). Обычно это возможно лишь в условиях достаточной влажности почвы. Плагитропный рост характерен и для подземных побегов — корневищ и столонов многих растений (см. рис. 218; 219, поз. 1–3).

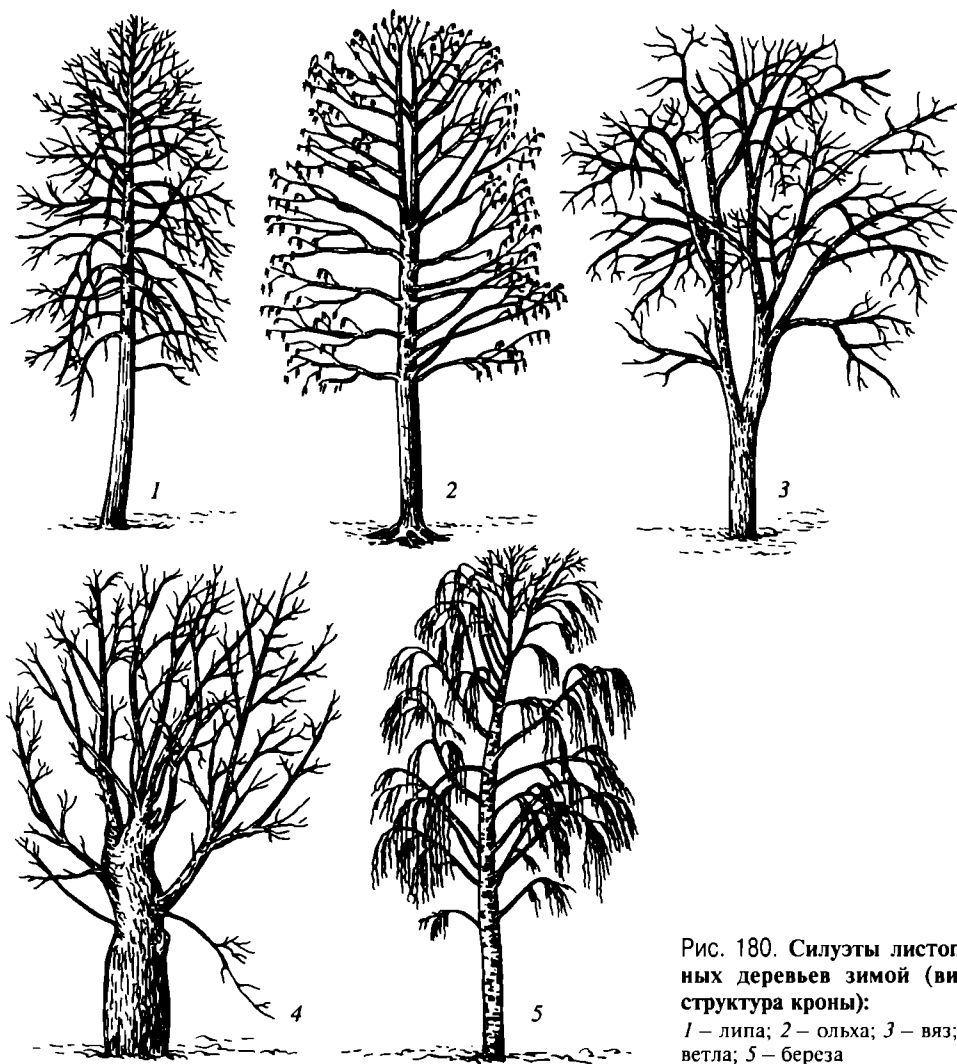


Рис. 180. Силуэты листопадных деревьев зимой (видна структура кроны):

1 – липа; 2 – ольха; 3 – вяз; 4 – ветла; 5 – береза

Плагитропные надземные побеги обычно оказываются лучше приспособленными для поглощения рассеянного света, так как поверхность их листьев располагается в горизонтальной плоскости. Кроме того, стелющиеся и ползучие побеги оказываются в лучших условиях в отношении тепла и влажности, а также лучше защищены снежным покровом зимой. Поэтому стланцы и ползучие растения распространены главным образом в холодных, но достаточно влажных климатических условиях (тундры, высокогорья), а также в нижних ярусах леса (в условиях затенения). Они не характерны для сухих местообитаний, во всяком случае цветковые (хвойные более выносливы).



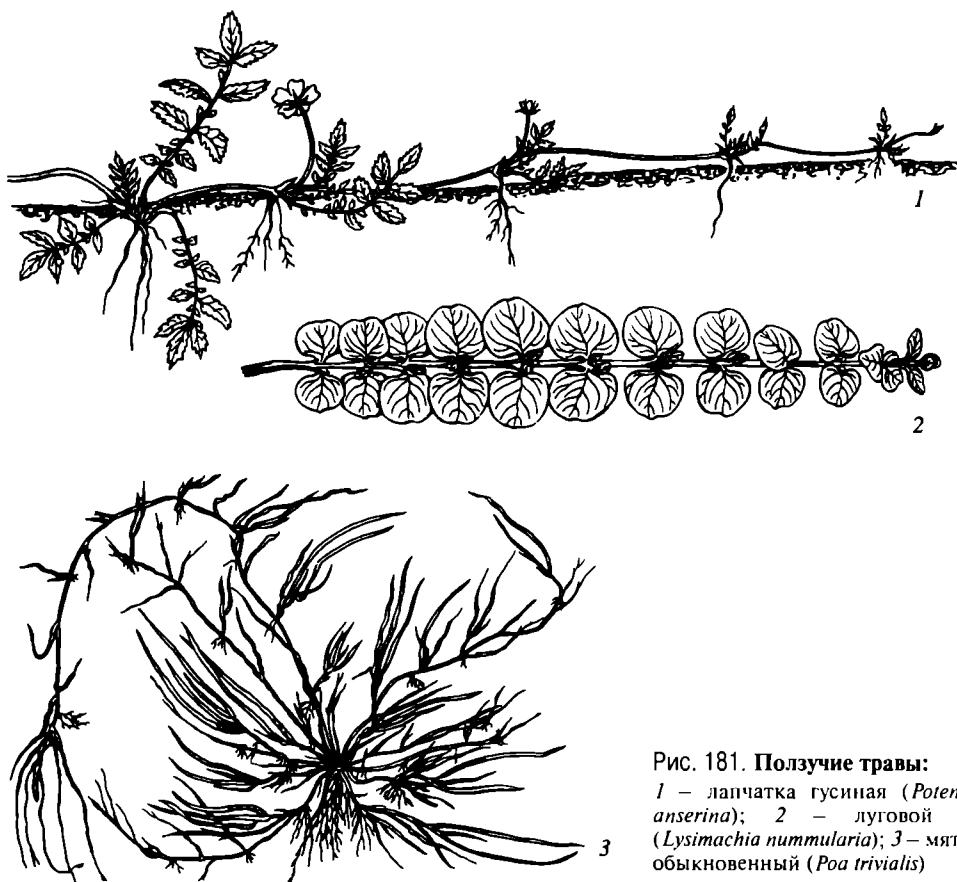


Рис. 181. Ползучие травы:  
1 — лапчатка гусиная (*Potentilla anserina*); 2 — луговой чай (*Lysimachia nummularia*); 3 — мятлик обыкновенный (*Poa trivialis*)

**Разделение функций побегов в системе.** У многих растений в пределах системы побегов наблюдается определенная специализация. Удлиненные и укороченные, ортотропные и плагиотропные побеги выполняют разные функции.

У древесных растений удлиненные побеги называют ростовыми (см. рис. 172, поз. 1, 3). Их главные функции — захват пространства для воздушного питания, увеличение объема фотосинтезирующей кроны. Они располагаются по периферии кроны, именно ими определяется ее форма.

Укороченные вегетативные побеги у деревьев обычно формируются внутри кроны из почек, испытывающих некоторое угнетение от недостатка освещенности. Их функция тем не менее весьма существенна: они способствуют наиболее полному использованию рассеянного света, проникающего в крону. Такие побеги характерны для бука, березы (см. рис. 172, поз. 2–4), осины и многих других лиственных пород, а также для лиственницы. У разных видов сосен и некоторых других хвойных специализация укороченных вегетативных побегов (брахибластов: греч. *brachys* — короткий

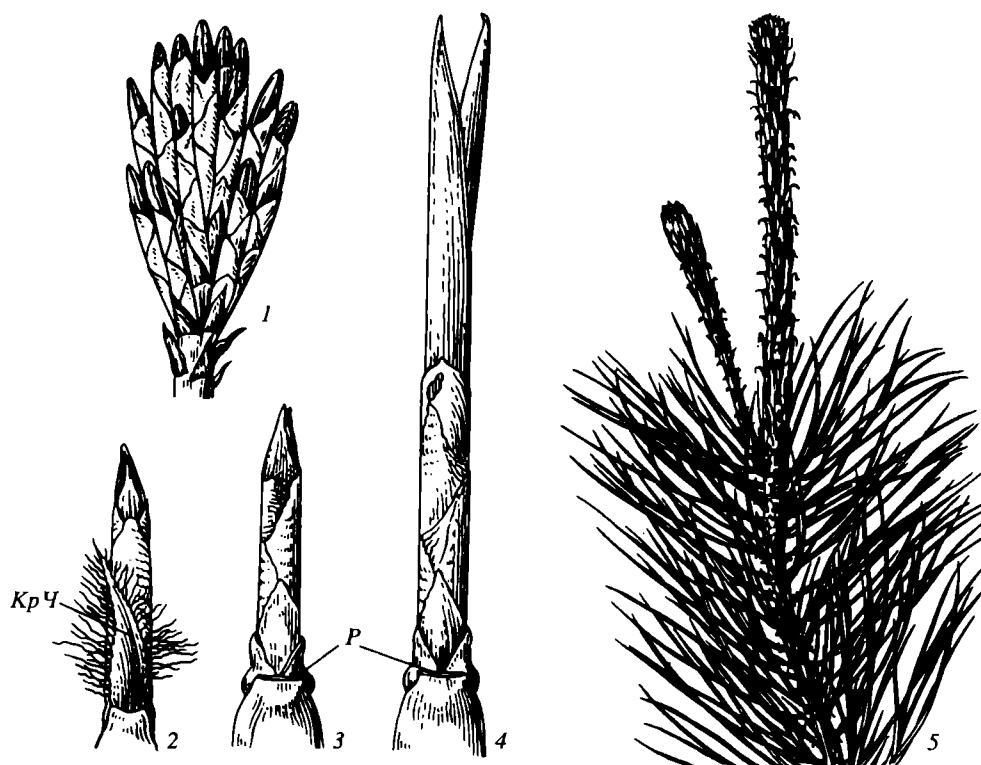


Рис. 182. Укороченные побеги (брахибласты) у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*):

1 – начало роста удлиненного побега с молодыми боковыми брахибластами; 2–4 – развитие брахибласта; взрослая ветка сосны – система удлиненного и укороченных побегов; КрЧ – кроющая чешуйка брахибласта; P – рубец от нее

и blastos – образование) еще более глубокая. Так, у обыкновенной сосны (рис. 182) из перезимовавшей почки вырастает удлиненный ростовой побег («свечка»), несущий только бурые чешуевидные листья, быстро опадающие (значит, этот побег практически не фотосинтезирует). В пазухах же чешуи одновременно с ними разворачиваются брахибласты с несколькими прозрачными чешуями и двумя зелеными хвоинками. Конус нарастания брахибласта сразу же прекращает свою деятельность. Ограниченность роста делает брахибласт подобным отдельному листу, и ведет себя он фактически как лист, опадая целиком после 2–3-летнего функционирования. У сосны сибирской («сибирского кедра») брахибласты несут по пять хвоинок.

Укороченные побеги у деревьев выполняют и другую специальную функцию: нередко они являются цветonosными, например у дуба, ясеня, тополя, вяза (см. рис. 172, поз. 5) и др. У плодовых деревьев их так и называют – «плодушками».

У травянистых растений также встречается резкое разделение удлиненных и укороченных побегов по функциям. Обычно укороченные розеточные побеги выполня-



Рис. 183. Смена форм роста побегов у деревьев:

1 — чередование удлиненных и укороченных годичных приростов у тополя; 2 — то же у березы

ют функцию многолетних скелетных и фотосинтезирующих, а удлиненные в пазухах розеточных листьев — цветonoсные (например, у подорожника, рис. 172, поз. 6, 7, примулы, манжетки, фиалок и др.). Если пазушные цветonoсы безлистные, их называют стрелками. Интересно, что соотношения функций удлиненных и укороченных побегов у деревьев и у трав обратное: у первых цветonoсные побеги укороченные, у вторых удлиненные, что биологически хорошо объяснимо. Для успешного опыления соцветия трав должны быть приподняты над травостоем, а у деревьев даже укороченные побеги в кроне находятся в благоприятных для опыления условиях.

**Смена форм роста одного и того же побега.** Очень часто удлиненные и укороченные, ортотропные и плагиотропные, надземные и подземные побеги в системе не являются строго специализированными, а представляют собой только фазы развития одного и того же побега. Особенно это типично для трав, но бывает и у деревьев. Нередко можно видеть, как укороченный побег, медленно нарастающий в течение нескольких лет, становится затем удлиненным (тополь, береза, рис. 183), как ростовой удлиненный вегетативный побег после двух-трех лет нарастания формирует на верхушке соцветие и становится таким образом генеративным, например у бузины.

Смену форм роста одного и того же побега у трав рассмотрим на примере обыкновенного редиса. Это однолетнее растение сначала образует укороченный главный побег с очень короткими междоузлиями и крупными розеточными листьями. В этой фазе жизни побега в результате интенсивного фотосинтеза происходит накопление запасных веществ в разрастающемся гипокотиле — корнеплоде (рис. 184, поз. 1, 2). Затем характер органообразования в верхушечной почке меняется, и как прямое про-

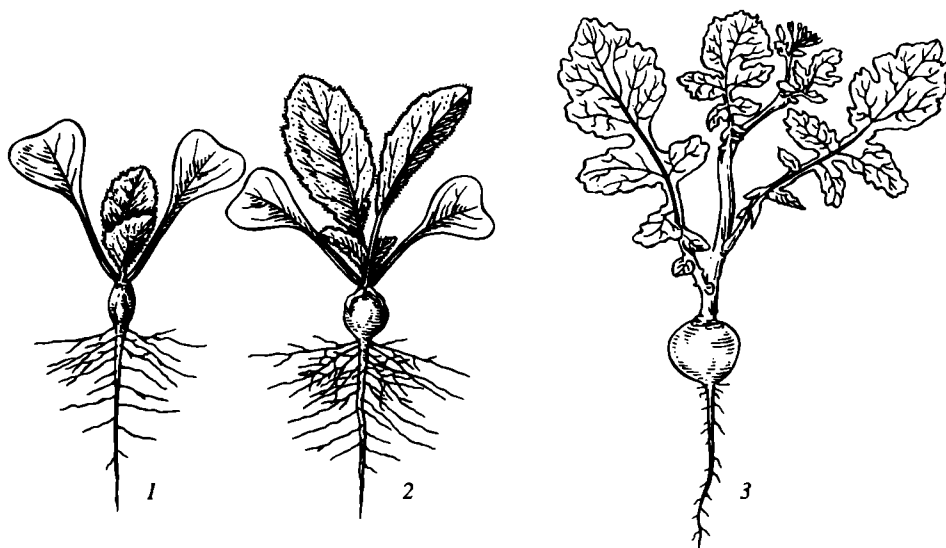


Рис. 184. Побегообразование у редиса:

1, 2 — фазы розетки; 3 — полурозеточный цветущий побег (розеточные листья отмерли, видны их рубцы)

должние розеточного вырастает удлинённый участок побега с разветвлённым соцветием (рис. 184, поз. 3). На его формирование уходит большая часть запасных веществ, корнеплод уменьшается в размерах, ткани его одревесневают. Таким образом, побег редиса за один вегетационный период проходит две фазы — вегетативного укороченного розеточного и удлинённого генеративного побега; обе фазы отражены в двух участках побега — нижнем и верхнем. В целом такие побеги принято называть *полурозеточными*.

У двулетних растений, например у моркови, эти фазы разделены зимним периодом. Иногда розеточная фаза (формирование укороченного побега) длится несколько лет, а затем уже вырастает удлинённая часть побега с цветками и соцветиями, например у тмина (*Carum carvi*) в естественных луговых местообитаниях.

У обычного травянистого многолетника смешанных лесов средней полосы живучки ползучей (рис. 185) каждый новый побег начинает расти весной в виде плагиотропной удлинённой плети, стелющейся по земле и постепенно укореняющейся. Листья на плети зелёные, ассимилирующие, не очень крупные. Во второй половине лета верхушка плети загибается вверх и даёт ортотропную розеточную часть с укороченными междоузлиями и крупными листьями. Ось розетки несколько утолщена, на ней формируется мощная мочка придаточных корней. Розетка зимует, а на следующий год из её верхушечной почки вырастает продолжение данного побега: либо новый участок розетки, либо удлинённый цветonoсный годичный побег. Таким обра-

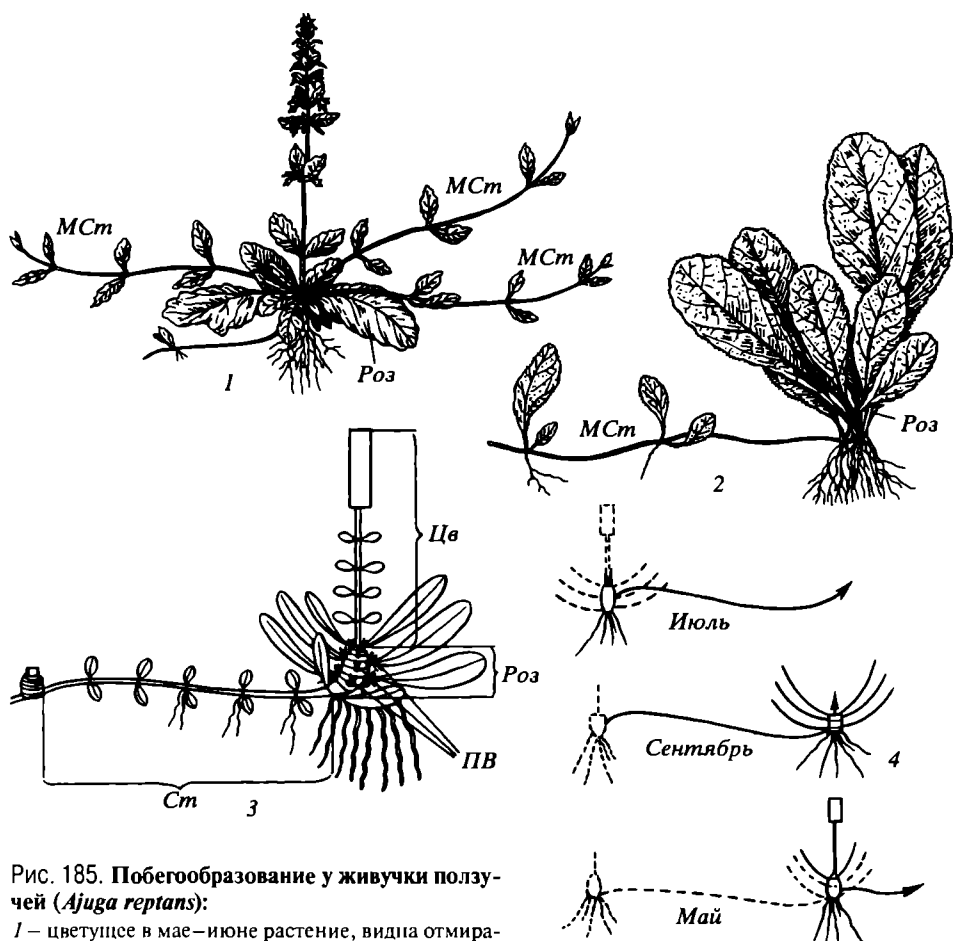


Рис. 185. Побегообразование у живучки ползучей (*Ajuga reptans*):

1 — цветущее в мае—июне растение, видна отмирающая розетка *Роз* и растущие плети *МСт*; 2 — часть плети *МСт* и розеточный побег в октябре; 3 — схема одного полного побега; 4 — фазы развития системы побегов, показывающие способ расселения и размножения живучки; *Ст* — столон (плеть); *Цв* — цветонос; *ПВ* — почки возобновления. Пунктиром показаны отмершие части

зом, побег одного порядка у живучки растет 3—4 года, завершаясь цветением и отмиранием после плодоношения и обсеменения. Такие однократно плодоносящие побеги называют *монокарпическими* (от греч. *топо* — один и *капρος* — плод). У многих травянистых многолетних растений монокарпические побеги, сменяя друг друга, представляют основные модули (см. подразд. 1.1) побеговых систем. Длительность жизни надземных частей монокарпических побегов разных видов растений варьируют от одного года до нескольких лет. В зависимости от этого выделяют *моноциклические* (живут один год, например у седмичника), ди— *трициклические* (живут два—три

года, например у живучки) и *полициклические* (живут несколько лет, например у видов рода грушанка) побеги.

Монокарпические побеги живучки состояются из трех функционально и морфологически различных участков, отражающих три последовательные фазы его морфогенеза: плети, фотосинтезирующей розетки и удлиненного генеративного побега.

Ко времени цветения плагиотропная часть побега — плеть — обычно уже разрушается, большая часть розеточных листьев успевает отмереть и генеративный полурозеточный побег выглядит как главный у самостоятельной особи живучки, продолжающий дальнейшее ветвление и возобновление (рис. 185, поз. 1). Таким образом, недолговечная плеть служит средством расселения и вегетативного размножения живучки. Недолговечные (существующие лишь один, редко два вегетационных периода) ползучие побеги, служащие для вегетативного размножения и не накапливающие в себе запасных веществ, называют *столонами*.

По мере развития монокарпического побега и его перехода от вегетативной фазы к генеративной меняется и строение его почек. Монокарпический побег начинает свое развитие из *начальной* (инициальной) почки, как правило пазушной вегетативной. На верхушке монокарпического побега в период его вегетативного роста располагается *промежуточная* (интермедиальная) почка. У растений с полициклическими побегами, например у грушанок, рамишии, эта почка может несколько лет оставаться вегетативной. При переходе монокарпического побега к цветению формируется *завершающая* (финальная верхушечная) почка. Она бывает генеративной (у грушанок) и вегетативно-генеративной (у злаков — щучки, овсяницы овечьей). У растений с моноциклическими побегами (копытня, хохлаток, ятрышников) начальная почка может быть одновременно и завершающей, если в ней заложены все части будущего побега, включая цветки и соцветия.

Динамика нарастания и смены форм роста побегов у разных растений очень разнообразна и представляет большой интерес для самостоятельного исследования во время летней полевой практики.

При изучении нарастания побегов и образования их систем путем бокового ветвления важно учитывать еще одну сторону взаимоотношений материнских и дочерних побегов, которая не отражается так отчетливо на внешнем облике всей побеговой системы, как все уже разобранные признаки. Речь идет о так называемом моноподиальном и симподиальном нарастании систем побегов.

#### 3.3.4.3 Моноподиальное нарастание и моноподиальная система побегов

**Древесные растения.** Рассмотрев молодое деревцо ели обыкновенной (*Picea abies*) в возрасте 10–12 лет, можно восстановить картину постепенного нарастания его ствола и образования кроны, состоящей из боковых ветвей последовательных порядков (рис. 186). Ствол в данном случае представляет собой ось главного побега растения, впервые оформившегося у проростка (рис. 186, поз. 1) и продолжающего нарастать в высоту неопределенно долго за счет верхушечной почки.

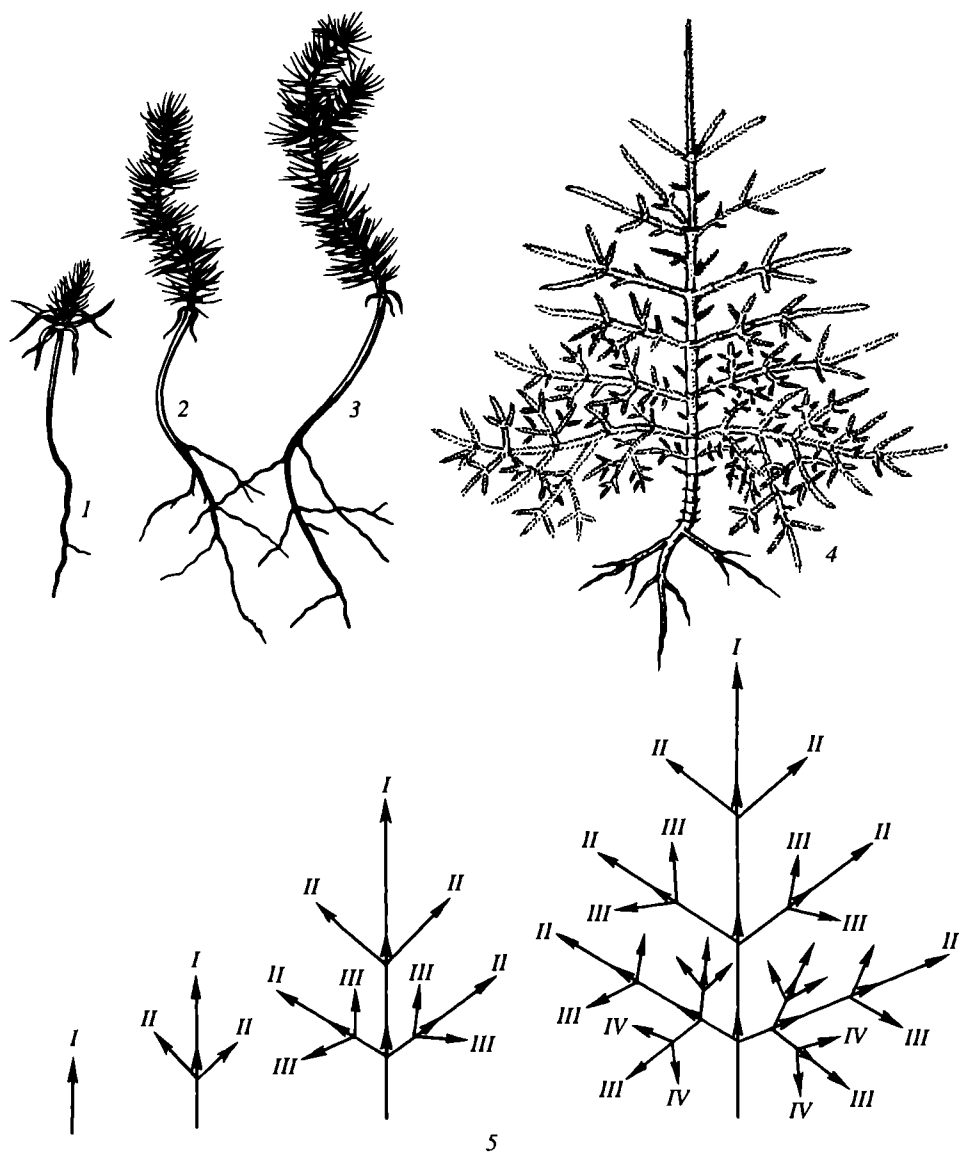


Рис. 186. Формирование моноподиальной системы побегов у ели:

*I* – сеянец 1-го года; 2–4-летнее неветвящееся растение; 3–6-летнее растение, начало ветвления; 4–12-летнее дерево; 5 – схема формирования моноподиальной системы побегов при регулярном ветвлении в течение 4-х лет, *I–IV* – порядки ветвления

Такое нарастание называют *моноподиальным* (греч. *μόνος* — один и *πόδος* — нога, стопа; в данном случае можно условно перевести как «ось»; моноподий — одна ось); образуется *моноподий* — побег одного порядка — с единой осью, которая является результатом деятельности одной самообновляющейся верхушечной меристемы.

У десятилетнего дерева ствол — главная ось первого порядка — составлен десятью последовательными годичными побегами — приростами, границы которых обозначены почечными кольцами. Это отражает ритмичность моноподиального нарастания ствола.

Важно отметить, что у деревьев обычно первые годичные приросты ствола очень малы, но с годами они становятся все более мощными. У сеянца ели в благоприятных условиях (в посадках, на опушке леса, поляне) усиление годичных приростов становится хорошо заметным на стволе начиная с 4–5-го года жизни (рис. 186, поз. 4).

Боковое ветвление за счет пазушных почек у ели обычно начинается не с первого года жизни сеянца, а с 3–4-го, причем первые боковые ветви слабые и быстро отмирают. Лишь с 6–7-го года начинают формироваться полноценные ветви будущей кроны.

Каждая ветвь второго порядка, образовавшись из боковой почки на главном стволе, у ели продолжает нарастать моноподиально за счет своей верхушечной почки. Как и главный ствол, она растет ритмично, слагаясь из последовательных годичных побегов — приростов. Но у молодого дерева интенсивность роста боковой ветви меньше, чем интенсивность роста главного ствола — ветви «подчинены» главной оси. Направление их роста — плагиотропное.

На рис. 186 видно, что ветви второго порядка расположены у ели правильными ярусами, мутовками, соответствующими порядку их появления на последовательных годичных побегах главного ствола. Возраст ветвей верхнего яруса, образовавшихся в текущем году, — 1 год, а возраст ветвей нижележащих ярусов соответственно 2, 3, 4 и т.д. года.

В дальнейшем ветви второго порядка, продолжая нарастать верхушкой, дают ежегодно из боковых почек возобновления веточки третьего порядка, которые нарастают слабее ветвей второго порядка. Такие нарастание и ветвление продолжают и дальше, до четвертого-пятого, а иногда и более высоких порядков (на ветвях более взрослых деревьев).

Таким образом, у ели формируется моноподиальная система побегов, в которой и главный ствол, и каждая из ветвей второго и последующих порядков нарастают моноподиально, т.е. каждая ось — след работы одной меристемы. Нарастая верхушкой, каждая ветвь продолжает ветвиться дальше за счет боковых почек. В такой системе хорошо выражена соподчиненность побегов последовательных порядков. Нередко весь этот процесс называют кратко моноподиальным ветвлением.

Соотношение интенсивности роста главного ствола и боковых ветвей обуславливает форму кроны у хвойных деревьев (рис. 187). Чем сильнее рост главной оси по сравнению с боковыми, тем более островершинной и узкой выглядит крона (у ели обыкновенной в среднем возрасте, а особенно у пихты сибирской, ели тянь-шаньской, рис. 187, поз. 2). Если главный ствол растет медленнее боковых ветвей, что чаще бывает у стареющих деревьев, то крона в очертании делается все более округлой и даже плоской, что хорошо видно у очень старых елей, у взрослых и старых деревьев



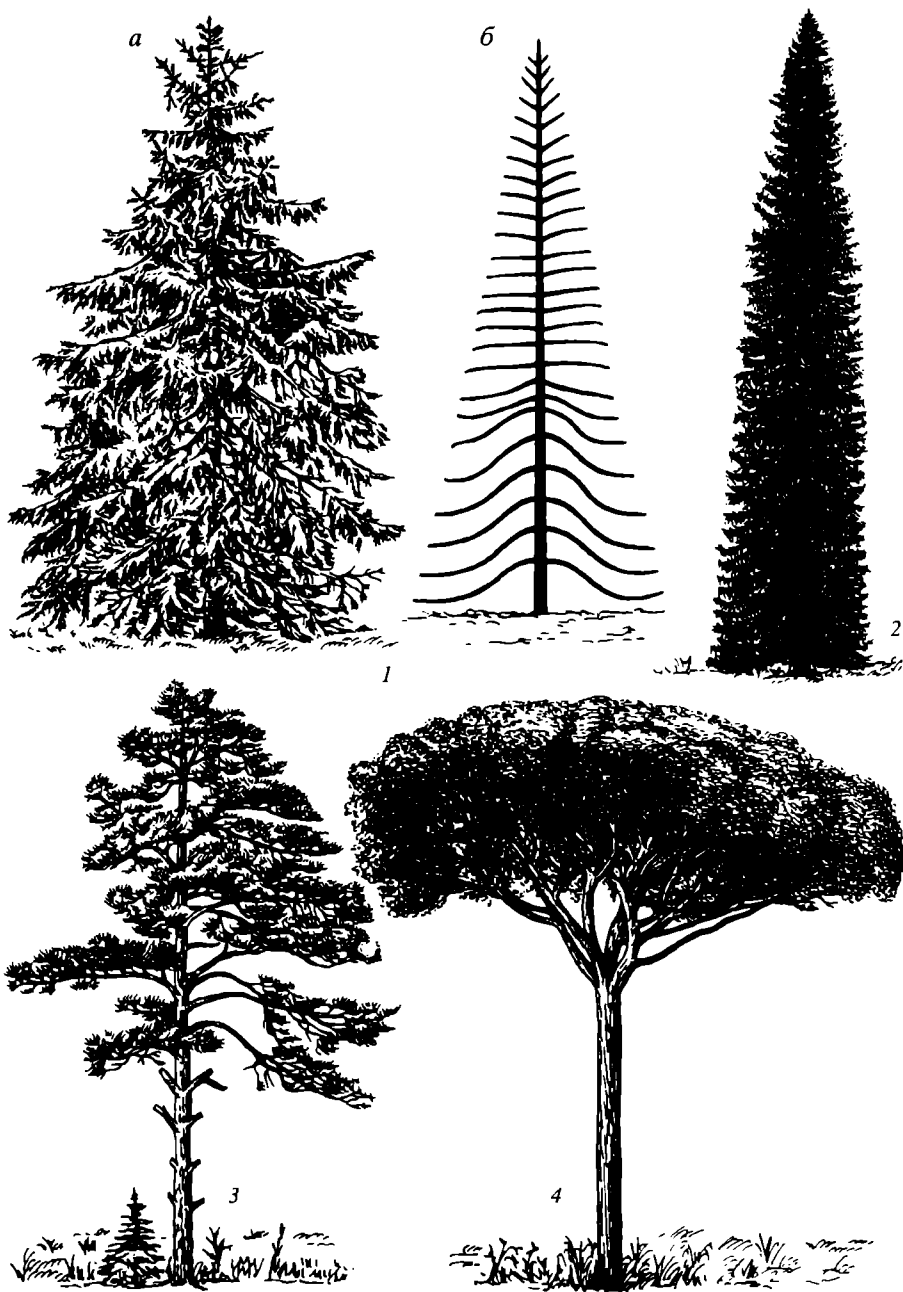


Рис. 187. Формы крон хвойных деревьев:

1 — ель обыкновенная (а) и направление скелетных ветвей кроны (б); 2 — ель тьянь-шаньская (ель Шренка); 3 — сосна обыкновенная; 4 — лиственница

сосны обыкновенной (рис. 187, поз. 3), а особенно у средиземноморской сосны пинии (рис. 187, поз. 4).

У лиственных пород длительное моноподиальное нарастание ствола и ветвей встречается реже. Если мы рассмотрим нарастание и ветвление молодого деревца или 3—4-летней ветви кроны дуба, ясеня, тополя, клена американского, часто разводимого в городах, а также кустарников жимолости, крушины ломкой, бересклета, то обнаружим те же закономерности, что и описанные только что для ели. Побег любого порядка в системе несколько лет нарастает моноподиально, ежегодно продолжая ветвиться, как показано на схеме (см. рис. 196, поз. 2). Для таких моноподиальных по природе деревьев и кустарников нередко характерна специализация цветonoсных побегов, занимающих пазушное положение. Верхушечные вегетативные почки самовозобновляются в течение ряда лет. Однако и у таких растений рано или поздно моноподиальное нарастание каждой оси прекращается, так что у взрослого дерева ни ствол, ни крупные сучья не будут настоящими моноподиями, как у хвойных.

**Травянистые растения.** У травянистых растений часто наблюдается такой же способ образования системы побегов, как и у описанных деревьев, с той существенной разницей, что эта система может сформироваться очень быстро за один вегетационный период за счет почек обогащения (у однолетников и двулетников) и что на главной оси и на концах ветвей могут образоваться цветки или соцветия, закрывающие возможность дальнейшего нарастания. Рассмотрим в качестве примера разводимый в огородах мак снотворный (рис. 188, поз. 1). Главный (зародышевый) побег этого

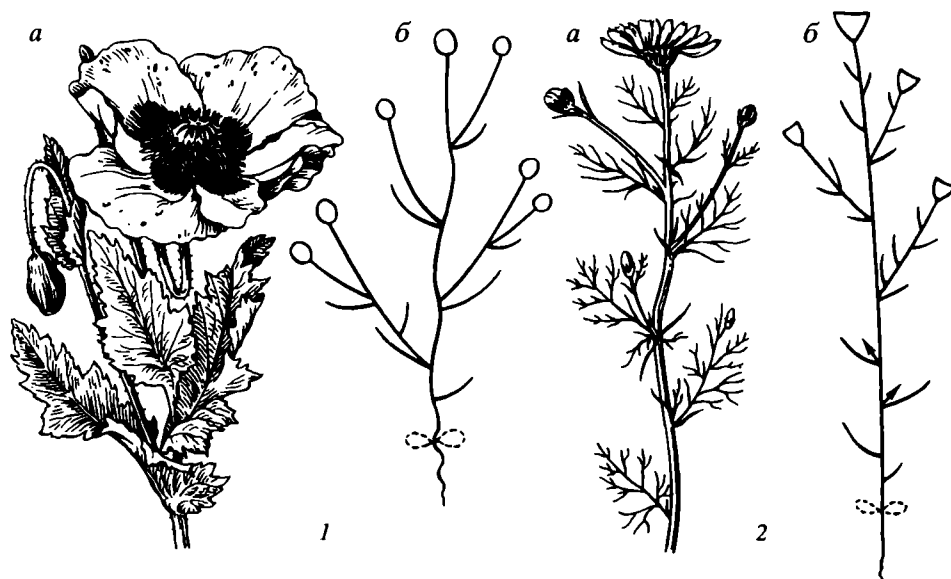


Рис. 188. Закрытая моноподиальная система побегов у однолетних трав:

1 — верхняя часть (а) и схема ветвления (б) мака снотворного (*Papaver somniferum*); 2 — то же ромашки аптечной (*Matricaria chamomilla*)

растения растет моноподиально и завершает рост образованием крупного верхушечного цветка, на который уходит вся верхушечная меристема. Тем не менее главная ось растения образована только этой меристемой, это побег одного (первого) порядка — моноподий. Ниже верхушечного цветка из пазух листьев вырастает несколько побегов обогащения второго порядка, каждый из которых тоже кончается цветком. В целом получается моноподиальная система побегов двух (реже трех) порядков, где хорошо выражено типичное соподчинение: боковые побеги развиты слабее главного.

Совершенно такая же картина получается в ходе образования моноподиальной системы побегов у однолетней ромашки пахучей, только на концах ветвей и главной оси образуются не одиночные цветки, а соцветия-корзинки (рис. 188, поз. 2); ветвление идет не до второго, а до третьего-четвертого порядка. Из двулетних трав хорошим примером моноподиального нарастания и образования обильно разветвленной моноподиальной системы побегов может служить донник желтый (*Melilotus officinalis*). Соподчинение побегов всех порядков у него остается типичным для моноподиальной системы; боковые ветви отстают в своем росте от материнских ветвей предыдущего порядка.

Примерами многолетних травянистых растений с открытой моноподиальной системой побегов могут служить разные виды подорожника (см. рис. 172, поз. 6), клевер луговой, манжетка, гравилаты и др. У этих растений (рис. 189) главная ось в течение ряда лет нарастает моноподиально, оставаясь сильно укороченной; она несет розеточные листья, сменяющиеся из года в год. Таким образом, этот моноподий со-

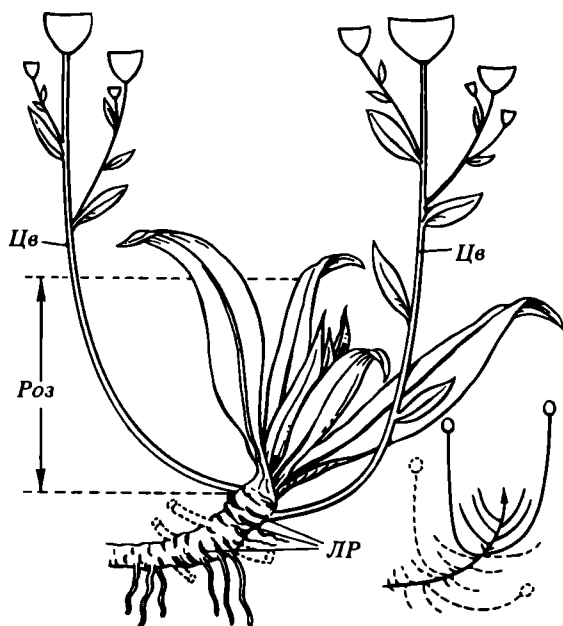


Рис. 189. Схема открытой моноподиальной системы побегов у розеточного травянистого многолетника:

Роз — розетка; Цв — цветонос; ЛР — листовые рубцы на корневище

ставлен многими годичными приростами. Верхушечная почка до конца остается вегетативной. Из пазух листьев ежегодно вырастают специализированные цветonoсные побеги второго порядка, иногда облиственные; а иногда безлистные стрелки, как у подорожника.

### 3.3.4.4 Симподиальное нарастание и симподиальная система побегов

**Древесные растения.** Гораздо чаще, чем моноподиальное, у деревьев и кустарников наблюдается *симподиальное* (греч. *sym* — приставка, означающая собирательность и *podós* (условно) — ось; *симподий* — составная ось) нарастание ствола и ветвей кроны. Это имеет место у взрослых деревьев практически всех лиственных пород лесной зоны, а часто и у сеянцев с первых лет жизни. В этих случаях всю образующуюся *систему побегов* называют *симподиальной системой* (см. также подразд. 1.3). Рассмотрим ее образование на примере березы (рис. 190).

У сеянца березы главная ось в течение нескольких лет может нарастать моноподиально за счет верхушечной почки (рис. 190, поз. 1, 2). Одновременно со 2–3-го года жизни сеянец может ветвиться, и образуется моноподиальная система побегов. Однако обычно уже на 3–5-ый год жизни растения верхушечная почка главного побега отмирает, и, таким образом, исчезает возможность дальнейшего моноподиального нарастания оси первого порядка. Тем не менее формирование вертикального стволика, самого сильного в системе, продолжается, но теперь уже за счет боковой почки, обычно одной из верхних, ближайших к отмершей верхушечной (рис. 190, поз. 3). Происходит так называемое перевершинивание: один из побегов второго порядка растет сильнее других и становится побегом замещения, принимающим направление роста главного побега и как бы продолжающим его, тогда как остальные побеги второго порядка остаются в качестве обычных боковых ветвей, менее сильных и растущих под углом к главному (рис. 190, поз. 4). После первого перевершинивания ствол представляет собой биологически главную ось растения, однако она не является результатом деятельности единственной верхушечной меристемы, а следовательно, она не моноподиальна. Нижний ее участок (2–4 годичных прироста) представлен только осью первого порядка, а верхний (прирост 3–5-го года) — это уже ось второго порядка; таким образом, ствол 3–5-летней березы стал симподием — составной осью. Некоторые современные авторы остроумно называют симподий «реле-осью», подчеркивая закономерную передачу «эстафеты» от одной верхушечной меристемы к другой.

Перевершинивание повторяется при дальнейшем росте ствола молодого деревца березы уже ежегодно (рис. 190, поз. 5–7). Причиной перевершинивания может быть цветение (см. рис. 190, поз. 5, 6). К 20–30-летнему возрасту ствол березы представляет собой главный симподий растения, составленный из участков осей побегов от первого до 10–15-го и более порядков. Другие оси этих же порядков (кроме первого), не вошедшие в состав ствола, дают начало боковым ветвям, формирующим крону.

Внешние следы перевершинивания в виде подсохшей верхушки или рубца от отмершей почки некоторое время сохраняются (рис. 190, поз. 7), но по мере утолщения



Рис. 190. Формирование симподиальной системы побегов у березы:

1 – проросток; 2 – сеянец, растущий моноподиально; 3 – первое перевершинивание; 4 – симподиальная система ветвления молодого деревца; 5 – на верхушке удлиненного побега образовалась мужская сережка; 6 – на верхушке укороченного побега образовалась женская сережка; 7 – кончик вегетативного побега засох и отвалился

ствола они исчезают, так что симподиальный по происхождению ствол внешне ничем не отличается от моноподиального, разве что иногда бывает не идеально прямым, а слегка извилистым.

Совершенно так же как и главный ствол, симподиально нарастают у березы и ветви кроны. У взрослого дерева на каждой крупной ветви, имеющей общий возраст 10–15 лет, можно обнаружить множество следов перевершинивания как на биологически главной оси этой ветви, так и на всех ее последовательных разветвлениях, обычно в виде сухих отмерших кончиков побегов (см. рис. 190, поз. 7). Таким образом, все дерево березы и его каждая крупная ветвь представляют собой симподиальные системы побегов.

Сухие отмершие веточки в системе ветвей березы, конечно, могут быть не только отмершими верхушками, которые замещены боковым побегом. Это могут быть и просто боковые побеги, отмирание которых часто наблюдается в кроне, но оно не ведет к перевершиниванию. На рис. 190, поз. 7 и 191, поз. 1 показано, как их отличить друг от друга, что, впрочем, на деле не всегда легко и возможно только на довольно молодых системах побегов, где еще хорошо заметны листовые рубцы. Под пазушным побегом на материнской оси всегда должен быть рубец от кроющего листа, а под продолжением материнского такого рубца нет.

Как уже говорилось, у березы перевершинивание и замещение в системе побегов происходят не совсем регулярно (иногда не ежегодно). Таким образом, хотя вся система побегов в целом у нее, безусловно, симподиальна, в процессе роста дерева моноподиальное нарастание ствола и ветвей может чередоваться с симподиальным. Еще менее регулярно, часто вынужденно (например, вследствие обмерзания), перевершинивание у моноподиальных по природе видов, вроде дуба или ясеня. Наоборот, у некоторых видов перевершинивание происходит обязательно и регулярно каждый год, так как верхушечные почки годичных побегов никогда не вызревают и не перезимовывают. Наиболее ярким примером такого строго симподиального нарастания может служить липа (*Tilia cordata*). На рис. 191, поз. 2–6 показано, как деятельность верхушечной почки годичного побега липы в процессе его весеннего разворачивания постепенно замедляется, разворачивание листьев прекращается и кончик побега отшнуровывается, оставляя рубец около крупной боковой почки, развившейся в пазухе верхнего из вполне развитых листьев побега.

Зимой на концах всех веточек липы мы находим крупные почки возобновления, которые кажутся верхушечными; на самом деле это боковые почки замещения. Они и продолжают весной нарастание каждой ветви, представляющей собой строгий симподий. Остальные боковые почки на годичном приросте дают новые боковые веточки, размеры которых следуют правилу акротонии.

Точно так же заранее отшнуровываются верхушки годичных побегов некоторых полярных ив; нарастание стволиков и ветвей этих стелющихся кустарников строго симподиально.

У деревьев и кустарников с супротивными листьями (а следовательно, и почками) иногда после отмирания верхушки годичного побега вырастает не один побег замещения, а два супротивных, как, например, у клена, сирени (рис. 191, поз. 7). Они образуют развилку над остатком или рубцом отмершей верхушки, создавая впечатление как бы дихотомического ветвления. Однако это лишь частный случай образования симподиальной системы побегов при боковом *ветвлении*: ни о каком раздвоении верхушечной меристемы, как это имеет место при истинной дихотомии (см. подразд. 1.3.), здесь не может быть и речи; верхушка целиком ликвидируется, а замещающие побеги образованы настоящими боковыми почками. Поэтому такой тип симподиального нарастания называют *ложной дихотомией* или симподиальным ветвлением по типу *дихазия* (см. рис. 196, поз. 8).

Как видно из приведенных примеров, перевершинивание у древесных растений, как правило, происходит за счет самых верхних боковых почек, так что в состав сим-

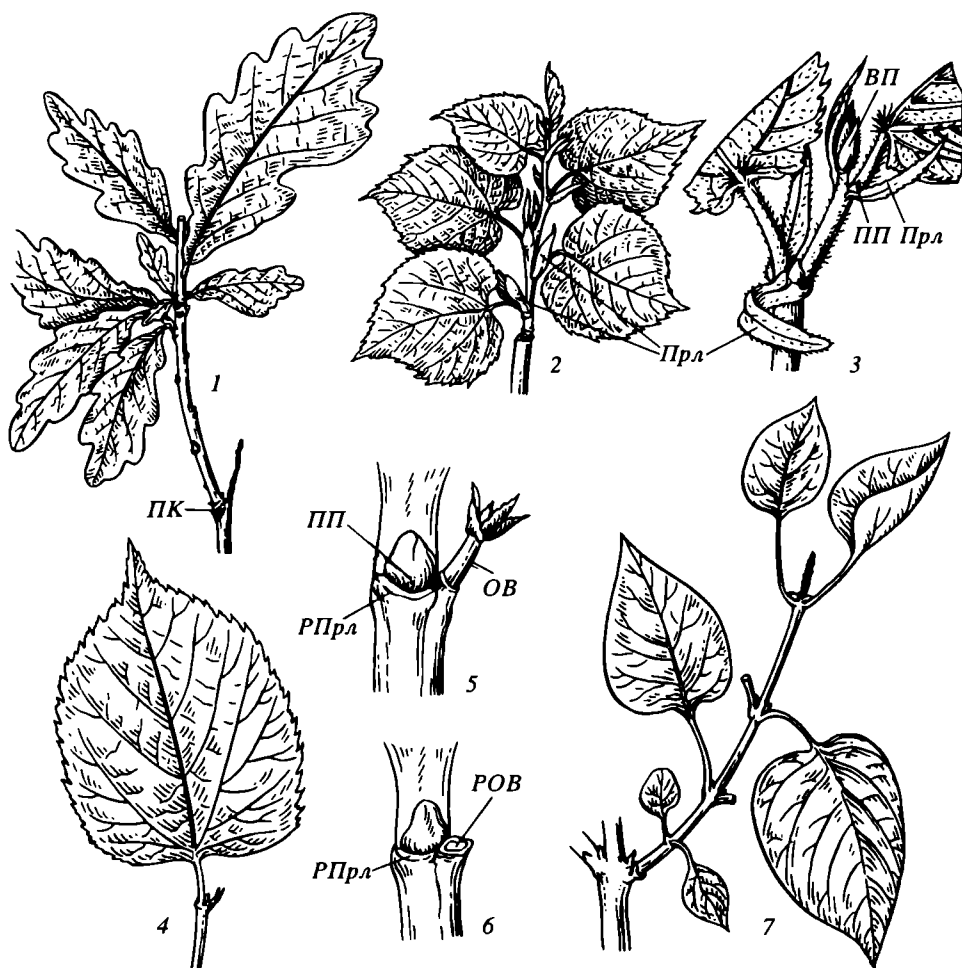


Рис. 191. Симподиальное нарастание ветвей дерева:

1 – следы переве́ршинивания у дуба; 2 – растущий побег липы в мае; 3 – его верхушка крупным планом; 4 – верхушка такого же побега в июне; 5 – то же крупным планом, виден отсыхающий кончик; 6 – то же в июле, кончик отвалился; 7 – отмирание верхушки побега у сирени; *Прл* – прилистники; *РПрл* – рубцы от прилистников; *ВП* – верхушечная почка; *ПП* – пазушная почка; *ПК* – почечное кольцо; *ОВ* – отмирающая верхушка; *РОВ* – рубец от отмершей верхушки

подия побег соответствующего порядка входит почти целиком, за исключением самых верхних его узлов или только верхушечной почки. Можно назвать такое нарастание *акросимподиальным*, подчеркнув тем самым, что переве́ршинивание происходит близ верхушки. Если отмирание захватывает более длинный верхний участок оси соответствующего порядка, а эстафету перехватывают не верхние, а средние по поло-

жению на побеге почки, можно говорить о *мезосимподиальном нарастании*. Оно нередко наблюдается в ходе развития отдельных скелетных осей кустарников, например спиреи, жимолости (рис. 192). Для многолетних трав характерно *базисимподиальное нарастание*, при котором в составе симподия остается только основание оси побега каждого порядка.

**Травянистые растения.** Особенно отчетливо можно проследить образование симподиев у трав с многолетним подземным корневищем. Так, у купены (рис. 193) на конце такого корневища находится зимующая почка. Весной из нее вырастает годичный побег, нижняя часть которого, состоящая из укороченных метамеров с чешуевидными листьями, остается под землей, а верхняя, надземная, удлиненная, несет цветки в пазухах зеленых листьев (рис. 193, поз. 1, 2). Моноподиальное нарастание этого побега скоро

прекращается, а после плодоношения вся надземная часть побега засыхает и отмирает, оставляя крупный круглый рубец («соломонова печать») на подземном утолщенном основании этого же побега, которое сохраняется и входит в состав корневища (рис. 193, поз. 3). Но еще до отмирания надземной части цветоносного побега в пазухе одного из чешуевидных листьев его подземного основания оформляется крупная почка возобновления следующего порядка, одетая бесцветными чешуями. В будущем году из нее вырастет новый годичный побег, имеющий такую же структуру и судьбу, как и материнский. В течение ряда лет такие побеги последовательных порядков сменяют друг друга, а из их подземных оснований формируется составная ось. Симподий — это и есть многолетнее корневище, ежегодно нарастающее симподиально за счет основания побега очередного порядка. Другими словами, можно сказать, что купена имеет симподиальное возобновление — рост корневища каждый год возобновляется благодаря перевершиниванию. Так как отмирает большая часть побега, а почка возобновления находится у его основания, — это базисимподиальное возобновление или базисимподиальное нарастание корневища. Круглые рубцы от отмерших надземных частей побегов позволяют подсчитать возраст корневищ, потому что каждый цветоносный побег купены соответствует годичному приросту. Однако надо учесть, что с более старого конца корневище постепенно разрушается и возраст его живого участка («условный», или «относительный») будет заведомо меньше, чем общий возраст растения, если считать с момента возникновения его из семени (см. рис. 193, поз. 1).

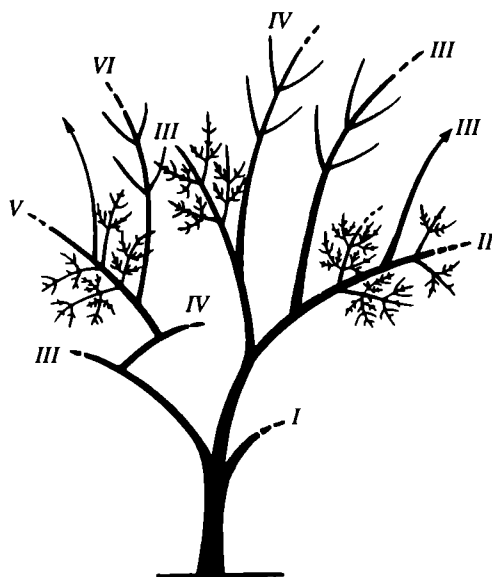


Рис. 192. Мезосимподиальное нарастание системы побегов кустарников (схема):

I–V — порядок ветвления побегов



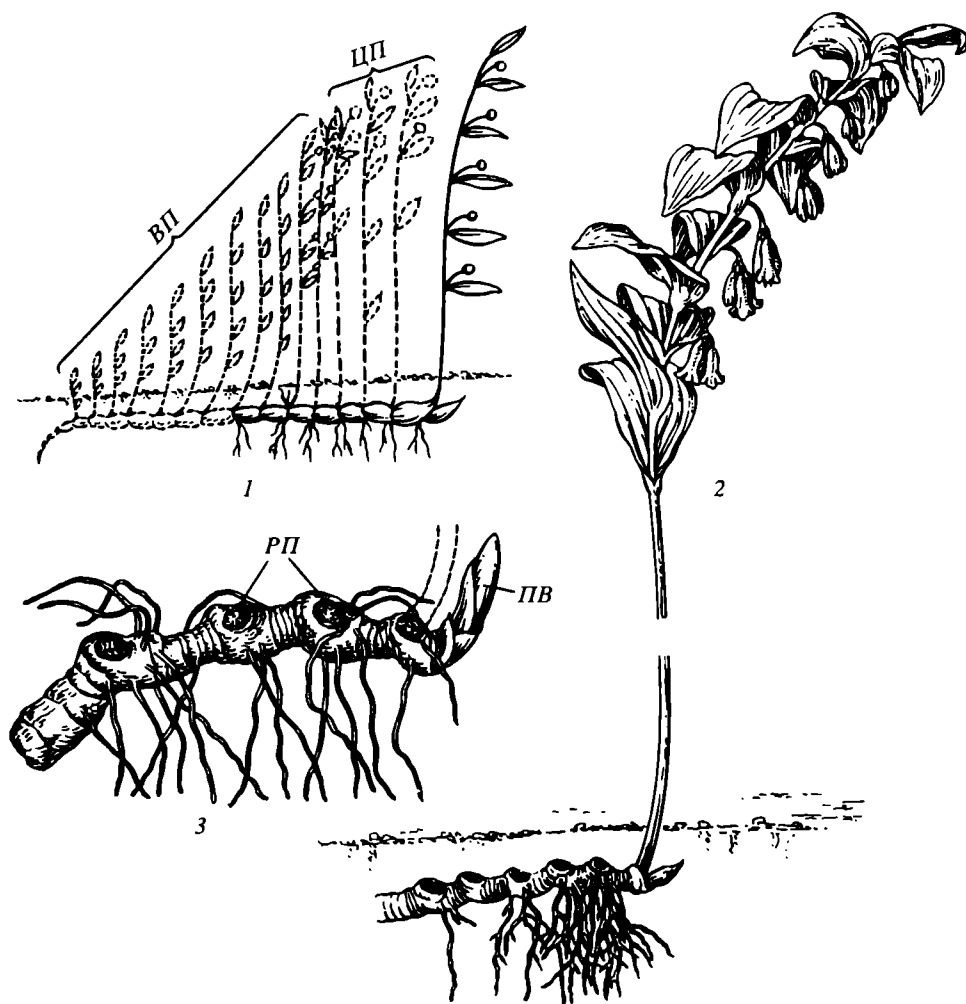


Рис. 193. Побегообразование и симподиальное нарастание корневища у купены (*Polygonatum multiflorum*):

1 – схема побегообразования, пунктиром показаны отмершие части корневища и годовые надземные побеги; ВП – вегетативные побеги; ЦП – цветопосые побеги; 2 – цветущее растение весной; 3 – часть корневища зимой; видны рубцы отмерших надземных побегов (РП) и почка возобновления (ПВ); пунктиром показаны отмершие надземные побеги

Еще один пример формирования симподиальной системы побегов, или симподиального возобновления, – у медуницы неясной, одного из типичных представителей травяного покрова дубрав (рис. 194). Укороченный розеточный главный побег ее нарастает моноподиально в течение нескольких лет, сменяя листья; на зиму на его верхушке формируется закрытая почка с чешуями. Ось главного побега, состоящая из



Рис. 194. Побегообразование и симподиальное нарастание системы корневищ у медуницы неясной (*Pulmonaria obscura*):

1 – проростки 1-го года с живыми (а) и засохшими (б) семядолями; 2 – двулетнее растение, гипокотиль прижат к почве придаточными корнями; 3–4 – летнее еще не цветущее растение, эпигеогенное корневище включает три годичных прироста (уже втянуты под землю), 4-й прирост еще на поверхности, главный корень и гипокотиль отмерли (показаны пунктиром); 4 – взрослое цветущее растение с эпигеогенными корневищами; 5 – сенильное (старое) растение

последовательных годичных приростов, при помощи придаточных корней втягивается в почву, оставляя почку на поверхности. Пазушные почки в первые годы жизни растения не разворачиваются. На 5–7-й год моноподиальное нарастание главной оси растения завершается образованием удлиненного цветonoсного годичного побега. После плодоношения вся надземная часть его отмирает, оставляя рубец, а подземная, втянутая в почву, остается как первое звено многолетнего корневища.

Одновременно с ростом цветоноса весной из почек возобновления в пазухах верхних розеточных листьев главного побега разворачиваются один-два побега второго порядка – начинается симподиальное возобновление. Каждый из побегов имеет дугообразную нижнюю часть с чешуевидными листьями, растущую в лесной подстилке и быстро втягивающуюся в почву с помощью придаточных корней, и верхнюю укороченную надземную с розеткой зеленых листьев (рис. 194, поз. 4). Розетка летом продолжает формировать новые листья, а к осени образует закрытую верхушечную почку возобновления. В пазухах розеточных листьев, естественно, закладываются боковые почки.

После перезимовки из верхушечной почки вырастает цветоносный годичный побег, завершающий его моноподиальный рост, а из боковых – новые розеточные побеги третьего порядка.

После плодоношения цветоносная надземная часть побега отмирает, оставляя рубец, а подземная его часть остается в составе корневища как второе его звено. Корневище теперь представляет собой симподий из многолетнего основания побега первого порядка и однолетнего основания побега второго порядка. Многолетнее корневище медуницы — многочленный симподий из оснований побегов нескольких последовательных порядков. Наиболее старые участки его скоро начинают отмирать, так что собственный возраст живой части симподиального корневища составляет в среднем 5–6 лет.

### 3.3.4.5 Причины разных способов нарастания побегов и их биологическое и хозяйственное значение

**Причины перевершинивания побегов.** Как видно из описанных примеров, причины прекращения верхушечного роста побегов и перехода к образованию симподиев могут быть разными. Одна из самых обычных внутренних причин перевершинивания — переход верхушечной меристемы в генеративное состояние и формирование цветка или соцветия. В подавляющем большинстве случаев такой переход ведет к необратимым изменениям, вся меристематическая верхушка побега уходит на образование генеративных органов и восстановление верхушечной вегетативной почки. Поэтому дальнейший рост стволов и ветвей деревьев в прежнем направлении или возобновление роста у многолетних трав могут происходить только путем перевершинивания.

Но нередко перевершинивание имеет место и в системе чисто вегетативных побегов без участия процессов цветения. Оно может быть вынужденным, обусловленным внешними факторами, и обязательным, регулярным, связанным с действием внутренних причин.

Так, большинство верхушечных почек на ветвях дуба в северных частях области его распространения (ареала) отмерзает в суровые зимы. В засушливое лето верхушка растущего побега, например у березы, может засохнуть от недостатка влаги. Верхушки молодых побегов в начале лета часто повреждаются гусеницами и другими насекомыми. Очень часто верхушки стволов и ветви молодых деревьев повреждают скот, дикие копытные, а также человек, обламывающий ветки для определенной цели, а иногда и просто так, походя, бездумно. Восстановление и возобновление во всех этих случаях возможны только за счет уцелевших боковых почек, обычно раньше верхушечной впадающих в покой или заторможенных в развитии благодаря ее же тормозящему воздействию; такие неактивные почки более устойчивы против высыхания и вымерзания и менее подвержены нападению вредителей. При сильном обламывании, как правило, восстановление и перевершинивание идут за счет спящих почек.

Даже у хвойных, нарастающих моноподиально долгое время, ствол и ветви могут восстанавливаться и становиться симподиальными в случае повреждения верхушки. Всем, видимо, случалось видеть, как при обламывании верхушки молодой сосны или

если сначала все боковые ветви верхней мутовки меняют направление роста и приближаются к вертикали, но затем одна из них становится лидерной и замещает обломанную главную ось, а остальные так и остаются на положении боковых ветвей (рис. 195, поз. 1).

Но иногда, как мы видели выше, верхушки вегетативных побегов регулярно отмирают и отшнуровываются без видимых внешних причин (как у липы). В этих случаях действуют внутренние факторы, вероятно, связанные с перераспределением веществ в пределах побега, в том числе важная роль принадлежит и ростовым веществам (ауксинам). У дерева какао (*Theobroma cacao*) верхушечная меристема ортотропно растущего побега в определенный момент теряет меристематичность и превращается в паренхиму (рис. 195, поз. 2). Одним из стимулов к перевершиниванию может служить изменение направления роста побега с ортотропного на плагитропное, что может быть связано с общим ослаблением интенсивности роста этого побега. Тогда одна из боковых почек на месте перегиба (часто — спящая) дает сильный побег, перевершинивающий склонившуюся главную ось и продолжающий дальнейший ортотропный рост ствола (рис. 195, поз. 3). При этом верхушечная почка и вся верхняя часть главного побега не обязательно должны отмереть, последняя просто остается в роли более слабой, подчиненной ветви, уступившей первенство побегу следующего порядка. Такое явление обычно для многих тропических деревьев и не редкость для наших древесных растений.

**Биологическое и хозяйственное значение симподиального нарастания и возобновления.** Способность к замещению отмерших или удаленных верхушек побегов боковыми побегами, «перехватывающими эстафету» и продолжающими нарастание ствола, ветви, корневища, имеет огромное биологическое значение. У некоторых растений

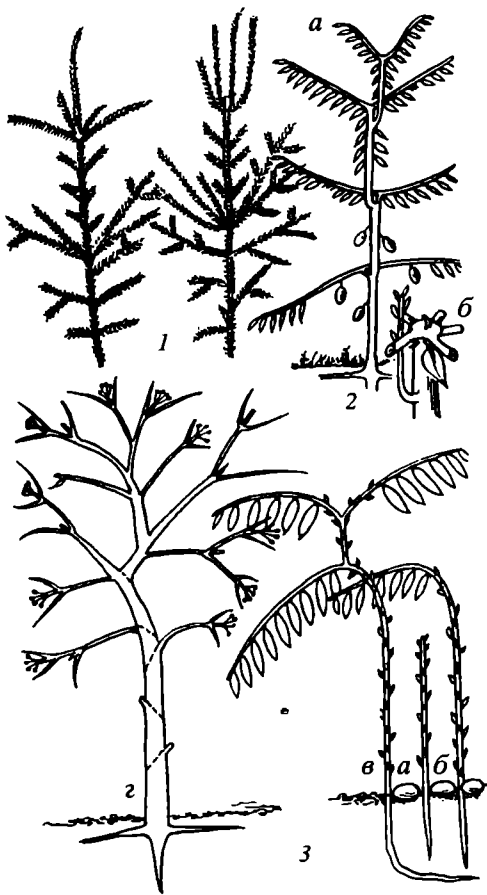


Рис. 195. Перевершинивание в росте ствола:

1 — у ели при обламывании верхушки; 2 — у дерева какао (а — схема нарастания, б — паренхиматизация верхушки побега); 3 — у африканского дерева из розовых (Papilionaceae) вследствие отклонения верхушки (а — проросток, б — первое отклонение, в — первое перевершинивание, г — схема системы побегов взрослого дерева)

со слабо развитыми боковыми почками, неспособными замещать главную, повреждение верхушки ствола приводит к прекращению роста и гибели всего растения. К таким растениям, в частности, относятся некоторые пальмы. Наоборот, массовое количество и «равноправие» почек на ветвях увеличивают жизнеспособность древесного растения.

Неудивительно поэтому, что в крайних условиях существования, в холодных и аридных (сухих) климатах, практически все многолетние растения имеют ярко выраженное симподиальное нарастание и возобновление, связанное с ранним и регулярным перевершиниванием побегов, а растения, нарастающие моноподиально в течение длительного времени, встречаются в большем числе во влажнотропических областях. Впрочем, и в тропиках перевершинивание обычно, так как оно и здесь может быть связано с цветением — закономерным и естественным жизненным процессом.

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 сжигания на пастбище. Срезание или обкусывание верхушек побегов или почти всей их надземной части стимулируют отрастание боковых побегов следующих порядков, замещающих отчужденные; в целом формируется симподиальная система побегов.

**Общая схема моноподиального и симподиального нарастания систем побегов.** Подведем краткие итоги того, что было подробно описано на конкретных примерах. При боковом ветвлении (т.е. заложении боковых точек роста ниже основной материнской) возможны различные варианты построения основных (скелетных) осей в системе побегов растения. Если каждая ось такой системы представляет собой след одной меристемы — моноподий, и оси последовательных порядков соподчинены, то вся система моноподиальная (моноподиальное ветвление, рис. 196, поз. 1–3). Единичи, ее составляющие, — оси побегов первого, второго и т.д. порядков. Можно различать *открытые* (см. рис. 196, поз. 2) и *закрытые* (см. рис. 196, поз. 3) моноподиальные системы побегов: в первом случае сохраняются вегетативные точки роста, обеспечивающие возможность дальнейшего нарастания; во втором случае этого нет, на концах побегов образовались цветки или соцветия. Если в системе осей растения имеет место перевершинивание и образуются составные оси — симподии, то всю систему побегов называют симподиальной (симподиальное ветвление, рис. 196, поз. 4, 6–10). Симподии могут быть представлены стволом, крупными сучьями, корневищем и т.д.

В зависимости от числа замещающих осей можно различать монохазии, дихазии, плейохазии; в зависимости от положения замещающей оси на материнской и степени сохранения последней в составе симподия — акро-, мезо- и базисимподиальные нарастания скелетных осей (см. рис. 196, поз. 6–10). В пределах симподиальных систем побегов основными структурными единицами служат отдельные симподии (составные оси), но в их пределах в скрытом виде существуют и участки моноподиев первого, второго и т.д. порядков, из которых сформировался каждый данный симпо-

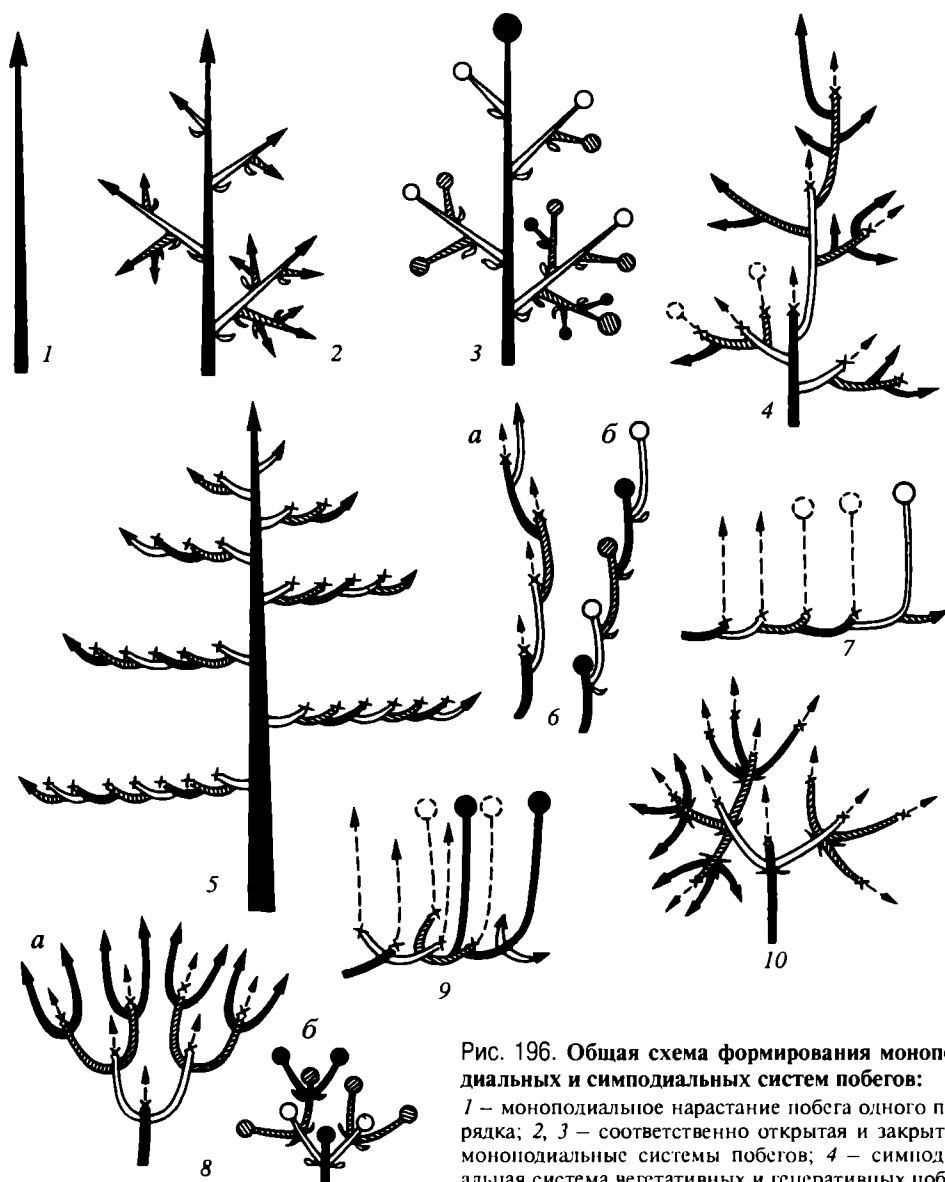


Рис. 196. Общая схема формирования моноподиальных и симподиальных систем побегов:

1 – моноподиальное нарастание побега одного порядка; 2, 3 – соответственно открытая и закрытая моноподиальные системы побегов; 4 – симподиальная система вегетативных и гиперативных побегов в кроне дерева; 5 – смешанная система побегов (главный ствол нарастает моноподиально, ветви

кроны симподиальны); 6 – монохазильное акросимподиальное нарастание (а – ветви дерева; б – оси соцветия); 7 – монохазильное базисимподиальное нарастание (корневища травянистого растения); 8 – дихазильное акросимподиальное нарастание (а – системы вегетативных ветвей; б – соцветия); 9 – дихазильное базисимподиальное нарастание корневища травянистого растения; 10 – плейохазильная система вегетативных побегов. Черные, белые и заштрихованные – оси последовательных порядков, стрелки – вегетативные верхушки, кружочки – цветки, пунктиром отмечены отмершие части, крестиками – границы отмирания

дий. У того или иного растения система побегов может быть или целиком моноподиальной, или целиком симподиальной, или смешанной (рис. 196, поз. 5); в пределах симподиальных систем побегов отдельные их части могут быть моноподиальными.

Симподиальная система побегов может быть полностью закрытой (если не остается больше вегетативных почек возобновления) или открытой (если побеги замещения сохраняют способность к дальнейшему вегетативному росту).

### 3.3.4.6 Соцветие как особый тип побеговых систем

**Общая характеристика соцветий.** Часть побеговой системы покрытосеменного растения, служащую для образования цветков и в этой связи разнообразно видоизмененную, называют соцветием. Соцветия обычно более или менее отграничены от вегетативной части растения.

Переход побега к цветению сопровождается интенсификацией и ускорением процессов роста и формообразования. При этом верхушечная меристема изменяет свою форму, сильно разрастается и расчленяется, формируя зачатки цветков (подразд. 3.3.1.2, см. рис. 115). У многих растений (бузина, сирень, гиацинт и др.) соцветие возникает внутри почки (см. рис. 112, поз. 2, 4 и рис. 115) как единое целое. Расчлененность соцветия становится более заметной позже, после распускания почки, в фазе видимого роста. В соцветиях апикальные меристемы большинства побегов преобразуются в цветки, и поэтому такие побеги оказываются неспособными к дальнейшему росту. После отцветания и плодоношения соцветия или их части отмирают и опадают с растения.

Листья в области соцветия могут быть разными. Соцветия, в которых прицветники (т.е. кроющие листья) имеют хорошо развитые зеленые пластинки, называют *фрондозными* (лат. frons, frondis — листва, листья, зелень), облиственными (например, фуксия, фиалка трехцветная, вербейник монетчатый). *Брактеозными* называют соцветия, где прицветники представлены чешуевидными листьями верховой формации — брактеями (ландыш, сирень, вишня). Наконец, у голых (*эбрактеозных*) соцветий прицветники вообще редуцированы (дикая редька, пастушья сумка и другие крестоцветные). Между этими тремя вариантами существуют разнообразные переходы.

В соцветиях благодаря обильному ветвлению множество цветков может сосредоточиться в непосредственной близости друг от друга. Это повышает вероятность перекрестного опыления отдельных цветков как у ветроопыляемых, так и у насекомоопыляемых видов (см. далее, подразд. 4.2.1.6). Неодновременное распускание цветков в пределах соцветия также благоприятствует опылению. Типы соцветий связаны с типами соплодий и, следовательно, со способами распространения плодов и семян. Соцветия широко представлены в разных группах покрытосеменных.

В зависимости от степени разветвления соцветия делят на простые и сложные. У *простых* соцветий на главной оси располагаются одиночные цветки и, таким образом, ветвление не превышает двух порядков (гиацинт, черемуха, подорожник и др.). У *сложных* соцветий на главной оси расположены не одиночные цветки, а *частные*

соцветия (их называют еще *парциальными* или *элементарными*), т.е. ветвление достигает трех, четырех и более порядков (сирень, бирючина, калина и др.).

**Положение соцветий в побеговой системе растения.** В настоящее время большинство ботаников<sup>1</sup> рассматривают цветonoсные зоны побеговых систем, ежегодно развивающихся из почек возобновления и обычно целиком отмирающих и опадающих после плодоношения, как структурное единство, называемое *объединенным соцветием*, иначе *синфлоресценцией*<sup>2</sup>. Такой подход позволяет анализировать соцветия на фоне общих закономерностей побегообразования у растений, что создает большие преимущества для сравнительно-морфологических и эволюционных исследований.

Строение синфлоресценции поясняет схема (рис. 197), изображающая разветвленный побег возобновления у симподиально нарастающего травянистого многолетника. На нижней части такого побега в пазухах розеточных листьев обычно закладываются почки возобновления, обеспечивающие отращивание надземных органов растения. Данный участок побега называют поэтому *зоной возобновления*. Со временем он входит в состав многолетней части растения. Выше расположена так называемая *зона торможения*, т.е. неразветвленный участок побега, где пазушные почки или недоразвиты, или вообще не закладываются. Еще выше пазушные почки, трогаясь в рост, формируют боковые побеги обогашения — это *зона обогашения*. Главный побег заканчивается *главным соцветием*, отделенным от зоны обогашения так называемым *основным междуузлем*. Побеги обогашения также обладают зонами торможения и обогашения, а наверху завершаются соцветиями. В своем строении они как бы повторяют структуру главного побега, поэтому их называют *побегами повторения* или *паракладиями*. Паракладии первого порядка, ветвясь, формируют

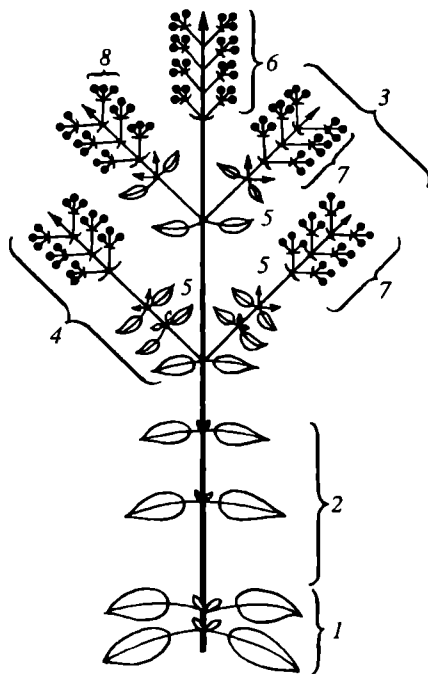


Рис. 197. Объединенное соцветие на ветвящемся побеге возобновления травянистого многолетника:

1 — зона возобновления; 2 — зона торможения; 3 — зона обогашения; 4, 5 — паракладии соответственно первого и второго порядков; 6 — главное соцветие; 7 — паракладий; 8 — частные соцветия

<sup>1</sup> Современная морфологическая концепция соцветий фундаментально разработана немецким ботаником В. Троллем (*Troll W. Die Infloreszenzen, Band I, 1964; Band II, Teil I, 1969 Gustav Fischer Verlag. Jena*).

<sup>2</sup> Термин «synfloreszenz», широко используемый зарубежными ботаниками, пока не имеет общепринятого русского эквивалента.



паракладии второго, третьего и последующих порядков. Вся совокупность соцветий такого разветвленного побега, включающая как главное, так и все соцветия паракладиев, представляет собой объединенное соцветие (синфлоресценцию), которому противопоставляют вегетативную часть главного побега, включающую зоны возобновления и торможения.

Соцветия, заканчивающие главный побег и паракладии, могут быть как простыми (у сурепки, львиного зева), так и сложными (у злаков, губоцветных, мотыльковых, см. рис. 204, 205).

Боковые веточки сложных соцветий называют частными (или элементарными) либо парциальными соцветиями, см. рис. 204). Они могут быть разных порядков и в отличие от паракладиев не имеют вегетативного участка.

Таким образом, на одном разветвленном побеге травянистого растения можно выделить целую иерархию соцветий разных рангов. В нашем примере (см. рис. 197) частные (элементарные), простые соцветия объединены в сложные соцветия (главное и паракладиев), а те, в свою очередь, в синфлоресценцию разветвленного годичного побега.

Степень развития синфлоресценции в большой степени зависит от условий обитания. Если условия неблагоприятны, соцветия могут быть плохо развиты, обеднены, а в крайних условиях даже редуцированы до одиночных цветков.

Число, размер и расположение синфлоресценций на одном растении зависят от его жизненной формы и генетически запрограммированной модели побегообразования (рис. 198).

Однолетники формируют одну синфлоресценцию, которая в некоторых случаях может охватывать значительную часть побеговой системы (марьянники, дымянка, ярутка; рис. 198, а, б). Если цветки или побеги обогащения развиваются на всех узлах, включая семядольный, все побеговое тело однолетника представляет единую синфлоресценцию (см. рис. 198, б).

У симподиально нарастающих многолетних трав, а также полукустарников, синфлоресценции охватывают верхние флоральные участки ветвящихся побегов возобновления. В этих случаях число синфлоресценций на одном растении зависит от количества почек возобновления, тронувшихся в рост в данном году. У слабо ветвящихся короткокорневишных растений часто формируется только одна синфлоресценция (купена, рис. 198, в), а у трав и полукустарников с многоглавыми каудексами — множество синфлоресценций (свербига, василек шероховатый, полынь горькая; рис. 198, г).

Моноподиально нарастающие травянистые многолетники со специализацией побегов на вегетативные, несущие почки возобновления, и пазушные генеративные, лишенные подобных почек, могут формировать разные типы синфлоресценций. Если генеративные побеги возникают из перезимовавших почек, каждый такой побег представляет собой самостоятельную синфлоресценцию, а растение соответственно имеет несколько синфлоресценций (гравилаты, манжетки и другие моноподиальные поликарпики, сравнительно рано зацветающие, рис. 198, д). Если генеративные по-

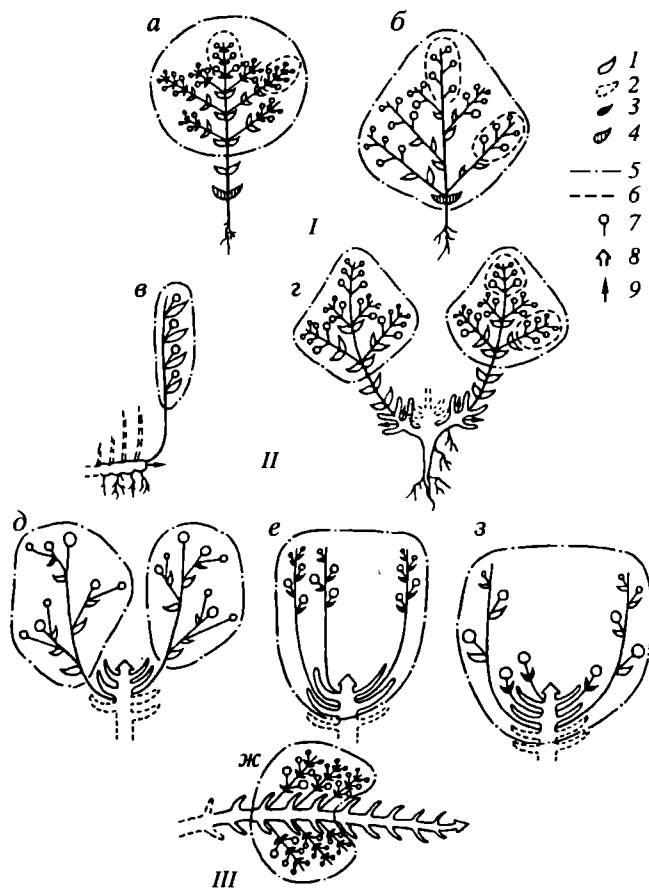


Рис. 198. Объединенные соцветия (синфлоресценции) у растений разных жизненных форм и с разными побеговыми системами. Однолетники *I*, многолетники с симподиальным *II* и моноподиальным *III* нарастанием:

*1* — листья; *2* — отмершие листья; *3* — брактей; *4* — семядоли; *5* — контур объединенного соцветия; *6* — контур главного соцветия и соцветий паракладиев; *7* — цветок; *8* — верхушечная вегетативная почка; *9* — пазушная почка возобновления

беги развиваются как силлептические, т.е. из почек, не имевших периода покоя (например, у подорожников), возникает одна синфлоресценция. Главная ее ось захватывает участок вегетативного побега, встраиваясь в многолетнюю скелетную основу травянистого розеточного поликарпика (рис. 198, *е*). Подобные интеркалярные синфлоресценции свойственны ползучим моноподиальным длиннопобеговым травам (вероника лекарственная и дубравная, луговой чай). У таких трав синфлоресценции обычно включают сравнительно небольшие участки побеговых систем и ритмично перемежаются с вегетативными зонами (рис. 198, *ж*). Главная ось синфлоресценций этих растений становится многолетней, включаясь в систему скелетных побегов.

Между вариантами *д* и *е*, *ж* на рис. 198 существуют переходные формы, при которых генеративные побеги развиваются как из перезимовавших, так и из силлептических почек (фиалки удивительная и волосистая, рис. 198, *з*). Как правило, в подобных случаях нижние и верхние генеративные побеги морфологически существенно раз-

личаются. Первые хорошо развиты, часто несут срединные листья, способны к ветвлению, вторые же обычно редуцированы, иногда до одиночных пазушных цветков. В этих переходных вариантах вся побеговая система растения объединена в одну синфлоресценцию.

**Морфологические признаки соцветий.** В описании разных рангов соцветий учитывают ряд признаков, важнейшими из которых являются:

- наличие и характер листьев; в зависимости от этого выделяют *фрондозные*, *брактеозные* и *эбрактеозные* соцветия;
- порядок ветвления осей; по этому признаку соцветия делят на *простые* и *сложные*;
- способ нарастания осей; он может быть *моноподиальным* или *симподиальным*.

В случае моноподиального нарастания каждая ось формируется за счет деятельности одной апикальной меристемы и, следовательно, является побегом одного порядка. Соцветия с такими осями называют *моноподиальными*, *рацемозными* или *ботрическими* (лат. *racemus* — кисть, гроздь; греч. *ботрион* — кисть, гроздь), например у иван-чая, пастушьей сумки и др. Если оси нарастают симподиально и являются составными, представляя собой совокупность побегов нескольких порядков, соцветия относят к *симподиальным*, или *цимозным* (греч. *κυμα* — волна, по особому порядку зацветания), например у незабудки, картофеля, фацелии и др.;

- поведение апикальных меристем главного побега, паракладиев, а также центральных осей частных соцветий. У одних растений эти апикальные меристемы в конце концов расходятся на формирование верхушечного цветка, в этом случае соцветия относят к *закрытым* или *определенным*. Верхушечные цветки обычно опережают в развитии несколько нижележащих боковых, раскрываясь раньше их, поэтому закрытые соцветия называют еще *верхоцветными*. У других растений апикальные меристемы остаются в вегетативном состоянии, такие соцветия именуют *открытыми* или *неопределенными* (рис. 199). В открытых соцветиях цветки распускаются акропетально, т.е. последовательно снизу вверх, поэтому такие соцветия называют *бокоцветными*.

Судьба верхушечных меристем в открытых соцветиях бывает различной (рис. 200). У некоторых растений они продолжают активную меристематическую деятельность на уже сформированных соцветиях (сурепка и другие крестоцветные); в других случаях они замирают, превращаясь в небольшой придаток (гиаинт). Иногда от апикальной меристемы остается лишь крохотный рубец, а соцветие заканчивается так называемым ложверхушечным цветком, т.е. самым верхним пазушным цветком, смещенным на верхушку оси, как у живокости высокой (рис. 200, поз. 3).

Охарактеризованные выше признаки соцветий в большинстве случаев не зависят друг от друга и могут встречаться поэтому в разнообразных сочетаниях, но некоторые из этих признаков оказываются взаимосвязанными. Например, цимозные соцветия, как правило, бывают сложными, простые же — моноподиальными, хотя среди моноподиальных встречаются и сложные. Симподиальные соцветия относятся к верхоцветным, определенным или закрытым, моноподиальные же — как к неопределен-

Рис. 199. Закрытое 1 и открытое 2 соцветия (схематизировано):

*a* — верхушечный цветок; *б* — рудимент верхушки оси соцветия; *в* — прицветники; *в'* — стерильные прицветники, предшествующие верхушечному цветку; *г* — прицветнички

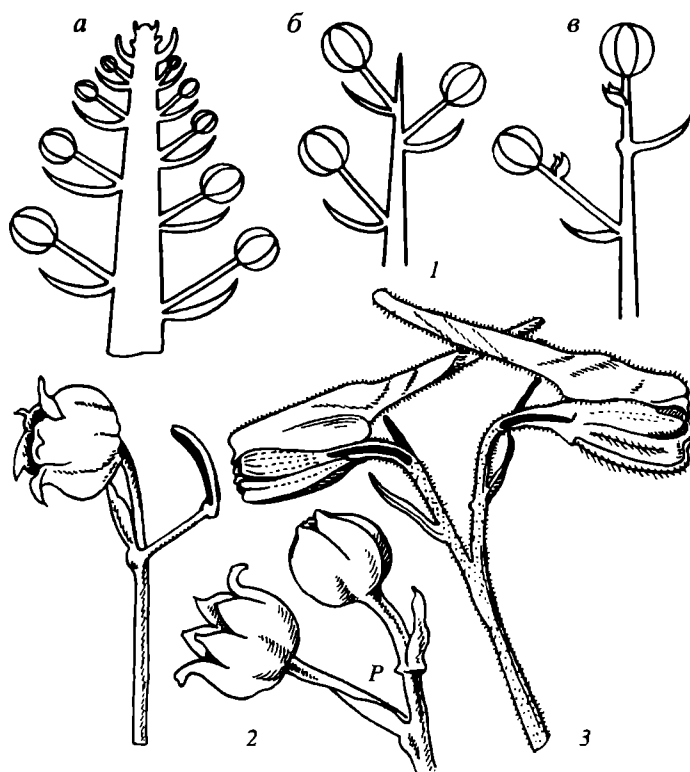
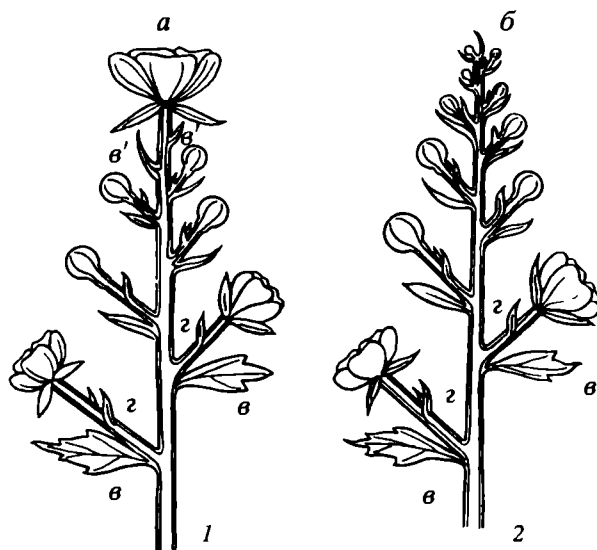


Рис. 200. Варианты верхушек соцветий:

1 — верхушки открытых соцветий с активно функционирующей апикальной меристемой (*a*), рудиментарной верхушкой главной оси (*б*) и ложноверхушечным цветком (*в*); 2 — верхушки открытых кистей ландыша; 3 — ложноверхушечный цветок высокой живокости; *P* — рудимент верхушки оси

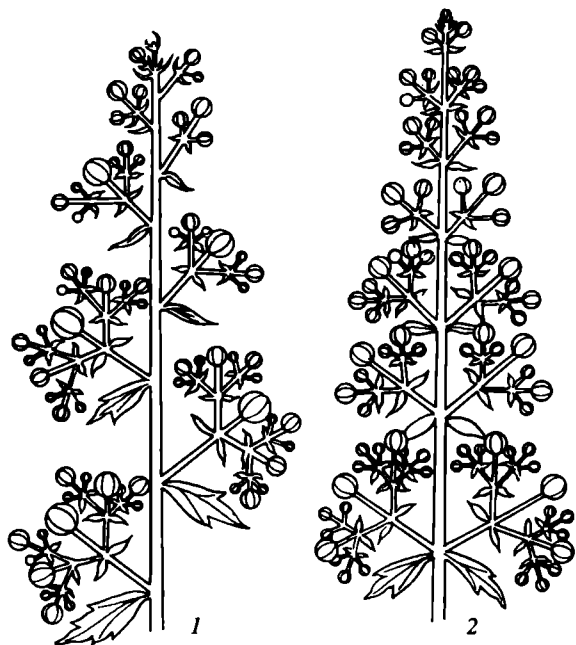


Рис. 201. Тирсы с очередным (1) и супротивным (2) расположениями частных соцветий

альные) соцветия. В сложных соцветиях нередко сочетаются разные способы нарастания осей: главная ось моноподиальна, боковые — симподиальны (рис. 201). Такой комбинированный вариант называют *тирсом* или *тирзусом*.

Типологический подход к анализу соцветий менее известен, но весьма перспективен в сравнительно-морфологических, эволюционных и филогенетических исследованиях. Типологическая классификация базируется на одном признаке — поведении апикальных меристем главной оси и паракладиев. Если эти меристемы в конце концов формируют верхушечный цветок, синфлоресценции относят к *монотелическим*. Если апикальные меристемы остаются вегетативными, синфлоресценции причисляют к *полителическим*. В пределах семейств и подсемейств синфлоресценции, как правило, однотипны. Так, у лютиковых, бурачниковых, гвоздичных, гераниевых синфлоресценции монотелические, а у крестоцветных, норичниковых, губоцветных — полителические.

Отличия побеговых систем моно- и полителических синфлоресценции (рис. 202) сводятся к следующему:

1) у монотелических соцветий все оси, включая главную, завершаются цветками, у полителических верхушки осей первого, второго, а иногда и третьего порядков остаются вегетативными;

ным, бокоцветным или открытым (ландыш, гиацинт, грушанка), так и к определенным, верхушечным или закрытым (колокольчики, толстянки, некоторые хохлатки).

**Классификация соцветий.** Существуют два разных подхода к морфологической классификации соцветий: 1) описательный, применяемый к соцветиям любого ранга; 2) типологический, используемый для сопоставления одноранговых, гомологичных (см. подразд. 1.3) соцветий, главным образом синфлоресценций.

Описательная классификация широко используется при определении растений. В ее основу кладут два признака: способ нарастания осей и степень их разветвленности. Соответственно выделяют рацемозные (моноподиальные) и цимозные (симподи-

2) наверху главной оси полителического соцветия расположено главное соцветие; у монотелических главное соцветие отсутствует и ось первого порядка заканчивается верхушечным цветком;

3) основное междоузлие представлено лишь у полителических соцветий, в монотелических ему соответствует цветоножка терминального цветка;

4) в полителических соцветиях главная ось может нести как частные соцветия, так и паракладии; в монотелических все боковые разветвления (даже если они представлены одиночными цветками) являются паракладиями, частные соцветия вообще отсутствуют. Иначе говоря, вся главная ось монотелического соцветия, за исключением цветоножки верхушечного цветка, включена в состав зоны обогащения.

Современная морфологическая описательная классификация соцветий выглядит следующим образом:

**Простые соцветия.** Простые соцветия обычно моноподиальны, и порядок ветвления осей в них не превышает двух, поскольку все цветки располагаются только на главной оси. В полителических синфлоресценциях простые соцветия бывают или частными (элементарными), например у представителей семейств зонтичных и злаков, или заканчивают главный побег и паракладии (у крестоцветных, сложноцветных, чистотела, дымянков и др.).

Основной вариант простых соцветий — *кисть* (рис. 203) — характеризуется удлиненной главной осью и цветками на хорошо выраженных цветоножках более или менее одинаковой длины. Внешний облик кистей может сильно варьировать. Они бывают фрондозные (фиалка трехцветная), брактеозные (черемуха), фрондозно-брактеозные (иван-чай), эбрактеозные (сурепка), открытые (гиацинт), закрытые (колокольчик персиколистный), многоцветковые (вероника длиннолистная), одно-двухцветковые (горох посевной).

Если нижние цветоножки намного длиннее верхних и все цветки располагаются в одной плоскости, соцветие называют *щитком* (садовая груша).

Соцветия с хорошо развитой главной осью и сидячими цветками называют *колосом* (подорожник, ятрышник, ослинник). Такое же соцветие, но с толстой мясистой осью именуют *початком* (белокрыльник, аир).

В тех случаях, когда главная ось сильно укорочена, а цветки располагаются на разветвитых цветоножках одинаковой длины, формируется *зонтик* (проломник, чистотел,

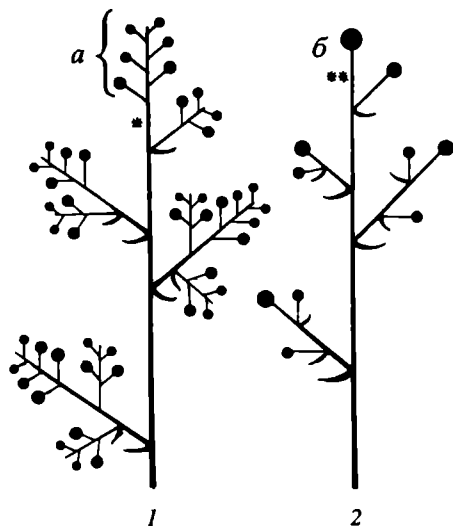
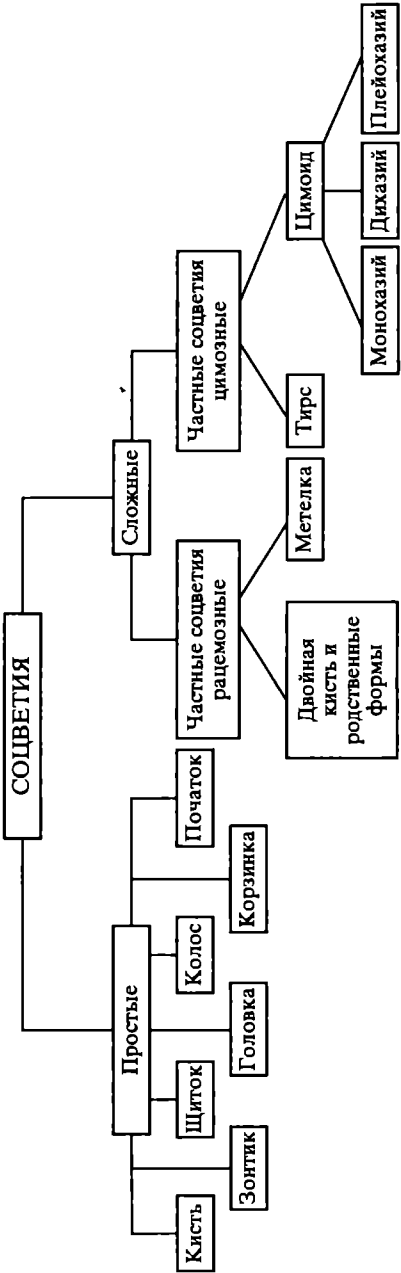


Рис. 202. Различия моно- и полителических соцветий:

1 — полителическое соцветие; 2 — монотелическое соцветие; а — главное соцветие; б — верхушечный цветок; \* — основное междоузлие; \*\* — цветоножка верхушечного цветка

Классификация соцветий



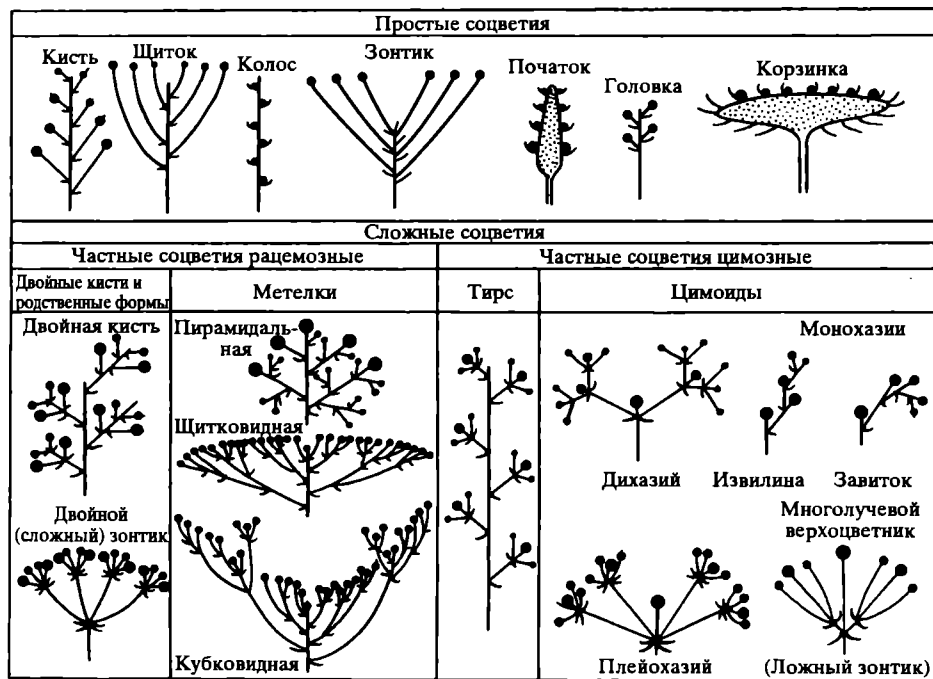


Рис. 203. Схемы простых и сложных соцветий

примулы). Если главная ось укорочена и цветки сидячие или цветоножки плохо развиты, соцветия называют *головкой* (клевер, люцерна хмелевая).

Наиболее специализированный вариант простых соцветий — *корзинка* — характерен для представителей обширного семейства сложноцветных. В корзинках мелкие сидячие цветки плотно располагаются на поверхности плоской или конусовидной оси соцветия. Ось корзинки иногда называют общим цветоложем, однако этот термин неудачен и его следует избегать. Цветоложе, т.е. ось цветка, у сложноцветных включено в состав нижней завязи. Корзинки сложноцветных — открытые бокоцветные соцветия. Цветки в корзинках распускаются центростремительно (акропетально): первыми распускаются цветки на периферии корзинки, последними — находящиеся в ее центре.

Снизу и с боков ось корзинки окружена *оберткой*, составленной присоцветными листьями верховой формации. Обертка защищает молодые еще не раскрывшиеся корзинки. Стросние листьев обертки у сложноцветных очень разнообразно, в связи с чем обертки, помимо защитной, могут выполнять и другие функции. У лопуха, например, верхушки листьев обертки крючковидные и соплодия легко цепляются за проходящих мимо животных; таким путем обертка лопуха способствует распространению плодов. У бессмертников (*Xeranthemum*, *Helichrysum* и др.) листья обертки ярко окрашены и привлекают к корзинкам насекомых-опылителей. Каждый лист



обертки садового бессмертника (*Helichrysum bracteatum*) родом из Южной Африки имеет наверху ярко окрашенный лепестковидный придаток. Придатки состоят из мертвых клеток и способны к гигроскопическим движениям: в сухой атмосфере они оттопыриваются под углом  $90^\circ$  и корзинки раскрываются; во влажном воздухе придатки выпрямляются и корзинки закрываются. Бессмертники поэтому можно использовать как гигрометры.

Цветки в корзинках ряда видов (ромашки, нивяник, васильки) дифференцированы: по краю располагаются бесплодные цветки с крупными, ярко окрашенными венчиками, в центре — мелкие, невзрачные, но зато формирующие плоды. Внешний облик корзинок имитирует строение одиночных цветков: обертка аналогична чашечке, яркие краевые цветки — венчику. Такая структура обеспечивает защиту молодых корзинок, а позже привлекает опылителей и гарантирует успешное опыление цветков.

**Сложные соцветия.** В полителических синфлоресценциях сложные соцветия могут заканчивать главный побег и паракладии (у губоцветных, мотыльковых, норичника и др.).

**Двойные, или сложные кисти** — такие соцветия, в которых на удлинненной моноподиальной главной оси располагаются пазушные простые кисти (см. рис. 203). Они свойственны растениям семейства мотыльковых, некоторым видам рода вероника и др. Например, у донника лекарственного (рис. 204) оси главного соцветия и паракла-



Рис. 204. Соцветия донника лекарственного:

1 — фрондозная двойная кисть главного соцветия; 2 — объединенное соцветие донника; \* — основное междоузлие; а — главное соцветие; б — соцветия паракладий; в — частные соцветия — брактеозные простые кисти

дией удлинены и несут хорошо развитые зеленые листья, из пазух которых выходят брактеозные простые кисти. Донник, как и многие другие мотыльковые, может иметь в пазухе каждого листа по несколько почек, поэтому из пазух отдельных листьев наряду с кистями развиваются побеги обогащения. Верхушки главного побега, паракладиев и пазушных кистей остаются открытыми. Главное соцветие и соцветия паракладиев у донника представляют собой, следовательно, открытые фрондозные двойные кисти, частные соцветия которых — простые брактеозные открытые кисти. Все эти соцветия объединяются в метельчатую полителическую синфлоресценцию.

У других видов мотыльковых встречаются различные отклонения от типичного варианта двойной кисти. У гороха посевного, например, число цветков в пазушных кистях редуцировано до одного-двух, в результате двойная кисть напоминает фрондозную простую. У клеверов пазушные парциальные соцветия представлены не кистями, а близкими к ним головками, число которых в пределах двойной кисти может составлять от 5–10 (клевер пашенный) до 1–2 (клевер луговой, рис. 205). В последнем случае двойную кисть с единственным пазушным парциальным соцветием часто ошибочно принимают за одиночную верхушечную головку.

К двойным (сложным) кистям близки *сложные зонтики*, свойственные растениям семейства зонтичных (рис. 206). В них верхняя часть главной оси укорочена, и на ней расположена розетка пленчатых прицветников, называемая оберткой. Из пазух прицветников выходят цветоносы — стрелки<sup>1</sup>, завершающиеся частными соцветиями — простыми зонтиками, которые обычно называют зонтичками. Цветки в зонтичках развиваются из пазух прицветников, составляющих оберточку. Соцветия зонтичных открытые, и цветки в них распускаются центrostремительно. Длина стрелок и цвето-

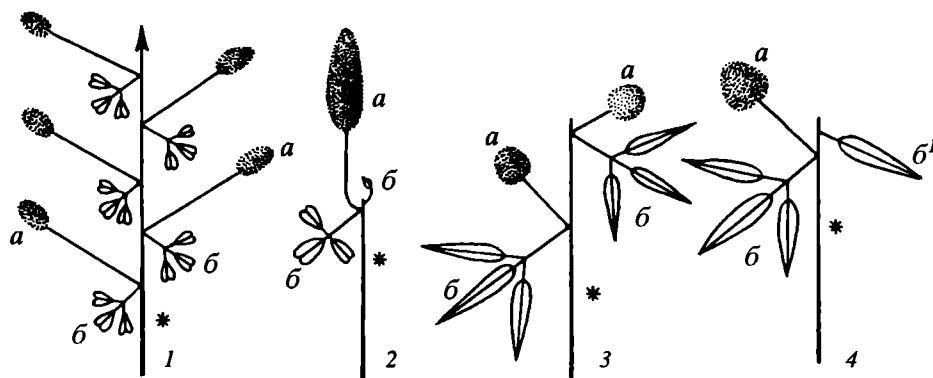


Рис. 205. Схемы соцветий клеверов:

1 — пашенного; 2 — мясо-красного; 3, 4 — лугового; \* — основное междоузлие; а — частные соцветия; б и б<sup>1</sup> — кроющие листья частных соцветий. б на поз. 4 — стерильный, а на поз. 2 — рудиментарный

<sup>1</sup> Стрелками в просторечье называют специализированные безлистные удлинённые побеги, завершающиеся цветком или соцветием.

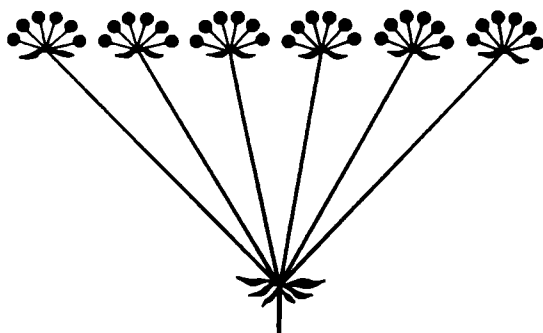


Рис. 206. Схема сложного зонтика

ножек уменьшается от периферии к центру. В результате как зонтики, так и цветки в них располагаются обычно в одной плоскости. У некоторых зонтичных прицветники редуцированы и обертки, а иногда и оберточка отсутствуют. У других же (например, у моркови) листья обертки сравнительно крупные, перистые.

Для многих злаков (пшеница, рожь, ячмень и др.) характерны соцветия *сложные колосья*, также морфологически близкие к двойным кистям (рис. 207). В сложных колосьях на удлинённой главной оси двурядно (реже спирально) сидят частные соцветия – колоски. Кроющие листья в колосках, т.е. прицветники, обычно отсутствуют. В каждом колоске один или несколько (до 10) сидячих цветков. У многих злаков (овес, мятлик и др.) колоски располагаются на длинных ветвящихся ножках, и тогда возникают метельчатые соцветия. Метелки отличаются от двойных кистей более обильным ветвлением и тем, что нижние паракладии или парциальные соцветия у них развиты и ветвятся гораздо сильнее верхних; в результате типичные метелки имеют пирамидальную форму (сирень, бирючина, гортензия метельчатая, см. рис. 203). Метелки весьма многообразны. Они бывают открытыми и закрытыми, фрондозно-брактеозными и брактеозными, с очередным, супротивным и мутовчатым расположением боковых веточек. Кроме типичной пирамидальной, встречаются и другие формы метелки. Так, при сильном сокращении числа паракладиев и парциальных соцветий и резком обеднении верхних из них метелка становится щитковидной (калина, бузина, рябина). Если центральные оси нижних ветвей намного перерастают таковые верхних, формируются кубковидные метелки, как, например, у лабазника (см. рис. 203). При уменьшении числа цветков в метелке и ослаблении ветвлений возникают щитки (садовая груша), зонтики (дикие груши, яблони), кисти (ирга) и даже одиночные цветки (альпийские колокольчики).

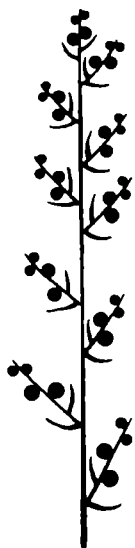


Рис. 207. Схема сложного колоса

*Цимбиды* – сложные соцветия с симподиальным нарастанием, в которых главная ось не выражена. Они делятся на три основных варианта: дихазии, монохазии и плейохазии, в зависимости от того, сколь-

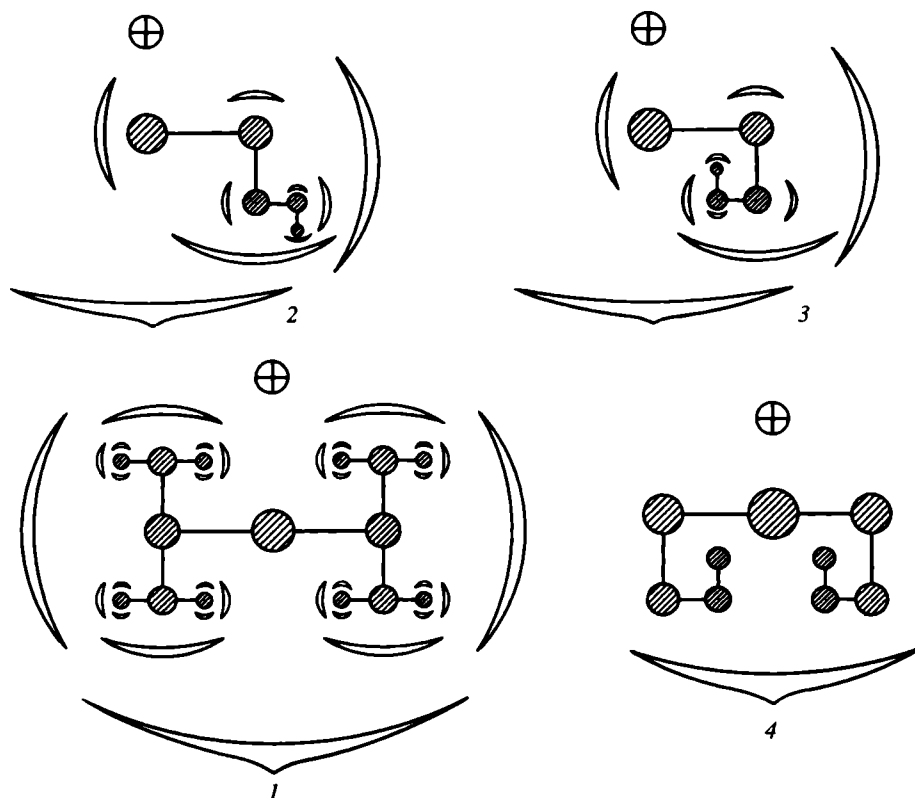


Рис. 208. Диаграммы цимозных соцветий:

1 – дихазий; 2 – извилина; 3 – завиток; 4 – двойной завиток

ко боковых осей сменяют в ходе симподиального нарастания одну материнскую (рис. 208).

*Дихазиями* называют цимозные соцветия, в которых каждая ось несет две оси следующего порядка (см. рис. 203). Дочерние оси здесь появляются в верхней части материнской и перерастают ее верхушку. В результате цветки более низких порядков оказываются внизу соцветия, а более высоких – наверху. Встречаются дихазии у растений как с супротивным (звездчатки, ясколки), так и с очередным (земляника, лапчатки, манжетки) расположением листьев на вегетативных побегах.

Если нижние участки осей (до прицветников) сильно укорочены, дихазий приобретает облик зонтика (комнатная герань, костенец зонтичный, см. рис. 203). Иногда такие соцветия называют *ложными зонтиками* или *многолучевыми верхушечниками*. В случае полной редукции осей и скупивания большого числа дихазиев формируются соцветия с обликом корзинки (короставник, сивец и другие ворсянковые). Зонтики и корзинки, сформировавшиеся на базе цимоидов, отличаются от одноименных про-

стых соцветий последовательностью раскрытия цветков. В простых зонтиках и корзинках цветки распускаются центростремительно (т.е. в центре соцветия позже, чем на периферии), а в сложных первыми распускаются то центральные цветки, то одновременно средние и периферические.

Если в дихазиях одна из супротивных боковых ветвей развивается слабее другой или же вовсе подавлена, соцветие оказывается внешне похожим на кисть (смолевка поникшая).

*Монохазии* — такие цимозные соцветия, в которых каждая материнская ось несет только одну дочернюю (см. рис. 203). Как и у дихазиев, дочерние оси здесь располагаются в верхней части материнской оси и перерастают ее верхушку. Монохазии делят на *извилины* и *завитки* (рис. 208, поз. 2, 3). В первом случае цветки более высоких порядков возникают попеременно то справа, то слева по отношению к цветкам более низких порядков (норичник, петуния, незабудка); во втором случае все оси монохазии направлены в одну сторону (зверобой, красноклен). Молодая, нераспустившаяся часть монохазии закручена спирально. В фазе отцветания и созревания плодов монохазии напоминают кисти или колосья. Разберем в качестве примера соцветие бурачника (рис. 209). При беглом осмотре оно похоже на кисть. Более внимательный анализ показывает, что цветоножки располагаются как бы двумя вертикальными рядами на стороне, противоположной прицветникам, и часто поочередно с ними. Это объясняется срастанием цветоножек с составной осью соцветия (рис. 209, поз. 2). Разнообразные срастания осей широко распространены у монохазиев, благодаря чему создается впечатление, что цветки развиваются в этих соцветиях вне пазух листьев.

Часто в цимозных соцветиях цветки первого и второго порядков располагаются в дихазиях, а цветки третьего и более высоких порядков образуют монохазии. Так возникают широко распространенные двойные извилины (норичник, незабудка, окопник) и двойные завитки (зверобой) (рис. 208, поз. 4).

*Плейохазиями* называют цимойды, в которых каждую материнскую ось сменяют несколько более или менее мутовчато расположенных дочерних, перерастающих ее верхушку. Обычно к плейохазиям причисляют сложные соцветия, в которых частные соцветия представлены дихазиями и монохазиями. Оригинально строение плейохазиев у молочаев (рис. 210). У молочая прутьевидного нижние паракладии располагаются поочередно, верхние — мутовчато, образуя плейохазий первого порядка. Паракладии заканчиваются группой своеобразных парциальных соцветий, называемых цияциями. Каждая такая группа окружена двумя широкими зеленовато-желтыми прицветниками, цияции в ней располагаются по принципу ложного зонтика. Отдельные цияции окружены зеленовато-желтыми сросшимися прицветниками, так называемым бокалом, и также построены по плейохазальному типу. Ось цияция завершается женским цветком, выставленным наружу. Ниже его под защитой бокала располагаются многочисленные мужские цветки, сгруппированные в пять извилин. И женские и мужские цветки голые и представлены соответственно единственным пестиком или единственной тычинкой. Цияции похожи на одиночные цветки: бокал напоминает чашечку, совокупность мужских соцветий — тычинки, женский цветок — пестик.

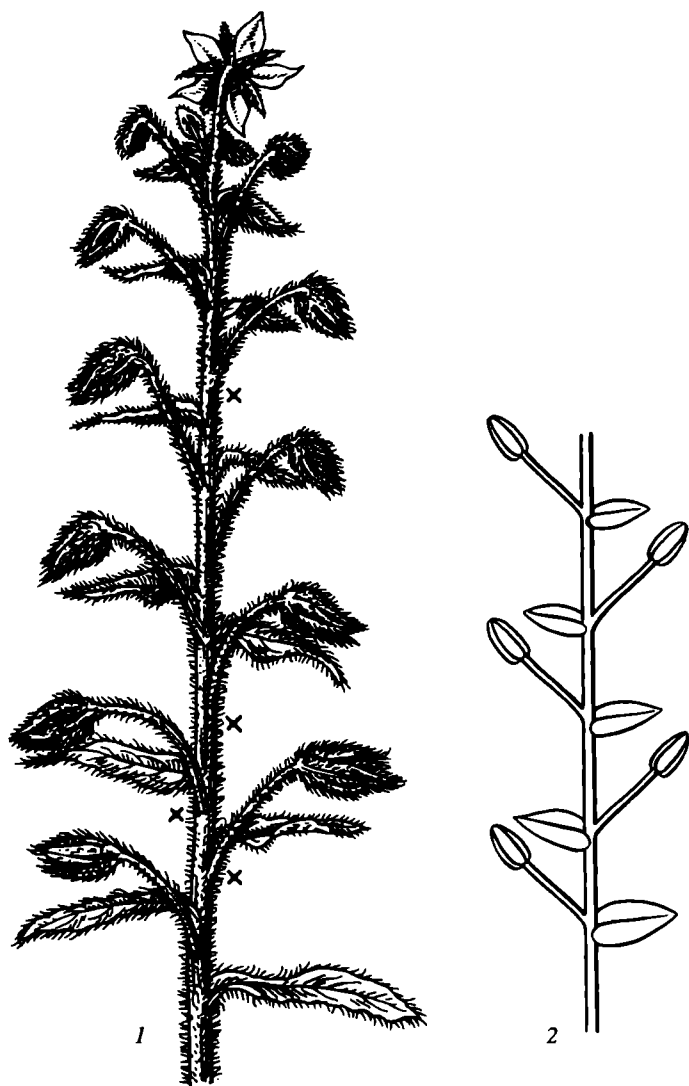


Рис. 209. Соцветие бурачника обыкновенного:

1 — общий вид; 2 — схема. Крестиками отмечены места срастания оси соцветия и цветоножек

*Тирс* — сложное соцветие с моноподиально нарастающей главной осью и боковыми частными соцветиями-цимоидами (см. рис. 201). Очень часто такие соцветия в тирсах представлены двойными извилинами (норичник) или двойными завитками (зверобой). Тирсы широко распространены, они характерны для представителей семейств губоцветных, бурачниковых, норичниковых, гвоздичных, кизилевых и др. Типичный тирс имеет хорошо выраженную главную ось и многочисленные боковые частные соцветия, степень разветвления которых более или менее одинакова. Примерами могут служить соцветия норичника шишковатого, «свечки» конского

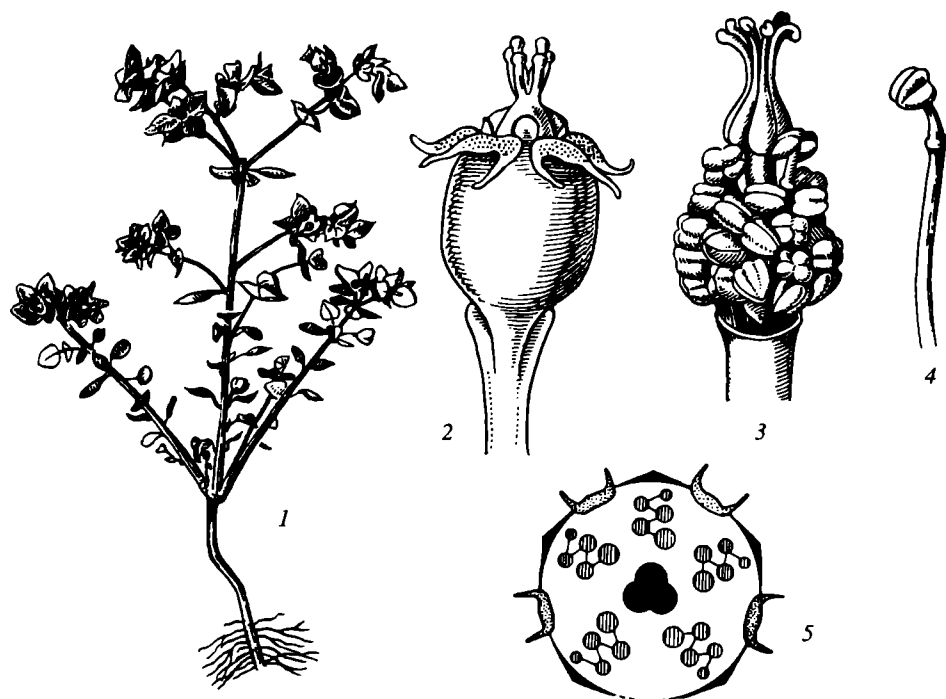


Рис. 210. Соцветие молочая (*Euphorbia peplus*):

1 – общий вид цветущего растения; 2 – соцветие-цмаций; 3 – цмаций после удаления обертки; 4 – мужской цветок; 5 – диаграмма цмация

каштана и др. В зависимости от характера кроющих листьев, длины междоузлий на главной оси и структуры парциальных соцветий внешний облик тирсов сильно меняется. Для губоцветных, например, характерны частные соцветия в виде дихазисов и двойных извилин с сидячими цветками. Они располагаются на главной моноподиальной оси супротивно, образуя ложные мутовки, которые могут находиться в пазухах фрондозных (зеленчук, чистец лесной) или брактеозных (черноголовка, колесус) листьев, быть сильно сближенными (черноголовка, буквица) или, наоборот, далеко расставленными (зопник, мята). У одних растений тирсы открытые (губоцветные, норичниковые), у других закрытые (бурачниковые, гвоздичные). Опадающие после цветения тирсы с повислой главной осью называют сережками (берзовые, буковые). Если главная ось укорочена и сростается с боковыми, а число парциальных соцветий уменьшается, тирсы превращаются в соцветия, похожие на ложные зонтики (картофель), дихазии (горичвет, кукушкин цвет), монохазии.

**Экологические типы соцветий.** Наряду с морфологическими классификациями соцветий и независимо от них существуют иные, например экологические классификации, которые основаны в первую очередь на учете различных приспособлений, обес-

печивающих успешное опыление цветков. Так, *антодиями* (греч. *anthos* — цветок) называют любые соцветия, внешне напоминающие одиночные цветки и свойственные высокоспециализированным зоофильным видам. Антодиями могут быть щитковидные метелки, в которых опылителей привлекают главным образом или крупные яркие прицветники (шведский дерен), или краевые бесплодные цветки с увеличенным венчиком (калина обыкновенная), разнообразные корзинки, свойственные сложноцветным (астры, георгины, васильки, одуванчик, нивяник), цииции молочаев и другие морфологические варианты соцветий. *Сережками* называют любые соцветия с повислой осью и скученно расположенными на ней мелкими невзрачными цветками, характерные для анемофильных растений, преимущественно древесных. Среди сережек встречаются как простые соцветия — кисти (ива, тополь), так и сложные тирсоидные соцветия представителей семейств буковых (дуб, каштан съедобный, бук), березовых (береза, ольха, граб), орешниковых (лещина).

**Эволюция соцветий.** Вопрос о морфологической эволюции соцветий пока остается открытым. Одни исследователи полагают, что филогенетически исходным было одиночное расположение цветков на верхушках побегов, как у пиона, магнолии и др. Пазушные цветки в ходе эволюции покрытосеменных появились позже. Другие ученые склонны к мысли, что уже самые первые покрытосеменные обладали многоцветковыми соцветиями, видимо, цимозного типа. В настоящее время для многих таксонов ранга семейств и родов доказано, что в процессе эволюции многоцветковые соцветия преобразовывались в малоцветковые и даже редуцировались до одиночных цветков.

### 3.3.4.7 Растение как модульный организм

В 80–90-х годах XX в. были разграничены организмы унитарные, метамерные и модульные, о чем уже было сказано в подразд. 1.1. Семенные растения — типичные модульные организмы. В качестве обобщающего слова для обозначения разных структурно-биологических единиц тела растения долгое время использовали слово «метамер». В последнее время чаще употребляют слово «модуль», поскольку это понятие кроме структурных особенностей обозначает также ритм и такт, периодичность образования структурных элементов тела растения. *Модуль* — часть тела растения, которая *закономерно повторяется во времени и в пространстве, возникает в результате одного цикла формообразования*, входит в состав *непрерывной системы организма*. Основа модульного роста — *повторяющийся морфогенез* — циклическое повторение одних и тех же формообразовательных процессов, в результате которых образуются однотипные структурные элементы. Главным условием этого процесса является обязательное возвращение к исходному состоянию, в данном случае — к почке.

Наиболее значимым исследованием в этом направлении за рубежом было изучение структурных особенностей древесных растений, благодаря чему оформилось одно из существенных новых направлений в ботанике — учение об архитектурных модулях.



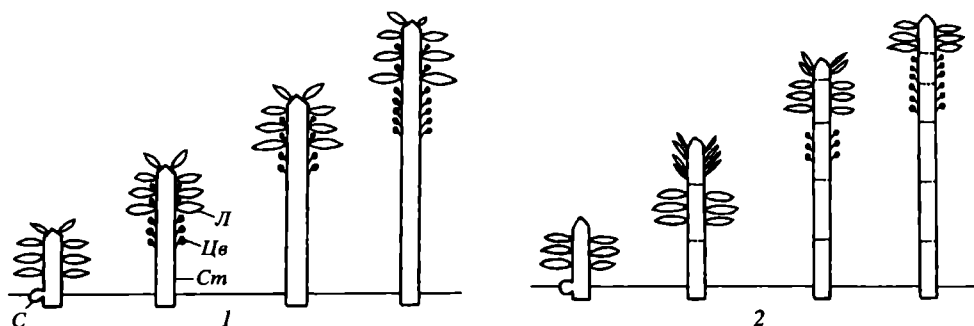


Рис. 211. Архитектурная модель Корнера:

1 — рост постоянный; 2 — рост ритмичный; С — остаток семени; Ст — ствол; Л — листья; Ц — цветок

**Архитектурные модели.** Характеризуя закономерно повторяющиеся элементы в побеговых системах тропических деревьев, в 70–80-е годы прошлого века французские ученые Ф. Алле, Р. Олдемар, П. Томлинсон выделили 24 способа их образования и назвали их архитектурными моделями. Они определили архитектурную модель как видимое выражение генетической программы развития, проявляющееся во взаимном расположении модулей (побегов и побеговых систем) в пределах общей конструкции взрослого растения. Авторы назвали архитектурные модели по фамилиям выдающихся ботаников, которые первыми описали эти модели, например, архитектурная модель Корнера — в честь E.J.H. Corner, архитектурная модель Холтума — в честь R.E. Holtum, архитектурная модель Рау — в честь W. Rauh. Дерево с архитектурной моделью Корнера (рис. 211) — одноствольное, розеточное, поликарпическое с пазушными соцветиями — формируется за счет моноподиального нарастания и индетерминированного (неограниченного) роста; оно не ветвится (исключение составляют пазушные отмирающие после плодоношения оси, несущие цветки и плоды). Эта модель свойственна пальмам, видам рода *Cola*.

Архитектурная модель Рау (рис. 212) — модель одноствольного дерева, кронообразующего, поликарпического с удлинненными побегами и пазушными соцветиями на ветвях кроны; нарастание ствола, ветвей и кроны ритмичное моноподиальное. Эта модель типична для сосен, кленов, дубов.

Оценка с этих же позиций побегообразования у трав позволила выделить у них также несколько архитектурных моделей. Позднее алгоритмы формирования побеговых систем были названы *моделями побегообразования*. Поскольку при характеристике моделей побегообразования учитывают в первую очередь структуру и морфогенез монокарпических побегов (см. подразд. 3.3.4.2), рассмотрим подробнее особенности их развития и строения.

**Монокарпический побег.** У многолетних травянистых растений в течение жизни постоянно сменяют друг друга прямостоячие и приподнимающиеся побеги с соцветиями или цветками на верхушке, подобные описанному в подразд. 3.3.4.2 у живучки ползучей (см. рис. 185). Такие, однажды цветущие, побеги, как уже было указано,

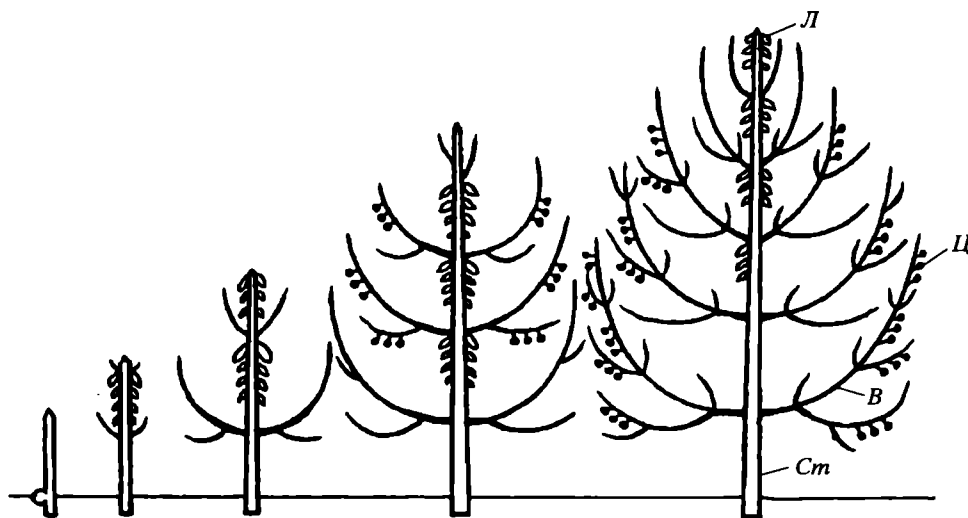


Рис. 212. Архитектурная модель Рау:

*В* – ветви; *Ст* – ствол; *Л* – листья; *Ц* – цветки

получили название монокарпических. Впервые детально описал их строение и развитие выдающийся русский морфолог И.Г. Серебряков в своей известной книге «Морфология вегетативных органов высших растений», опубликованной в 1952 г. Монокарпический побег проходит в своем развитии ряд последовательных фаз. *Фаза почки* начинается с заложения ее в пазухе кроющего листа и продолжается до начала ее развертывания. Длительность этой фазы зависит от времени заложения почек. У некоторых растений пазушные почки отчетливо заметны уже в почке исходного побега. Такую структуру называют почка в почке. С учетом этого фаза почки может продолжаться не один год, а два и более. Первые этапы *внепочечного развития* побега различны у растений разных жизненных форм. Так, у живучки и земляники *это фаза надземного побега* – *плети* или *столона*, у пырея ползучего, горошка мышиного, вероники длиннолистной – *фаза подземного (геофильного) побега*. Эта фаза обычно не длительна.

Следующий этап в жизни монокарпического побега – *фаза вегетативного ассимилирующего побега*. В это время формируется участок побега с листьями срединной формации, активно нарастает ассимилирующая поверхность. Эта фаза продолжается от нескольких месяцев до двух лет и более у разных видов растений. Завершается нарастание побега формированием цветков и соцветий, когда побег переходит в *фазу цветения и плодоношения*. Начинается она с заложения генеративных органов и заканчивается плодоношением; обычно непродолжительна, не более нескольких месяцев. После опадения семян, обычно осенью, надземные части таких побегов отмирают, а базальные, подземные или стелющиеся и укореняющиеся участки входят в состав многолетнего тела растения и остаются живыми еще в течение нескольких лет.



Рис. 213. Моноциклический тип развития побегов у пальчатокоренника пятнистого:

Пв — почка возобновления цветonoсного побега будущего года

На основании изучения побегов трав А.П. Шенников в 1940 г. ввел понятие *малого жизненного цикла*, включающего вегетативную (без учета фазы почки) и генеративную фазы в развитии побега. Продолжительность малого жизненного цикла в значительной степени *видовой признак*. Различают монокарпические побеги однолетние, или *моноциклические*: их развитие завершается без учета фазы почки в течение одного вегетационного сезона, как, например, у вероники широколистной, горошка мышиного, пальчатокоренника пятнистого (рис. 213). У других растений в первый год бесплодного развития формируется только вегетативный участок побега, обычно с короткими междоузлиями. Главные его функции — ассимиляция и накопление питательных веществ для будущего цветения. Зацветают такие побеги на следующий год, и также надземные ортотропные участки их отмирают в конце вегетационного периода. Такие монокарпические побеги получили название *дициклических* и характерны, например, для лютиков золотистого, кашубского и едкого, медуницы (см. рис. 194). Иногда фаза вегетативного ассимилирующего побега продолжается более одного года, тогда монокарпические побеги называют *полициклическими*. Они формируются у грушанок (см. рис. 3),

некоторых растений семейства Зонтичные, например, у тмина обыкновенного.

У некоторых растений умеренных широт надземная ассимилирующая часть побега развивается в течение не всего вегетационного сезона, а лишь во второй половине или в конце его, например, у нивяника (поповника) обыкновенного, многих видов васильков. Уже в июле из почек возобновления у них образуются небольшие плагиотропные удлиненные побеги, а августе—сентябре формируется розеточная ортотропная часть с листьями срединной формации. После перезимовки побег переходит в фазу цветения и плодоношения. Такие монокарпические побеги получили название *озимых* (рис. 214). Развитие монокарпических побегов по типу озимых имеет большое биологическое значение: образование в конце лета второй генерации листьев значительно удлиняет период фотосинтеза. У многих растений эти листья сохраняются и зимой, а отмирают лишь в мае—июне после образования новой генерации листьев.

На развитие монокарпических побегов влияет ряд факторов. Прежде всего, это онтогенетическое (возрастное) состояние растения (см. детальнее подразд. 5.4). Типичные для вида монокарпические побеги формируются у зрелых генеративных особей. Старение растений ослабляет их репродуктивную функцию, что проявляется в упрощении соцветий, уменьшения числа цветков, и даже полном выпадении фаз цветения и плодоношения у ряда монокарпических побегов. Поэтому у старых особей наряду с типичными монокарпическими побегами формируются побеги с *неполным циклом развития*. Как специализированные, такие побеги встречаются у злаков и осок и бывают укороченными и удлиненными. Главная их функция в побеговой системе особи — ассимиляционная.

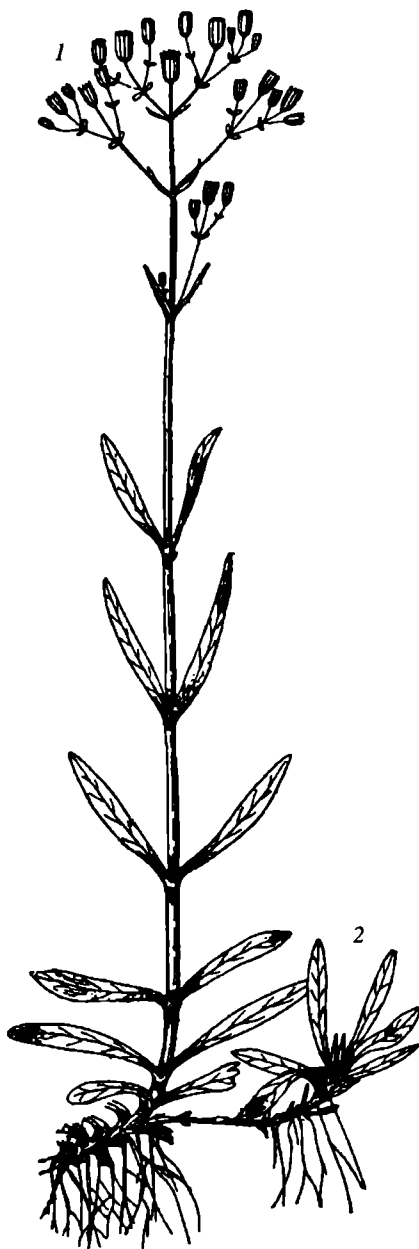


Рис. 214. Озимый моноциклический побег у горьцвета кукушкина:

1 — цветonoсный побег; 2 — летняя розетка

Условия жизни растения, прежде всего почвенные, также влияют на развитие побега. Так, у зубровки на черноземных почвах монокарпические побеги моноциклические, на сыпучих песках — дициклические, а на низовых болотах они зацветают только на третий год.

Развитие побега зависит также от климатических условий и типа фитоценоза. Например, у лабазника (таволги) вязолистного на сухих лесных полянах и опушках побеги развиваются по типу моноциклических, а во влажных и светлых кустарниковых сообществах — как озимые.

Таким образом, *полный онтогенез побега* — его жизнь от момента заложения почки до отмирания всех его частей (включая подземные) — состоит из трех основных периодов: *внутрипочечного* или *эмбрионального* (внутрипочечный рост); *внепочечного* или *постэмбрионального* (малый жизненный цикл); *вторичной деятельности* (жизнь базальной части побега в составе многолетнего тела растения).

**Строение монокарпических побегов.** Выдающийся немецкий морфолог В. Тролля, как уже указано в подразд. 3.3.4.6, в строении монокарпических побегов выделил несколько *структурно-функциональных зон* (см. рис. 197). В пазухах листьев *зоны возобновления* располагаются почки возобновления; главное ее функциональное значение — возобновление растения после периода покоя. *Зона торможения* формируется обычно в фазе вегетативного ассимилирующего побега и служит преимущественно как фотосинтезирующая; пазушные почки этой зоны как правило не образуют побегов, и трогаются в рост лишь в случае повреждения верхней части побега. *Зона обогащения* выделяется обильным ветвлением, из почек этой зоны формируются боковые генеративные побеги — паракладии. *Главное соцветие* венчает побег. В случае образования на верхушке побега верхушечного цветка, т.е. монотелического соцветия (см. подразд. 3.3.4.6) главное соцветие, естественно, не выделяется.

Детальное изучение побеговых систем русскими ботаниками показало, что в строении монокарпических побегов можно выделить большее число зон, чем описано В. Троллям. У растений, особенно с анизотропными побегами, базальный плагитропный участок служит для расселения особи, как и у живучки ползучей. Почки в пазухах листьев этой зоны часто становятся спящими. Функцию возобновления принимают на себя лишь те почки, которые располагаются в месте перехода побега от плагитропного к ортотропному росту, на его так называемой «дуге». Здесь у многих, особенно длиннокорневишных растений, образуется большая часть придаточных корней, почки и побеги возобновления. Эта часть побега и получила название *зоны возобновления*, а самый базальный участок побега — *нижней зоны торможения*. Зона торможения по В. Троллю названа *средней зоной торможения* еще и потому, что в ряде случаев, как, например, в соцветиях вероники длиннолистной, из пазушных почек последних перед главным соцветием листьев не образуются побеги обогащения. Этот участок побега из нескольких метамеров под главным соцветием получил название *верхней зоны торможения*. У некоторых высокогорных и степных растений, как у вероники горечавковой, ниже зоны главного соцветия закладываются, но не развиваются боковые соцветия. Эту часть побега предложено называть *скрытогенеративной зоной* (см. рис. 174, поз. 2а).

Исследования последних десятилетий прошлого века подтвердили мысль И.Г. Серебрякова о том, что монокарпический побег не только структурная, но и достаточно автономная единица побегового тела растения; каждый участок его настолько специализирован в выполнении определенной функции, что монокарпический побег подобен целому растению. В то же время монокарпический побег принципиально отличен от целого растения: он развивается из почки возобновления; часть его способна к длительному существованию в составе многолетнего тела особи; начальные этапы развития зависят от фотосинтетического аппарата материнского организма (побега); возраст меристем в почках его возобновления больше по сравнению с тканями семени. В результате побеги из почек возобновления быстрее развиваются по сравнению с первичным побегом и, может быть, поэтому в составе сформировавшихся фитоценозов преобладают именно многолетние растения. Особенности развития побегов обуславливают алгоритм, по которому развивается побеговое тело растения, его модель побегообразования.

**Модель побегообразования** — наследственно закрепленный тип формирования побеговой системы, определяемый особенностями функционирования меристем. Длительность функционирования апикальной меристемы определяет тип нарастания побеговых систем: моноподиальное или симподиальное, а интеркалярных меристем — длину междоузлий и структурно-морфологический тип побега: удлинненный, укороченный (розеточный), полурозеточный. С учетом этих признаков описано 4 модели побегообразования: симподиальная длиннопобеговая, симподиальная полурозеточная, моноподиальная розеточная и моноподиальная длиннопобеговая (рис. 215).

**По симподиальной длиннопобеговой модели** (рис. 215, поз. 1) развиваются ежегодно сменяющиеся в онтогенезе особи удлинненные монокарпические моноциклические ортотропные или анизотропные побеги, например у зверобоя продырявленного, горошка мышиного, чины луговой, вероники широколистной, вероники длинностной. Эта модель побегообразования характерна для большинства длиннокорневищных трав с удлинненными побегами.

**По симподиальной полурозеточной модели** (рис. 215, поз. 2) формируются дициклические монокарпические побеги. Корневища у этих растений, как правило эпигеогенные, зона возобновления представлена метамерами с укороченными междоузлиями; почки возобновления располагаются в пазухах листьев срединной формации. Эта модель побегообразования свойственна многим рыхлодерновинным растениям с эпигеогенными корневищами (адонис весенний, вероника седая, некоторые виды васильков).

**По моноподиальной розеточной модели** (рис. 215, поз. 3) развиваются побеговые системы растений с сопряженно специализированными побегами двух порядков ветвления, например, у подорожника, одуванчика, гравилата речного, некоторых других кистекорневых, стержнекорневых и куадексовых растений. Укореняющиеся и слегка приподнимающиеся многолетние вегетативные побеги  $n$ -го порядка с укороченными междоузлиями и листьями срединной формации закрепляют растение в пространстве, синтезируют за счет листьев органические вещества, апикальные меристемы

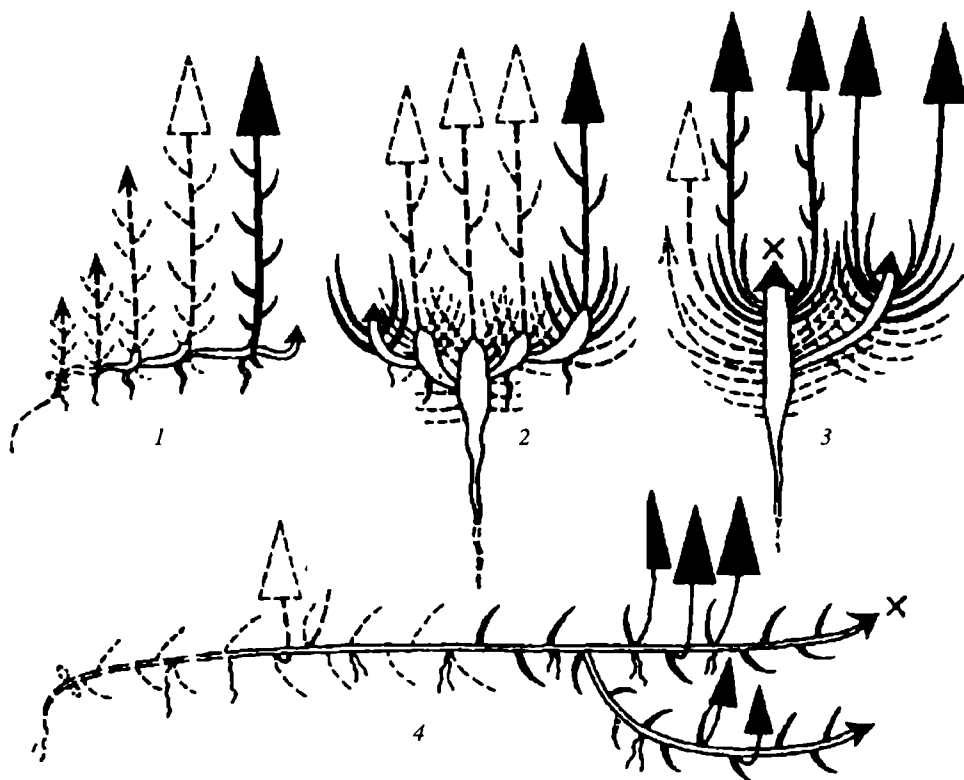


Рис. 215. Основные модели побегообразования у травянистых многолетников:

1 – длиннопобеговая симподиальная; 2 – полурозеточная симподиальная; 3 – розеточная моноподиальная; 4 – длиннопобеговая моноподиальная (по Т.И. Серебряковой, 1981)

обеспечивают возобновление. Оси  $n+1$ -го порядка – однолетние генеративные побеги (часто безлистные – стрелки) с более простыми по строению листьями – служат для семенного размножения растений. Корневища у таких растений эпигеогенные (см. далее подразд. 3.3.4.8), моноподиальное нарастание продолжается в течение иногда многих лет. Позднее, не переходя к цветению, апикальная меристема многолетних осей отмирает, система становится симподиальной.

**Моноподиальная длиннопобеговая модель** (рис. 215, поз. 4) свойственна травам с плагитропными стелющимися и ползучими побегами (вероники лекарственной, вербейника монетчатого – лугового чая). В характеристику этого типа побегообразования включено отличительное от трех ранее описанных моделей положение побегов в пространстве. Поэтому полное название этой модели *моноподиальная длиннопобеговая плагитропная*. Одновременно с моноподиальным нарастанием, сопровождающимся укоренением, базальные участки таких побегов постепенно перегнивают.

Соцветия всегда боковые и лишь они регулярно отмирают после цветения. Апикальная меристема никогда не образует цветка или соцветия.

При сопоставлении учитываемых при выделении моделей побегообразования признаков (способ нарастания и длина междоузлий) очевидно логически возможно существование еще двух моделей побегообразования: моноподиальной полурозеточной и симподиальной розеточной. *Моноподиальная полурозеточная* модель пока не описана, но она, вероятно, возможна для некоторых высокогорных растений-петрофитов. *Симподиальная розеточная* модель выявлена у характерного альпийского растения Большого Кавказа *Veronica telephiifolia*. Это наземно-ползучее укореняющееся растение мелкощепнистых склонов альпийского пояса, у побегов которого укорочены все междоузлия; ортотропное положение принимает лишь соцветие, которое отмирает после плодоношения; нарастание акросимподиальное за счет самых верхних почек побега. Эта модель, по-видимому, должна быть обнаружена и у других высокогорных растений.

Привлечение других признаков для характеристики побегообразования травянистых растений позволяет выделить варианты моделей побегообразования. Наиболее интересны они в моноподиальной розеточной модели и различаются по строению боковых специализированных побегов: у одуванчика и подорожника они безлистные, у гравилата — олиственные; у некоторых видов фиалок — соцветия, редуцированные до одного цветка; у клевера ползучего — олиственные укореняющиеся побеги с пазушными соцветиями; у лапчатки гусиной — дихазально нарастающие симподиальные системы побегов — столонов, причем каждый членник симподия завершается верхушечным цветком ниже которого из пазушной почки формируется укореняющийся розеточный вегетативный побег. Т.И. Серебрякова наметила основные направления этих исследований и описала некоторые варианты моделей побегообразования. Выяснение этих особенностей роста растений еще ждут своих исследователей.

**Категории модулей у растений.** Модули, как и любые структурные элементы, могут быть разной степени генерализации. Это связано с задачами их выделения. Наименьший простейший неделимый элемент тела растения — элементарный модуль — *элементарный метамер* (см. рис. 110, поз. 4): узел с листом и почкой и нижележащее междоузлие (см. подразд. 3.3.1.1) Он образуется апикальной меристемой на внутрипочечной фазе развития побега в течение одного пластохрона — между заложением двух последовательных зачатков листа. Окончательно формируется в постэмбриональную фазу полного онтогенеза побега. С помощью этого модуля можно сравнивать структурно-функциональные зоны у побегов разных онтогенетических состояний, разных видов и жизненных форм. Элементарный модуль как часть побеговой системы более высокого ранга является элементарной биоморфологической единицей, которая образует модуль следующего ранга — одноосный побег.

*Одноосный побег* формируется в течение органобразовательной деятельности одной апикальной меристемы от ее вычленения в составе зародыша у первичного побега или экзогенного возникновения в пазухе зачаточного листа у бокового побега до преобразования во флоральный апекс, а также при прекращении заложения новых метамеров. Время развития этого модуля различно даже с учетом лишь внепочечной



фазы развития побега: от одного до трех лет при симподиальном нарастании и неограниченно при моноподиальном. Именно к этому типу модулей относятся рассмотренные выше монокарпические побеги трав сезонного климата, как с полным, так и с неполным циклом развития. Можно сравнивать побеги в пределах одной особи, монокарпические побеги растений разных жизненных форм и возрастных состояний по строению, спектру структурно-функциональных зон, длительности моноподиального нарастания, полного онтогенеза, малого жизненного цикла. Полифункциональность одноосного побега позволила при изучении побеговых систем называть его *универсальным модулем*. Одноосные побеги, в свою очередь, являются *элементарными биоморфологическими единицами* модуля более сложного уровня — *побеговой системы*, сформировавшейся на основе целого одноосного побега или его части.

Эти побеговые системы выделяются в пределах целого растения и закономерно повторяются у зрелых генеративных особей, определяя тип их жизненной формы. Это парциальные кусты у длиннокорневищных трав, отдельные участки скелетных осей, системы остатков надземных побегов (называемых резидами, от лат. *residuum* — остатки), образующих гипогеогенные корневища у каудексовых растений; у кустарников — стволы, у деревьев — крупные отходящие от ствола ветви. Эти модули формируются на основе одноосного целого побега (у деревьев, кустарников и трав с моноподиальной длиннопобеговой плагиотропной моделью побегообразования) или его части (у полукустарников и полукустарничков и трав с симподиальными моделями побегообразования). Поскольку *эти модули составляют основу* жизненной формы или биоморфы растения (подробнее см. подразд. 5.3) и представляют на этом уровне анализа растения *элементарную биоморфологическую единицу целой особи*, их вполне можно назвать *основными*.

Универсальный и основной модули растительного организма полезно изучать при *мониторинге* состояния окружающей среды, особенно в случае ее загрязнения, а также у *охраняемых и редких растений*. Изменения ростовых процессов могут свидетельствовать о степени неблагоприятности среды обитания и служить основой для выявления видов-биоиндикаторов и принятия управленческих решений, а также для разработки программ сохранения как отдельных видов, так и отдельных фитоценозов, особенно если речь идет о средообразующих растениях, таких как сосна, например.

Модульная организация, наиболее ярко проявляющаяся у семенных, особенно цветковых, растений во многом обусловила их высокие приспособительные возможности. Прежде всего, это способность к жизни в условиях сезонного климата. У растений генетически обусловлено, как уже указывалось, развитие отдельных побегов, особенно монокарпических, но не определено их число. Поэтому в зависимости от внешних условий растения способны подстраивать свою форму, «врастать в пространство». Это отчетливо демонстрирует известнейший пример о разном внешнем виде сосен, выросших в лесу и на открытом месте.

Размеры половозрелых особей даже в пределах одной популяции могут различаться в десятки, и даже сотни раз, особенно у однолетников и растений, образующих наземные и водные формы, как вероника ключевая и жерушник земноводный.

Относительная автономность отдельных модулей, особенно таких, как монокарпический побег, обеспечивает, кроме того, высокую устойчивость растений к возобновлению после неблагоприятного для жизни периода и восстановлению после повреждений. Вспомним отрастание луговых злаков после сенокоса (см. подразд. 5.3), образование генеративных побегов за счет почек обогашения после обрывания верхушки монокарпического побега.

Отсутствие систем центрального регулирования делает некоторые растения практически неуязвимыми, а вегетативное разрастание и размножение — практически бессмертными. Так, американское пустынное растение креозотовый куст имеет диаметр до 25 м, а живет 10–12 тысяч лет.

Следует признать, что модульная организация — это не только отличительная черта растений от животных, большая часть которых унитарны, но и важнейшее эволюционное приобретение, особенно у трав сезонного климата, которое наряду с другими их особенностями обеспечило победу в борьбе за существование среди других видов наземных растений.

#### 3.3.4.8 Специализация и метаморфозы побегов

**Разнообразие побегов.** Побег — самый изменчивый по внешнему облику орган растения. Это связано с его полифункциональностью и изменчивостью в процессе роста. Основной тип побега зеленого растения — *надземный* (воздушный) *ассимилирующий побег*, несущий на оси зеленые листья срединной формации. Однако и ассимилирующие побеги неодинаковы. Мы уже рассматривали удлинённые и укороченные (розеточные), ортотропные и плагиотропные (в том числе ползучие), однолетние и многолетние (скелетные) ассимилирующие побеги; отмечали, что зеленые листья могут резко различаться по форме и величине (гетерофиллия, анизотрофия). Нередко наряду с основной функцией фотосинтеза у этих побегов выступают и другие: отложение запасов и опорная функция (большая часть в многолетних стеблях), вегетативное размножение (ползучие побеги, плети).

Очень обычна смена форм роста одного и того же побега, связанная со сменой функций (см. подразд. 3.3.4.2.2), например, у живучки ползучей, захват новой площади (плеть) усиленное питание (розеточная часть побега) образование цветков и плодов (удлиненная часть побега).

В свою очередь, генеративная часть побега, как было показано в подразд. 3.3.4.6, представлена разнообразными типами соцветий.

Наряду с внутренними факторами, регулирующими смену разных форм побегов у одного растения, выступают внешние факторы, играющие громадную роль в отборе специализированных типов побегов у разных растений, приспособляющихся к разным условиям местообитания. В надземной среде эти факторы особенно разнообразны; главные среди них — условия освещения и влажности воздуха и почвы. В крайне засушливых областях ассимилирующие побеги нередко в ходе эволюции приобретают специфические формы, например становятся *суккулентными* (лат. *succus* — сок;

суккуленты — сочные растения), с сочными, мясистыми стеблями (кактусы) или листьями (агавы). Подводный образ жизни вызывает резкие изменения в морфологическом и особенно анатомическом строении стеблей и листьев. Иногда побег или его часть специализируется настолько глубоко, что приходится говорить о метаморфозе (см. подразд. 1.3); это чаще всего связано с полной или почти полной потерей функции фотосинтеза и приобретением и усилением других функций, тоже жизненно важных. Особенно это касается побегов, живущих под землей, где комплекс условий резко отличен от наземной среды и требует специальных приспособлений. Под землей невозможен нормальный фотосинтез, так как нет доступа света. Подземные побеги наиболее обычны у многолетних растений, где они выступают чаще всего как органы переживания неблагоприятного периода, органы запаса и возобновления.

В ходе приспособительной эволюции обычно *одновременно метаморфозируются листья и стебли, а иногда и почки* (хотя последние, как органы зачаточные, менее склонны к резким видоизменениям). Поэтому целесообразно описывать главнейшие типы специализированных органов побегового происхождения, исходя из представления о побеге как едином органе.

**Ствол и сучья деревьев.** Одним из наиболее наглядных примеров постепенного видоизменения и специализации побегов, смены их функций могут служить многолетние осевые органы древесных растений — стволы и сучья кроны. У листопадных деревьев каждый годичный побег теряет ассимиляционную функцию после первого вегетационного периода, у вечнозеленых — через несколько лет. Некоторая часть побегов в системе после потери листьев отмирает целиком, но большинство их остается в качестве основных *скелетных осей*, выполняющих опорную, проводящую и запасающую функции в течение десятков лет. Остаются и видоизменяются стеблевые части побегов и некоторое количество почек, которые превращаются в спящие (см. подразд. 3.3.4.1). Изменения сводятся прежде всего к утолщению оси за счет камбия, причем наиболее долговечная часть оси представлена вторичной древесиной почти со сплошь лигнифицированными стенками. Покровные ткани многолетних стволов и сучьев представлены перидермой, а затем коркой (см. подразд. 2.2.7.3).

**Каудекс.** У многолетних трав и полукустарничков с хорошо развитым стержневым корнем, сохраняющимся всю жизнь, формируется своеобразный многолетний орган побегового происхождения, называемый *каудексом* (лат. caudex — ствол, пень). Вместе с корнем он служит местом отложения запасных веществ и несет на себе множество почек возобновления, часть которых могут быть и спящими. Каудекс обычно бывает подземным, редко надземным, и образуется из коротких оснований отмирающих полурозеточных генеративных побегов (как у свербиги, василька, рис. 216, поз. 1) или из погружающихся в почву укороченных осей розеточных побегов (как у горного клевера, рис. 216, поз. 2). Побеговое происхождение каудекса видно вначале по листовым рубцам и закономерному расположению почек, позже оно может быть замаскировано. От коротких корневищ каудекс отличается способом отмирания. Обычно настоящие корневища, нарастая дистальным концом, постепенно отмирают и разрушаются на более старом, проксимальном конце; главный корень не

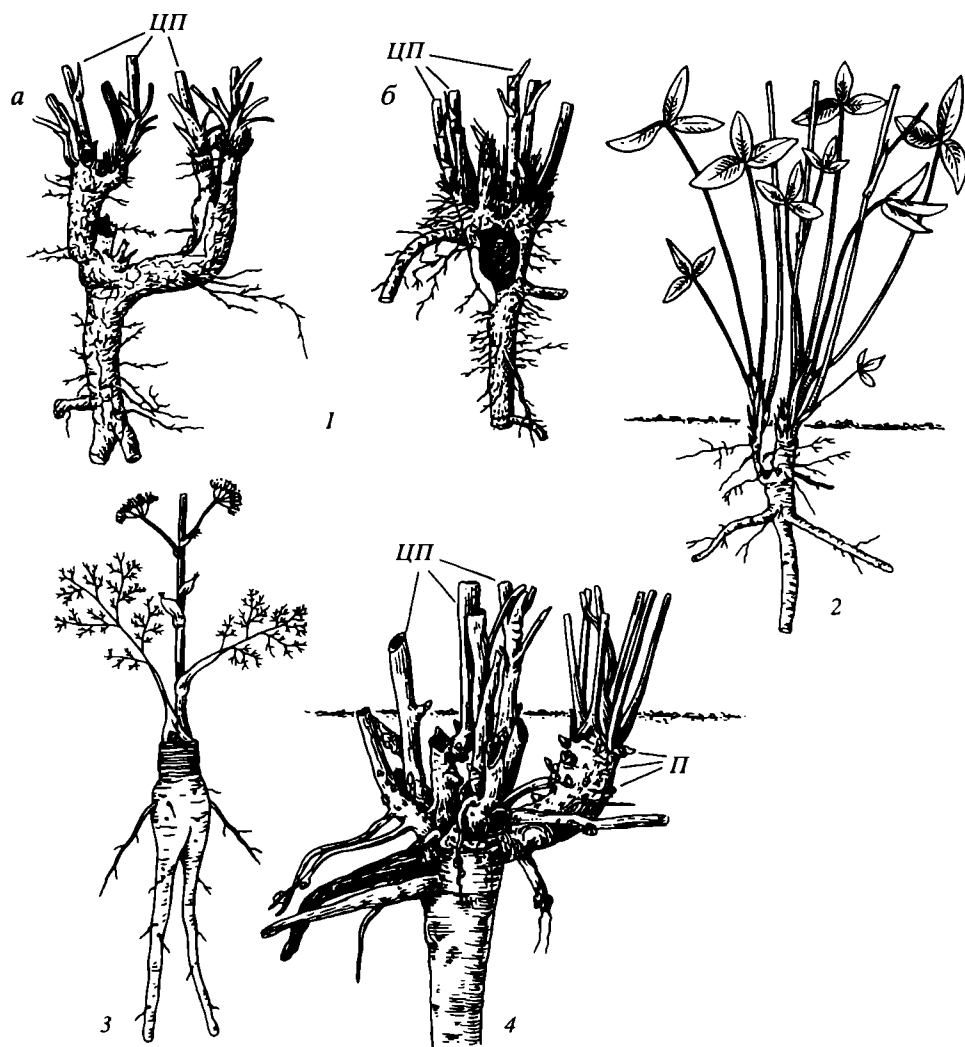


Рис. 216. Каудексы многолетних трав:

1 – василек шероховатый (*Centaurea scabiosa*) (а – многоглавый каудекс взрослого цветущего растения; б – начало партикуляции у старой особи, продольный разрез); 2 – клевер горный (*Trifolium montanum*); 3 – ферула джунгарская (*Ferula songorica*); 4 – люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus*); ЦП – основания цветущих побегов; П – почки возобновления

сохраняется. Каудекс, разрастаясь и утолщаясь за счет работы камбия, подобно древесному стволу, с нижнего конца не отмирает, так как постепенно переходит в долгоживущий и тоже утолщающийся многолетний корень. Граница между этими двумя

органами у взрослого растения обычно неясна (листовые рубцы исчезают вследствие смены покровных тканей), поэтому каудекс вместе с корнем иногда называют стеблекорнем.

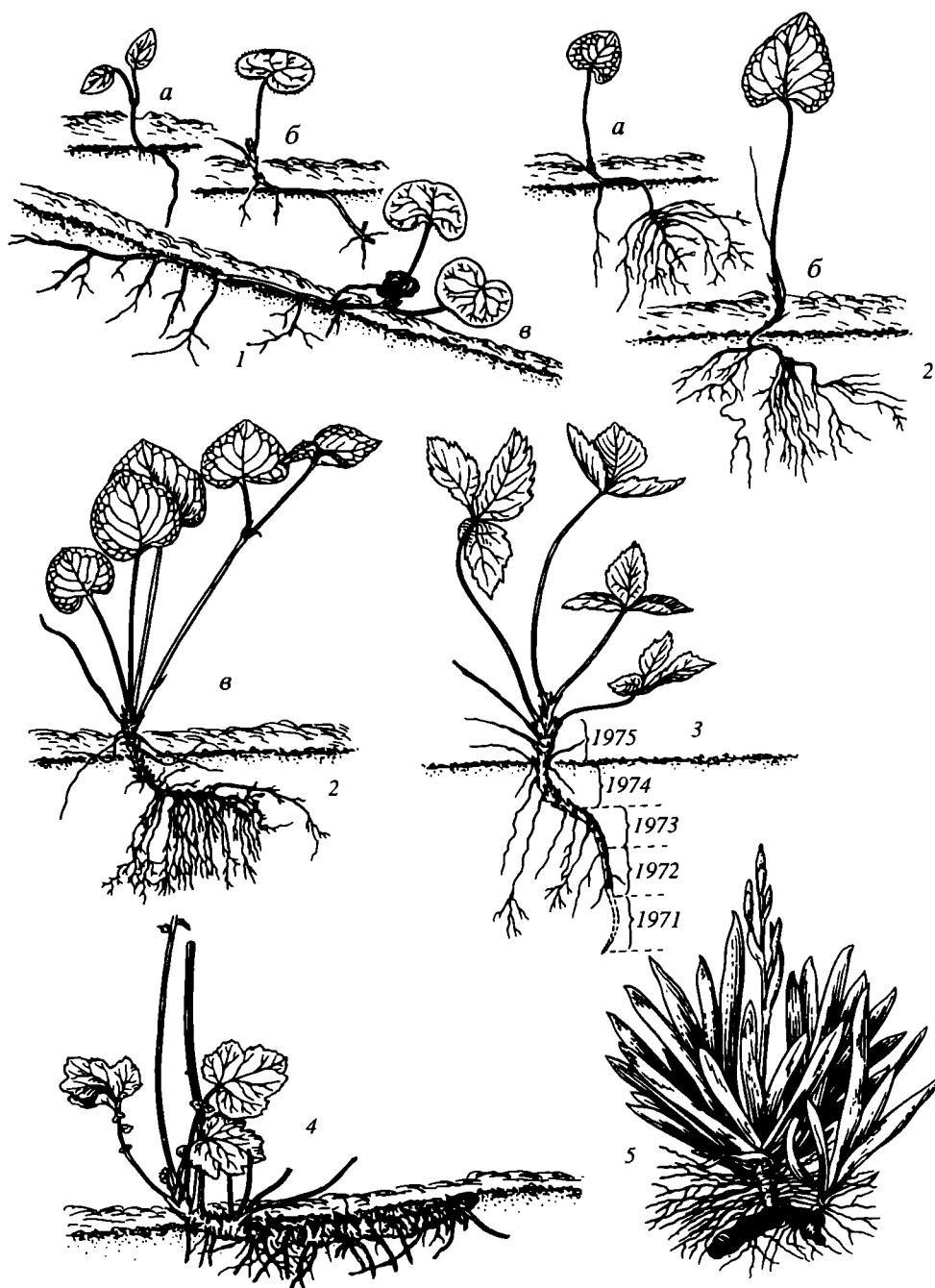
Постепенное отмирание и разрушение каудекса и утолщенного корня идут от их центра к периферии, за счет разрушения уже использованных и отдавших запасы паренхимных тканей сердцевины, а затем древесины. В центре каудекса образуется полость, а затем он может вместе с корнем разделиться продольно на отдельные участки — *партикулы* (лат. *pars, partis* — часть; *particula* — частичка); обособление последних до конца жизни особи может быть полным или неполным (см. рис. 216, поз. 1, вид б). Процесс разделения особи стержнекорневого растения с каудексом на части называют *партикуляцией*. (Термин «партикуляция» можно применять в более широком смысле как обозначение любого процесса разделения вегетативного тела растения на жизнеспособные части, в том числе процесса образования клонов при делении корневищ и столонов.) Отделившиеся партикулы, хотя и сохраняют жизнеспособность в течение некоторого времени, все же, как правило, не служат для активного расселения и размножения, а представляют результаты старческого распада и лишь доживают свой век, иногда уже не будучи способными цвести и плодоносить (*сенильные* растения: лат. *senilis* — старческий). Каудексовых растений много среди зонтичных (бедренец, ферула, рис. 216, поз. 3), бобовых (люцерны, люпины, рис. 216, поз. 4), сложноцветных (одуванчик, тау-сагыз, полыни).

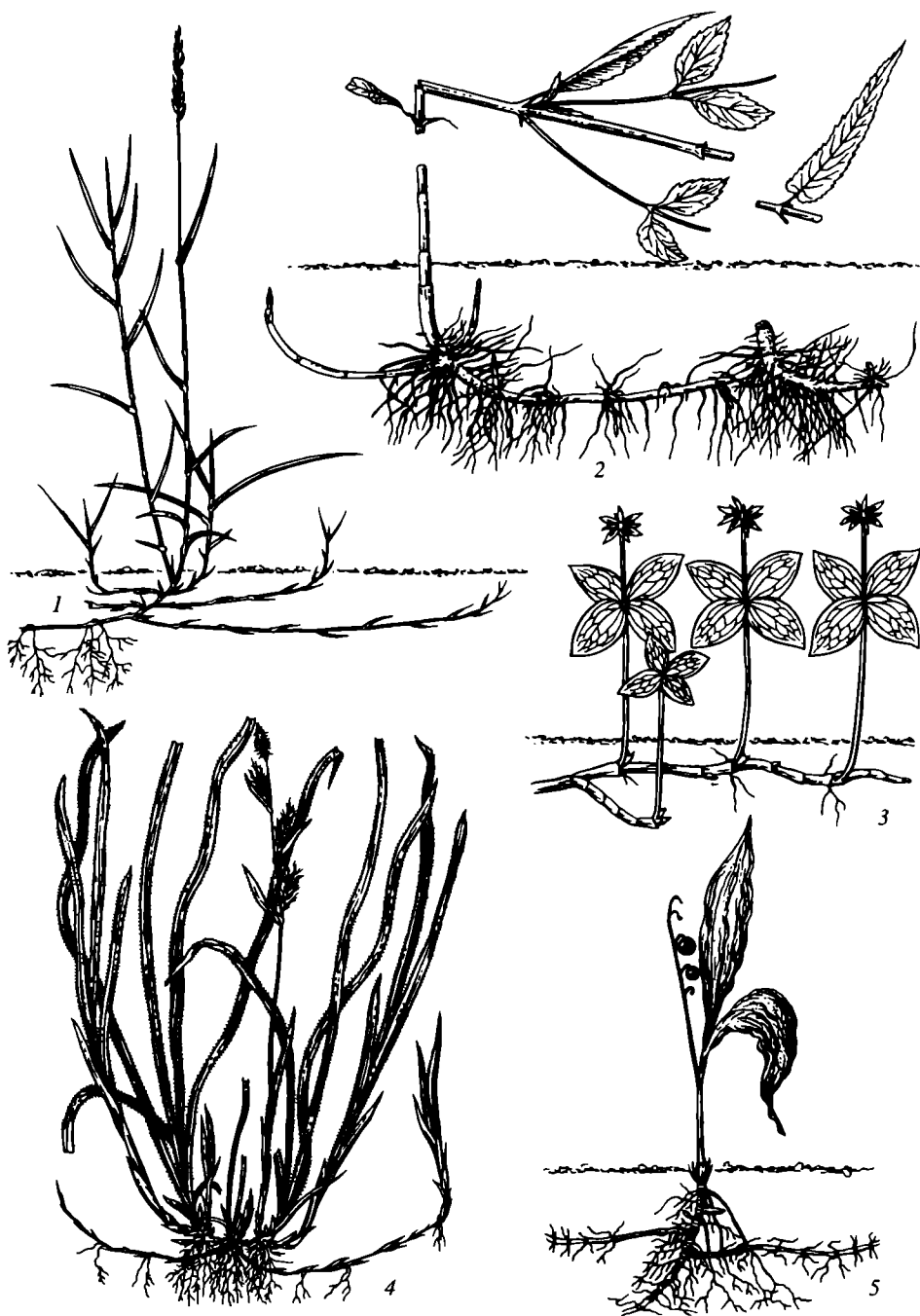
**Корневище.** Корневищем, или *ризомом* (греч. *rhiza* — корень), принято называть более или менее долговечный *подземный побег*, горизонтальный, косой или вертикальный по направлению роста, выполняющий функции отложения запасов, возобновления, а иногда и вегетативного размножения у многолетних растений, как правило, не имеющих во взрослом состоянии главного корня (рис. 217; 218). Впрочем, бывают растения, имеющие одновременно и каудекс, и настоящие горизонтальные корневища, способные отделяться от него (например, люцерна желтая, клевер средний). Запасные вещества, главным образом крахмал, откладываются в осевой (стеблевой) части корневища, которая соответственно утолщена и богата паренхимными тканями. Корневище обычно не несет зеленых листьев, однако оно имеет, по крайней мере в молодой части, хорошо выраженную метамерную структуру. Узлы выделяются либо по листовым рубцам и остаткам сухих листьев, либо по живым чешуевидным листьям, а также по расположению пазушных почек. По этим признакам корневище легко отличимо от корня. Как правило, на корневище формируются более или менее обильные придаточные корни, расположенные в узлах или в междоузлиях поодиночке или группами (мочками). Из почек корневища вырастают его боковые ответвления и надземные побеги.



Рис. 217. Эпигеогенные корневища:

1 — копытень (*Asarum europaeum*); 2 — фиалка удивительная (*Viola mirabilis*); 3 — земляника (*Fragaria vesca*); 4 — гравилат речной (*Geum rivale*); 5 — ирис (*Iris germanica*); а–в — возрастные этапы формирования корневища и его постепенного вытягивания





Нарастая в верхушечной, дистальной части и образуя новые придаточные корни, корневище может постепенно отмирать и разрушаться в более старой, проксимальной части. Молодая часть корневища обычно «продвигается» вперед, перенося почки возобновления в новые точки, на то или иное расстояние от прежних надземных побегов. В зависимости от преобладания коротких или длинных междоузлий или от интенсивности нарастания корневища различают соответственно длинные и короткие корневища, *длиннокорневищные и короткокорневищные растения*.

В целом корневище может представлять собой моноподий (например, у вороньего глаза, рис. 218, поз. 3) или симподий (например, у купены, см. рис. 193), если при нарастании происходит регулярное перевершинивание.

Когда корневища ветвятся, формируя несколько дочерних корневищ, то образуется *куртина* надземных побегов, которые фактически принадлежат одной особи, пока они связаны подземными «коммуникациями» — участками системы корневищ (например, у ландыша, осоки волосистой, сныти, пырея и др., рис. 218, поз. 1, 5). Если связующие части разрушаются, то отдельные части системы корневищ обособляются и происходит вегетативное размножение (см. рис. 327).

Совокупность новых особей, образовавшихся из одной вегетативным путем, называют *клоном*. Корневища характерны преимущественно для травянистых многолетников, но бывают и у кустарников (бересклет), и у кустарничков (брусника, черника, см. рис. 326). Длительность жизни корневищ колеблется в широких пределах — от двух-трех до нескольких десятков лет.

**Два способа формирования корневищ.** В предыдущих подразделах было описано побегообразование у медуницы (см. рис. 194) и купены (см. рис. 193). Эти растения образуют симподиально нарастающее корневища из нижних частей побегов последовательных порядков. Однако можно заметить весьма существенную разницу в ходе их формирования. У медуницы *первоначально весь побег надземный*, он несет чешуевидные и зеленые розеточные листья. В дальнейшем листья отмирают, оставляя рубцы, а стеблевая часть с помощью придаточных корней *втягивается в почву и превращается в корневище*, которое утолщается за счет откладывания запасного крахмала в паренхиме. Каждый участок корневища (членок симподия) живет 5–6 лет.

Таким образом, в структуре и жизнедеятельности одного и того же участка побега можно различать две фазы: надземную и подземную; в течение первой побег в основном фотосинтезирует, во второй служит органом запаса, способствующим перезимовке и возобновлению с помощью почек. В ходе онтогенеза побег претерпевает *действительное превращение*, метаморфоз в буквальном смысле, со сменой функций, причем это превращение листоносного побега в корневище происходит довольно поздно; метаморфозируются вполне взрослые органы. Такие корневища можно назвать

Рис. 218. Типогенные корневища и образование куртин:

1 — пырей ползучий (*Agropyrum repens*); 2 — вероника длиннолистная (*Veronica longifolia*); 3 — вороний глаз (*Paris quadrifolia*); 4 — осока волосистая (*Carex pilosa*); 5 — ландыш (*Convallaria majalis*)



*погружающимися* или *эпигеогенными* (греч. *epi* — над и *geo* — земля; *geppao* — произвести, образоваться; эпигеогенный — надземнорожденный).

Совершенно такая же картина наблюдается при формировании корневища у очень многих растений, например у копытня (рис. 217, поз. 1), фиалки удивительной (рис. 217, поз. 2), манжетки, гравилата (рис. 217, поз. 4), земляники (рис. 217, поз. 5). В трех последних случаях постепенно погружающийся в почву побег или их система несет только регулярно сменяющиеся зеленые листья срединной формации, не образуя чешуи вовсе. Корневище покрыто сухими пленчатыми желтоватыми и бурыми основаниями отмерших зеленых листьев — прилистниками. Не всегда погружающиеся корневища симподиальны; у ряда растений это типичные моноподии (манжетка, гравилат, сивец и др.).

Иначе формируется корневище у купены (см. рис. 193). Побег начинает расти из почки, находящейся *под землей*, на определенной глубине. Поэтому первый участок растущего побега сразу же становится корневищем, не проходя в онтогенезе фазы фотофильного (светового, ассимилирующего) побега (греч. *photos* — свет и *phileo* — любить). Листья на нем только низовые, чешуевидные, бесцветные или буроватые, не содержащие хлорофилла. Лишь через некоторое время верхушечная почка растущего под землей побега-корневища загибается вверх и выходит на поверхность, к свету. Здесь она дает надземную — листоносную и цветоносную — часть побега, которая после цветения и плодоношения целиком отмирает.

Таким образом, в онтогенезе побега купены не происходит никакого превращения, метаморфоза в буквальном смысле. На нижней, подземной его части зачатки листьев, не проходя стадии нормального зеленого листа, сразу дифференцируются как чешуи. Стебель с первых шагов развития сильно паренхиматизируется, начиная откладывать запасные вещества.

Однако можно предположить, что подобный метаморфоз побега имел место в *истории вида, т.е. в филогенезе*. Возможно, что у предковых форм корневища были лишь погружающимися, производными надземных листоносных побегов, как, например, у ирисов. Но их *раннее и глубокое погружение* могло привести к тому, что боковые почки последовательных порядков начинали разворачиваться в побеги возобновления уже под землей, а не надземно, как у корневищ первого типа. Это неизбежно вело к особому пути дифференцирования листовых зачатков, неспособных в таких условиях стать зелеными листьями; в этом и заключалось историческое превращение зеленых листьев в чешуи, а всего побега — в корневище. Раннее и глубокое погружение оснований побегов в почву, со всеми его последствиями, однажды возникнув, оказалось биологически полезным признаком, так как почки получили дополнительную защиту; признак этот был закреплен естественным отбором.

Таким образом, в отличие от описанных выше погружающихся (эпигеогенных) корневищ, корневища купены и ряда других растений можно назвать *корневищами изначально подземного происхождения, т.е. гипогеогенными* (греч. *hupo* — под и *geo* — земля; *geppao* — произвести, образоваться; гипогеогенный — подземно рожденный). Таким же способом, как у купены, формируются сильно специализированные корне-

вища у очень многих многолетних трав и кустарничков: у вороньего глаза, пырея ползучего, осоки волосистой, вероники длиннолистной, ландыша, черники (см. рис. 218). Такие корневища несут на себе только чешуевидные листья. Междоузлия их могут быть короткими или, чаще, длинными (чему способствует рост в темноте).

В последнем случае корневища относительно тонки и служат больше для расселения, захвата площади и вегетативного размножения, чем для отложения запасов. Если они живут недолго (1,5–2 года), то это органы, переходные между настоящими корневищами и так называемыми подземными столонами.

**Подземные столоны и клубни.** У широко распространенного в сосновых лесах седмичника (рис. 219, поз. 1) надземный побег со скученными на верхушке листьями и изящными белыми цветками формирует летом дочерние побеги из почек, расположенных у его основания. Эти дочерние побеги — *столоны* — растут горизонтально в лесной подстилке и выглядят как очень тонкие белые хрупкие стебельки, несущие маленькие бесцветные чешуевидные листья. К концу лета верхушечная почка столона загибается вверх, ее ось утолщается за счет отложения запасных веществ и превращается в маленький клубенек; здесь же, на месте изгиба, формируется пучок придаточных корней. После перезимовки из почек вырастают новые надземные побеги, а хрупкие столоны отмирают и разрушаются. Так растение как бы уходит с прежнего места, а если столонов было несколько, то и размножается, образуя несколько дочерних особей вместо одной материнской (клон).

Ежегодное возобновление и связанное с ним ежегодное отмирание всех прошлогодних частей делает седмичник *вегетативным однолетником*, но в принципе это растение многолетнее: однажды возникшая из семени особь продолжает жить неопределенно долго в виде клона. Поведение седмичника отличается от явно многолетних корневишных растений типа медуницы или купены только более кратким существованием каждого годичного прироста.

Совершенно так же, как у седмичника, происходят возобновление и вегетативное размножение у многолетнего травянистого растения картофеля (рис. 219, поз. 2, 3). Из почек (глазков) высаженного клубня вырастают надземные облиственные и цветущие побеги. Нижние их части, находящиеся под землей, несут недоразвитые чешуевидные листья. Летом из почек в пазухах этих листьев (а отчасти и в пазухах зеленых листьев, засыпанных землей при окучивании) образуются недлинные белые хрупкие столоны с чешуевидными листьями. Столоны резко отличаются от придаточных корней, растущих рядом с ними на материнских стеблях, пазушным положением, большей толщиной, наличием чешуи (см. рис. 219, поз. 3).

Верхушечные почки столонов скоро начинают сильно утолщаться, причем разрастается и паренхиматизируется их ось, превращаясь в клубень, а от чешуи остаются только валики — «бровки». В пазухе каждой «бровки» сидит группа почек — «глазок»; одна почка из этой группы — верхушечная. Столоны легко разрушаются, а клубни имеют возможность обособляться и служить органами вегетативного размножения, что в естественных условиях происходит у дикого картофеля на его родине, в Андах. Ясно, что разрушение столонов и расселение клубней у культурного картофеля — де-

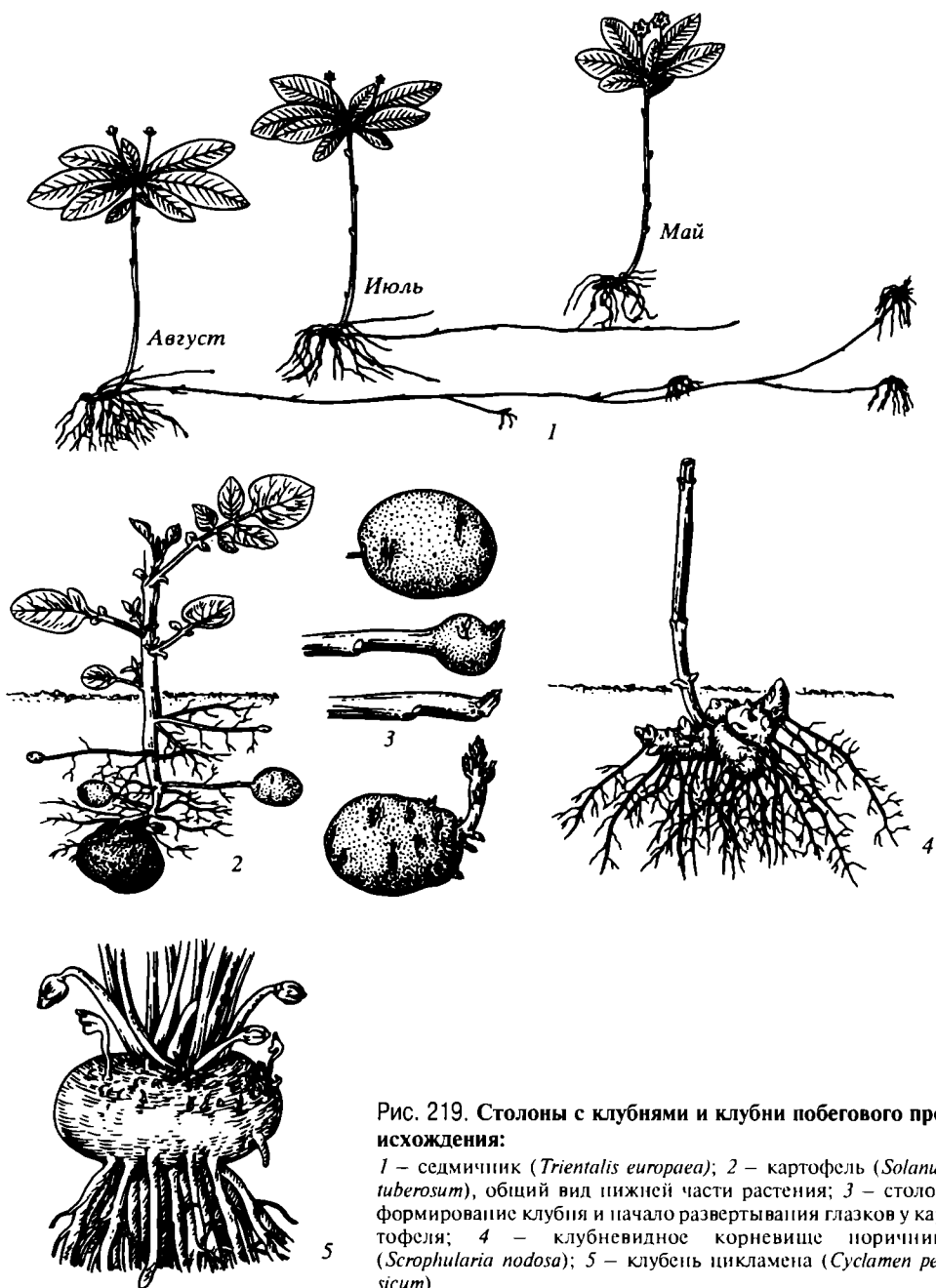


Рис. 219. Столоны с клубнями и клубни побегового происхождения:

1 – седмичник (*Trientalis europaea*); 2 – картофель (*Solanum tuberosum*), общий вид нижней части растения; 3 – столоны, формирование клубня и начало разветвления глазков у картофеля; 4 – клубневидное корневище поричника (*Scrophularia nodosa*); 5 – клубень цикламена (*Cyclamen persicum*)

ло рук человека, но в основе приемов возделывания лежат естественные процессы клонообразования с помощью подземных столонов и клубней.

Таким образом, подземные столоны отличаются от корневищ недолговечностью, отсутствием запасающей функции; она передана клубням, отличающимся от корневищ подземного происхождения главным образом формой (шаровидной, овальной), более мощным утолщением оси и более сильной редукцией листьев, а также нередко отсутствием придаточных корней на клубне (как у картофеля). В природе существует много переходных форм между толстыми корневищами и клубнями, например у чистеца болотного, норичника (рис. 219, поз. 4), мяты полевой и др.

Клубни не всегда развиваются на столонах. У некоторых многолетних растений клубневидно разрастаются и утолщаются гипокотиль и основание главного побега (например, у цикламена, рис. 219, поз. 5). Во всех случаях клубень — запасающий орган.

**Надземные столоны и усы.** Рассматривая формирование системы побегов у живучки ползучей, мы отмечали, что каждый ее побег начинает расти как плагитотропная плеть и лишь через некоторое время верхушечная почка побега загибается вверх и дает розеточный участок.

Плеть недолговечна и скоро разрушается, вследствие чего обособляются и начинают самостоятельное существование дочерние особи, представленные укоренившимися розетками. Функции плетей, таким образом, состоят в захвате площади и расселении дочерних особей, т.е. в вегетативном размножении растений. Но функция размножения для плети не единственная, плеть несет зеленые листья и участвует в фотосинтезе. Надземные столоны — недолговечные ползучие побеги, фотосинтезирующие и служащие для захвата территории и вегетативного размножения, — встречаются у многих растений, например у костяники и зеленчука (рис. 220), полевицы ползучей. У лесной и садовой земляники (как, отчасти, и у костяники) надземные столоны гораздо более высокоспециализированы для функции вегетативного размножения. Они лишены развитых зеленых листьев, стебли их тонки, хрупки, с очень длинными междоузлиями. Вскоре после укоренения их верхушечной почки они разрушаются. Такие надземные столоны обычно называют *усами* (народное название). Столоны земляники (рис. 221) вырастают из пазух зеленых листьев розеточного побега. Каждый стolon состоит сначала из двух тонких длинных междоузлий; в узлах сидят два недоразвитых чешуевидных листа, из пазух которых могут вырастать без периода покоя боковые столоны.

Верхушечная почка столона, загибаясь вверх, сразу же дает розетку, которая прикрепляется к земле придаточными корнями и продолжает расти ортотропно, формируя погружающееся корневище. Розеточный побег с корневищем у дикой лесной земляники может жить более 10 лет и многократно цвести.

Столоны последовательных порядков, вырастающие очень быстро, формируют длинный симподий (см. подразд. 1.3), по ходу которого разбрасываются дочерние розетки, числом до 5–6 и даже более. Сами усы скоро высыхают и разрушаются, розетки обособляются в том же году или весной следующего года. У культурной земляни-

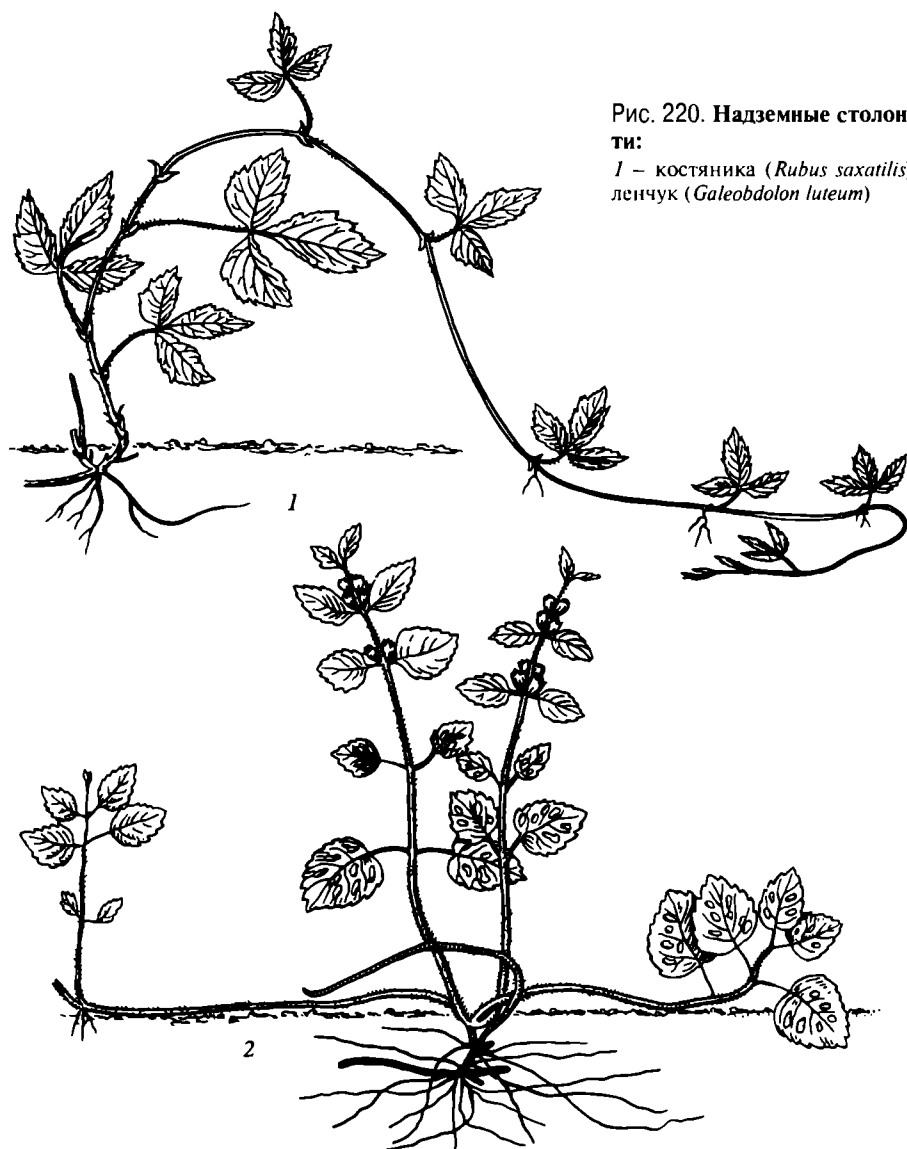


Рис. 220. Надземные столоны — плети:

1 — костяника (*Rubus saxatilis*); 2 — зеленчук (*Galeobdolon luteum*)

ки (клубники) все процессы ускорены, а новые розетки отделяют от симподиальных столонов обычно искусственно.

Вегетативное размножение длинными корневищами, плетями, надземными и подземными столонами, корневыми отпрысками получило название *сарментация* (от лат. *sarmentum* — лоза, отпрыск, ус, плеть). При сарментации растения быстро разра-

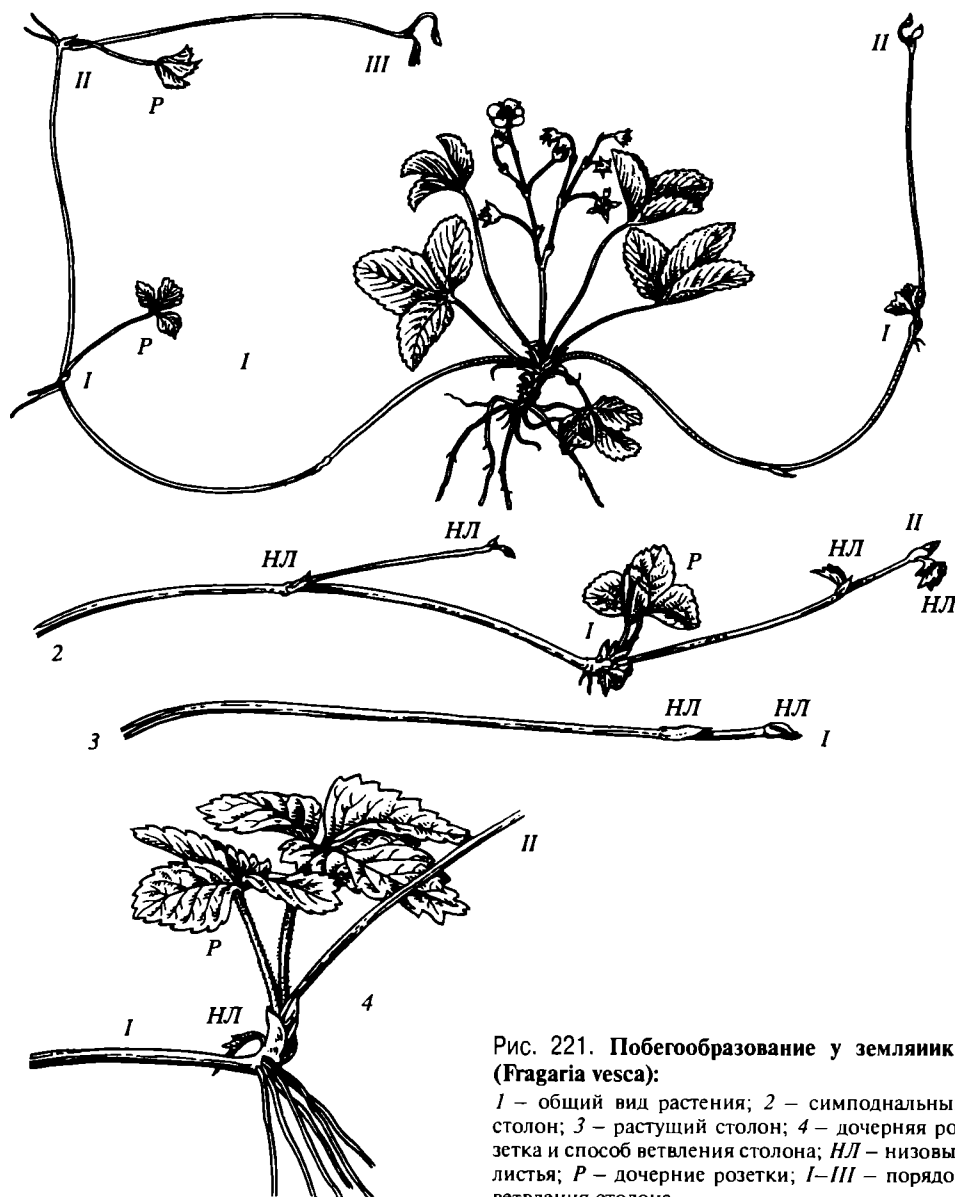


Рис. 221. Побегообразование у земляники (*Fragaria vesca*):

1 – общий вид растения; 2 – симподнальный стolon; 3 – растущий стolon; 4 – дочерняя розетка и способ ветвления stolона; НЛ – низовые листья; Р – дочерние розетки; I–III – порядок ветвления stolона

стаются, захватывая новые площади, вегетативное потомство отличается высокой приживаемостью и сильно омоложено, оно часто формирует густые заросли – куртины, занимающие большие площади. Например, один куст садовой земляники может

дать за лето до 50 дочерних растений, которые займут площадь в десятки квадратных метров.

**Луковицы.** Луковица — это подземный, реже надземный побег с очень короткой уплощенной осью — *донцем* — и чешуевидными мясистыми, сочными (суккулентными) листьями, запасующими воду и растворимые питательные вещества, главным образом сахара. Из верхушечной и пазушных почек луковиц вырастают надземные побеги, а на донце образуются придаточные корни. Таким образом, луковица — типичный орган вегетативного возобновления и размножения. Луковицы наиболее характерны для растений из семейства лилейных (лилии, тюльпаны, пролески, луки) и близких к нему амариллисовых (амариллисы, нарциссы, гиацинты).

По структуре луковицы могут быть очень разнообразными (рис. 222). В одних случаях запасующие чешуи луковицы представляют собой только низовые листья, не имеющие зеленых пластинок (например, у лилии-саранки, рис. 222, поз. 4); в других — это подземные влагалища зеленых ассимилирующих листьев, которые утолщаются и остаются в составе луковицы после отмирания зеленых пластинок (например, у обыкновенного лука репчатого, рис. 222, поз. 1).

В последнем случае происходит метаморфоз части листа в ходе морфогенеза побега, тогда как в первом можно говорить о метаморфозе лишь в историческом, филогенетическом смысле, так как уже с первых этапов развития листовой примордий сразу становится запасующей чешуей и не проходит стадии настоящего фотосинтезирующего листа.

Донце луковицы может быть довольно долговечным и состоять из годичных приростов двух, трех и более лет (у лилий), или смена луковиц происходит быстро, и каждая из них представляет собой одногодичный побег (у некоторых видов луков). Нарастание оси луковицы может быть длительно моноподиальным (соцветия при этом пазушные, например у белого подснежника *Galanthus*, рис. 222, поз. 2) или симподиальным, если соцветия закладываются на верхушке донца; перевершинивание идет за счет пазушной почки внутри луковицы, например, у тюльпана (рис. 222, поз. 3). Наружные чешуи луковицы, опустошаясь, подсыхают и играют защитную роль. Число луковичных чешуй очень варьирует — от одной (чеснок) до нескольких сотен (лилии). При большом числе боковых луковиц-деток распад материнского донца ведет к вегетативному размножению.

В качестве органа возобновления и запаса луковица приспособлена главным образом к климатам средиземноморского типа — с мягкой и теплой влажной осенью, достаточно мягкой зимой и очень жарким засушливым летом. Она служит не столько для благополучной перезимовки, сколько для переживания жесткой летней засухи. Вода запасается в клетках паренхимы луковичных чешуй, чему способствует выработка этими клетками особых слизистых веществ, набухающих и прочно удерживающих воду. В нашей стране луковичные растения наиболее обильны в степях, полупустынях и некоторых пустынях (тюльпаны, луки), а также в высокогорьях (луки, рябчики). Впрочем, довольно много луковичных растет и в широколиственных лесах (пролески, подснежники, гусиный лук). В большинстве случаев лукович-

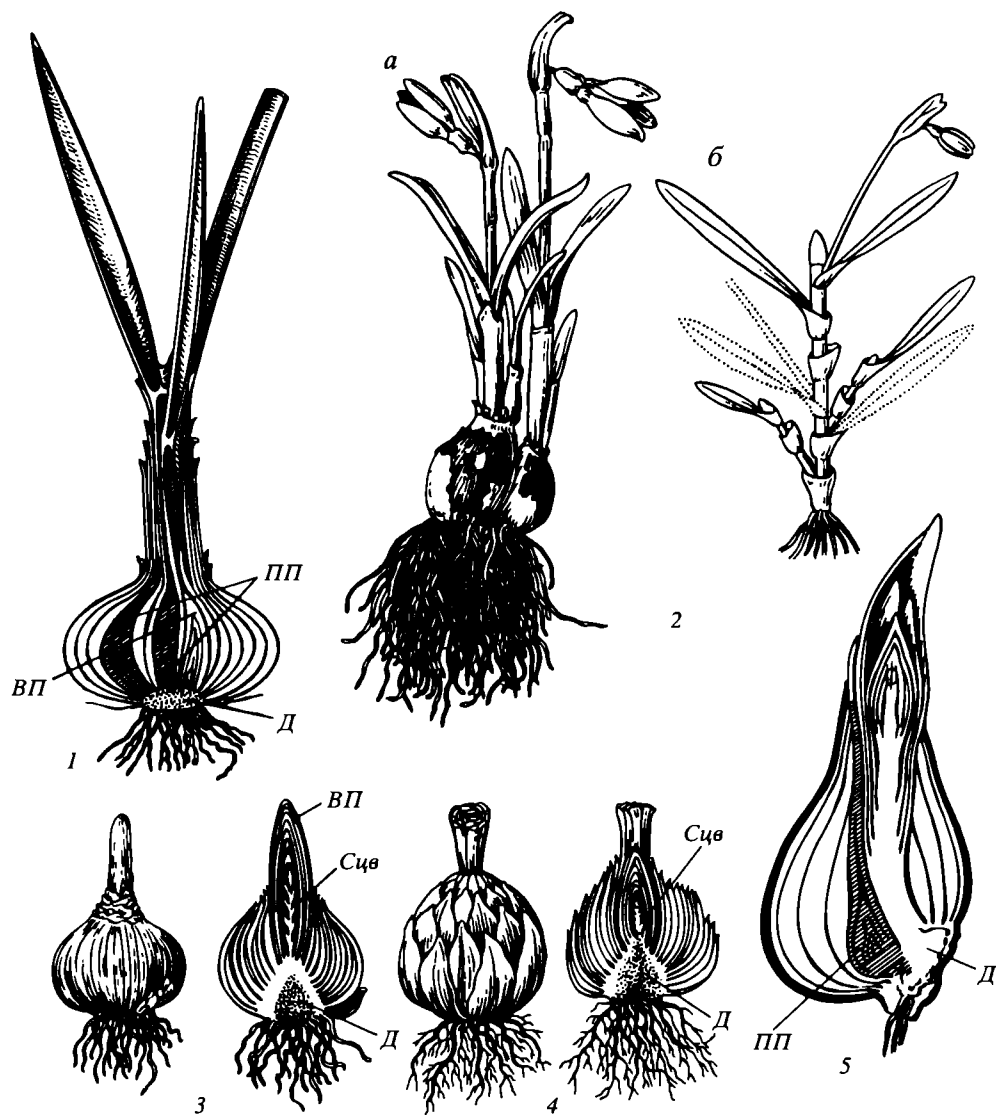


Рис. 222. Луковицы:

1 – лук репчатый (*Allium cepa*); 2 – белый подснежник (*Galanthus*) (а – общий вид; б – схема моноподиального нарастания луковицы); 3 – гиацинт (*Hyacinthus*); 4 – лилия-саранка (*Lilium martagon*); 5 – тюльпан (*Tulipa*); ВП – верхушечная почка; ПП – пазушные почки; Сцв – соцветие; Д – донце



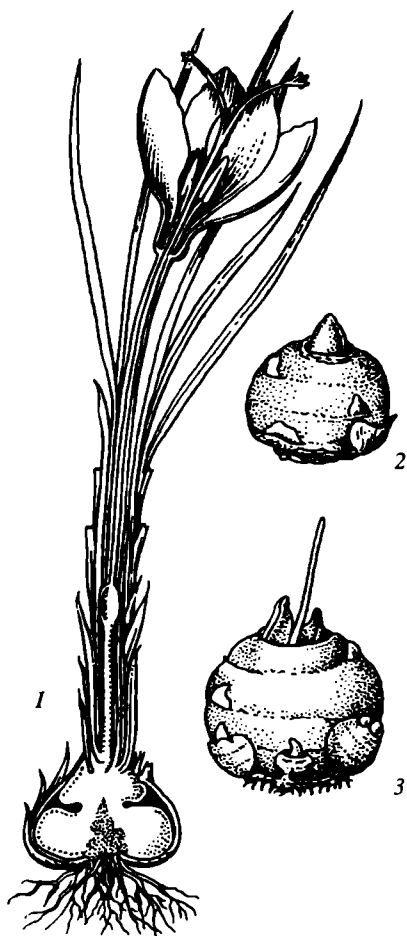


Рис. 223. Клубнелуковицы:

1 — шафран (*Crocus*); 2, 3 — клубнелуковицы с дочерними почками-детками

ные ведут себя как эфемероиды, т.е. их надземные цветonoсные побеги живут очень недолго, появляясь рано весной, а к началу лета после плодоношения полностью отмирают, «убегая» от засухи. В качестве многолетнего органа на лето и зиму остается только подземная луковица. Много луковичных растений, преимущественно из Южной Африки, разводятся в комнатах (кринумы, амариллисы и др.).

**Клубнелуковицы.** Внешне эти органы напоминают луковицы, но у них чешуевидные листья не служат запасными; они сухие, пленчатые; часто это просто остатки влагалищ отмерших зеленых листьев. Собственно запасный орган — стеблевая часть клубнелуковицы, она утолщена и паренхиматизирована. Клубнелуковица — это скорее облиственный клубень, а не луковица. На оси клубнелуковицы обычно хорошо заметны узлы и междоузлия, пазушные почки (рис. 223).

**Побеги суккулентов.** Сочными, мясистыми, приспособленными для накопления воды могут быть не только подземные побеги — луковицы, но и надземные побеги, обычно у растений, живущих в условиях длительного недостатка влаги. При этом собственно водозапасающими органами побега могут быть или листья, или стебли, иногда даже почки.

**Листовые суккуленты** (рис. 224) очень характерны для семейства толстянковых (*Crassulaceae*), за что оно и получило свое название — к ним относятся многочисленные виды очитков (рис. 224, поз. 2), родиола, или золотой корень, молодило (рис. 224, поз. 4),

разводимая в комнатах крассула и другие, большей частью горные по происхождению, растения. Кроме того, листовыми суккулентами как и луковичными растениями, богаты семейства лилейных и амариллисовых и близкие к ним (например, агавовые). К ним относятся общеизвестные по комнатной культуре виды алоэ, гастерии, гавортии, агавы и др. (рис. 224, поз. 1, 3). Это растения пустынь Южной Африки, Центральной и Южной Америки. Их побеги большей частью розеточные или полурозеточные; они сохраняют основную функцию — участвуют в фотосинтезе. Но листья, кроме зеленого мезофилла, имеют много слоев водозапасающей слизистой паренхи-



Рис. 224. Листовые суккуленты:

1 — алоэ (*Aloe*); 2 — очиток (*Sedum*); 3 — агава (*Agave*); 4 — молодило (*Sempervivum*)

мы; эпидерма, как правило, мощная, покрыта толстым слоем кутикулы и восковым налетом. Таким образом, структура листьев явно ксероморфная (см. подразд. 5.2).

Один из немногих примеров метаморфоза почки в суккулентный орган — *кочан*, образующийся у обычной культурной капусты. Это двулетнее растение, как известно, начинает развиваться с фазы розетки (рис. 225, поз. 1). Листья розетки обычные зеленые, только несколько утолщенные. Затем разворачивание розеточных листьев из верхушечной почки прекращается; почка, не раскрываясь, начинает резко увеличиваться в размерах и превращается в кочан (рис. 225, поз. 2). Многочисленные листья кочана, от самых крупных наружных до самых молодых близ конуса нарастания, поч-

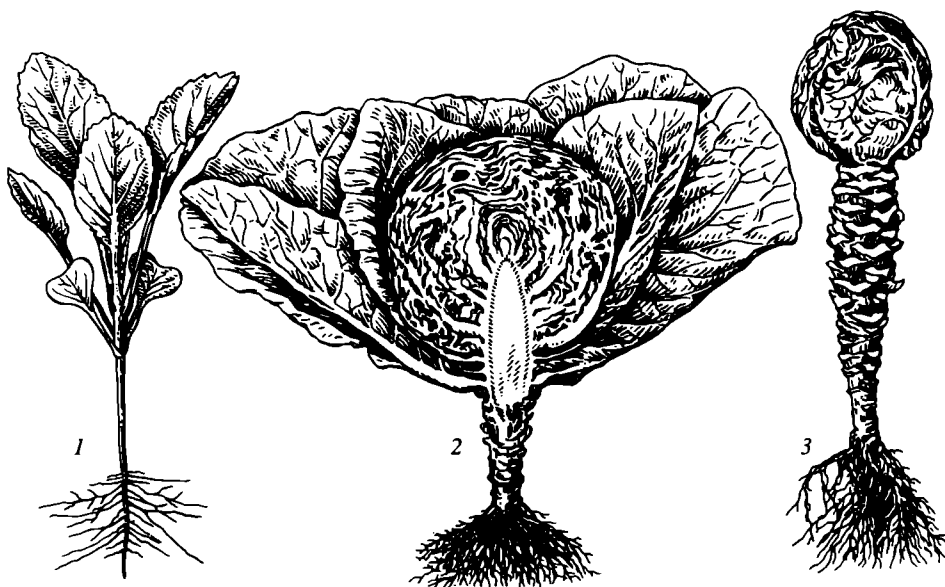


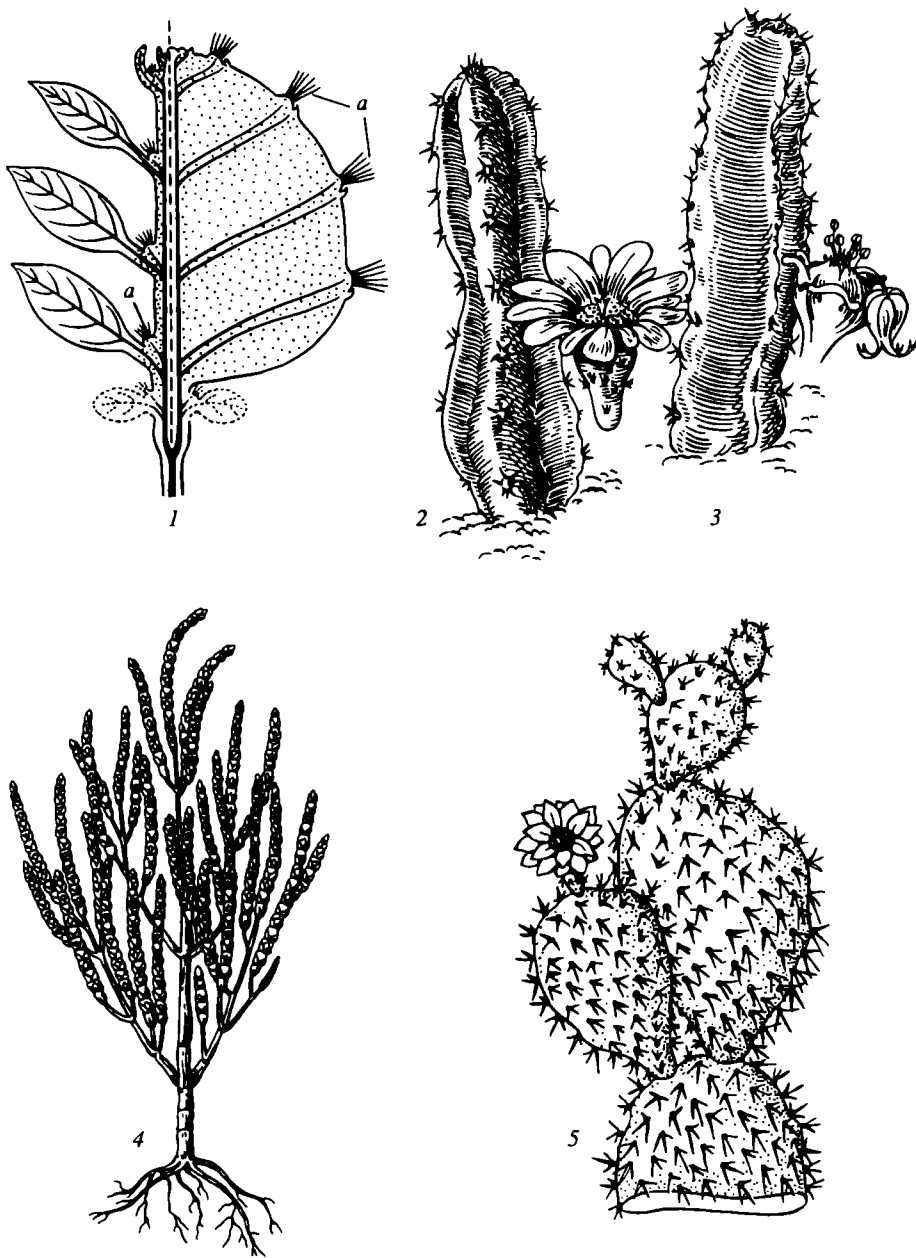
Рис. 225. Строение и развитие кочана капусты:

1 – молодое растение в стадии розетки, видны семядольные листья; 2 – формирование кочана; 3 – кочерыга и верхушечная почка после перезимовки

ти бесцветны, содержат мало хлоропластов, мясисты и накапливают много воды и растворимых запасных веществ, главным образом сахаров. После перезимовки (у культурной капусты – в искусственных условиях) верхушечная почка кочана продолжает развитие (рис. 225, поз. 3) и дает удлинённый цветonoсный побег, а листья отмирают. Возникновение такой специализации легко объяснимо средиземноморским происхождением капусты. Здесь после теплой влажной весны наступает жаркое засушливое лето, которое и переживает такая водозапасающая почка (естественно, что у диких предковых форм она не была такой гипертрофированной, как у культурных сортов). Таким образом, приспособительная форма кочана возникла как видоизменение части розетки, столь обычной для двулетних полурозеточных растений.

*Стеблевые суккуленты* (рис. 226) наиболее ярко представлены и разнообразны в чисто американском семействе кактусовых, а также характерны для многих африканских молочайных, некоторых ластовневых и маревых.

Обычно с образованием суккулентного стебля связана потеря или метаморфоз листьев; сочный стебель выполняет обе функции – и ассимиляционную, и водозапасающую. Паренхиматизация стебля идет за счет первичного утолщения (рис. 226, поз. 1), а в коре хорошо развит зеленый мезофилл; эпидерма толстая и сильно кутикулированная. Суккулентные стебли солянок (например, солероса, рис. 226, поз. 4) членистые; отдельные членики – это метамеры побега.



**Рис. 226. Стеблевые суккуленты:**

1 — схема строения побегов кактуса; левая половина соответствует побегу *Peireskia* (a — ареолы); 2 — часть побега и цветок кактуса; 3 — часть побега и соцветие молочая (*Euphorbia*); 4 — солерос (*Salicornia herbacea*); 5 — опунция

У кактуса *Opuntia* суккулентные стебли имеют вид плоских лепешек, а листья на них представлены быстро опадающими чешуями (рис. 226, поз. 5) в пазухах листьев находятся метаморфизированные укороченные боковые побеги с пучком колючек вместо листьев (так называемые ареолы *a*, см. рис. 226, поз. 1). У большинства кактусов стебли колонновидные (*Cereus*) или шаровидные (*Mamillaria*, *Echinocactus*), листьев на них совсем не образуется, но узлы хорошо заметны по расположению пазушных побегов — ареол, имеющих вид бородавок или удлиненных выростов с колючками или пучками волосков. Эти боковые побеги образуют хорошо выраженные ортости-хи или парастихи, иногда сливающиеся в сплошные ребра, выступающие вдоль стебля (рис. 226, поз. 2). У кактусов из рода *Peireskia* (Бразилия) стебли несуккулентны и несут нормальные зеленые листья, однако пазушные почки у них метаморфизированы, как у суккулентных кактусов (см. рис. 226, поз. 1).

Удивительно конвергентное сходство суккулентных побегов некоторых африканских молочаев и колонновидных американских кактусов; отличить их легко только в период цветения (см. рис. 226, поз. 2, 3).

На примере кактусов и других стеблевых суккулентов хорошо видно, что метаморфоз затрагивает не просто стебель или листья, а весь побег, точнее, систему побегов, так как боковые побеги здесь берут на себя совершенно иную функцию, нежели главный. Колючки, в которые превращаются их листья, выражают реакцию растения на недостаток влаги и тенденцию к уменьшению испаряющей поверхности растения. Вторичная биологическая роль этих колючек может заключаться в защите растений от поедания их животными, что, безусловно, способствует выживанию колючих форм в процессе естественного отбора.

**Другие метаморфозы надземных побегов.** Колючки кактусов имеют листовое происхождение. Листовые колючки нередко встречаются и у других, несуккулентных растений. Один из классических примеров — колючки барбариса, образующиеся вместо листьев на удлиненных побегах (рис. 227, поз. 1, 2). В пазухах этих колючек в том же сезоне из почек формируются укороченные побеги с нормальными зелеными листьями. Таким образом, недоразвитие листьев на главном побеге стимулирует преждевременное развертывание пазушных побегов, чем и компенсируется недостаток ассимилирующей поверхности. У барбариса, как и у кактусов, видоизменяются не отдельные части побега, а целая побеговая система, где четко выявляются коррелятивные связи между кроющими листьями и пазушными почками и подтверждается единство побега как основного вегетативного органа.

У многих растений колючки имеют не листовое, а побеговое происхождение. У дикой яблони, дикой груши, крушины слабительной (*Rhamnus cathartica*) в колючки метаморфизируются укороченные побеги, имеющие ограниченный рост и оканчивающиеся острием (рис. 227, поз. 3). Вид жесткой одревесневшей колючки они приобретают после опадения листьев. У боярышника (рис. 227, поз. 4) колючки, формирующиеся в пазухах листьев и топографически соответствующие боковым побегам совершенно безлистны с самого начала: метаморфоз здесь зашел достаточно далеко, и колючка в онтогенезе уже не проходит стадии облиственного побега. У гледичии

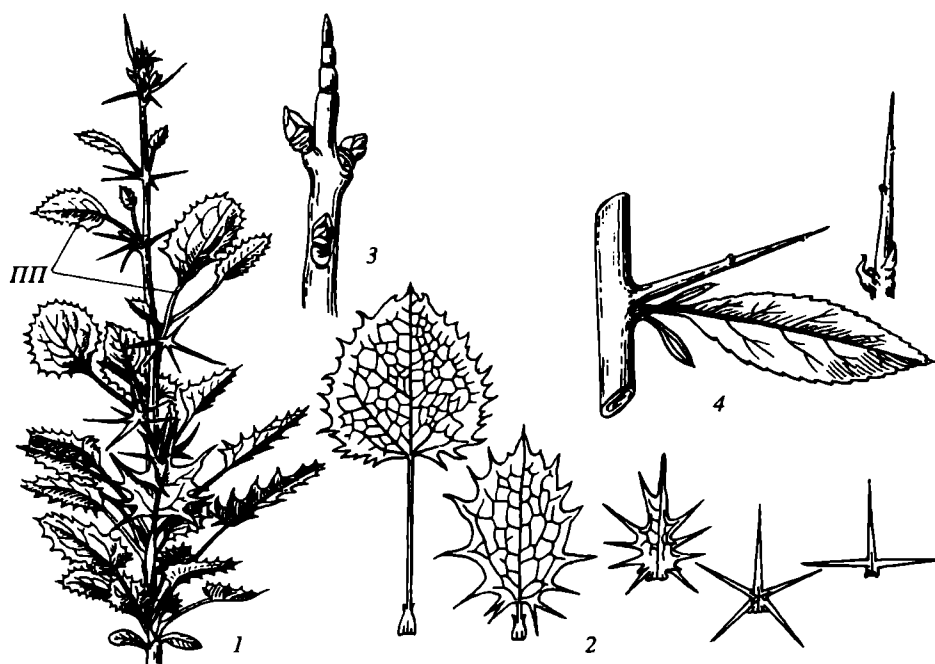


Рис. 227. Колючки разного происхождения:

1 – побег барбариса с листовыми колючками; 2 – переходы от листа к колючке у барбариса; 3 – побеговая колючка дикой груши; 4 – побеговые колючки боярышника; ПП – пазушные побеги

(см. рис. 176, поз. 2) мощные разветвленные колючки образуются на стволах из спящих почек.

Образование колючек любого происхождения, как правило, есть результат приспособления растений к недостатку влаги, постоянному или временному. Влияние фактора влажности хорошо доказывается экспериментально. При выращивании многих колючих растений в искусственной влажной атмосфере они утрачивают колючки: вместо стеблевых колючек вырастают нормальные облиственные побеги (например, у дрока английского, рис. 228), т.е. у растения проявляются признаки предковой формы.

Как видно из описанных примеров, приспособление к недостатку влаги очень часто выражается в ранней утрате, метаморфозе, редукции листьев, теряющих основную функцию фотосинтеза. Это компенсируется тем, что роль ассимилирующего органа берет на себя стебель. Иногда такой ассимилирующий стебель безлистного (афильного) побега остается внешне неизменным. Так, у испанского дрока (*Spartium junceum*), колючки верблюжьей (*Alhagi camelorum*) прутьевидные зеленые стебли функционируют в самое жаркое время года, после раннего опадения листьев. Впрочем, недоразвитие листьев и передача функции фотосинтеза зеленым стеблям

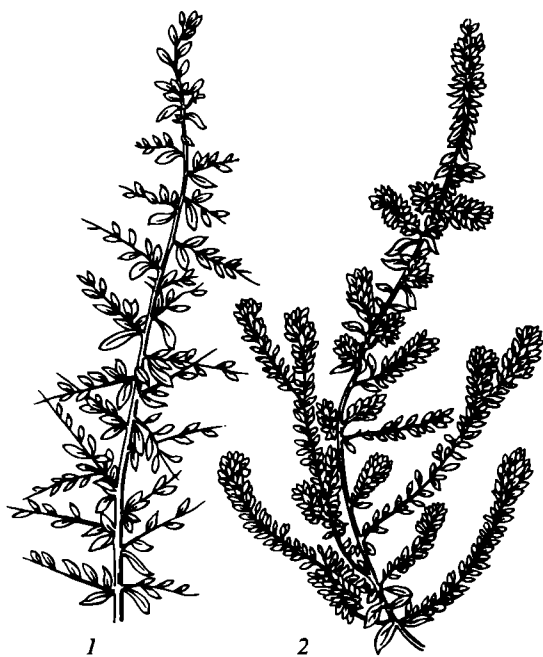


Рис. 228. Колючки дрока английского (*Genista anglica*):

1 — в обычных условиях; 2 — превратившиеся в нормальные побеги в условиях влажной атмосферы

наблюдаются не только у растений сухих климатов; это явление встречается у некоторых водных, болотных, прибрежных растений — ситников, хвощей, камыша озерного.

Дальнейший шаг в указанной смене функций — формирование таких метаморфизированных органов, как *филлокладии* и *кладодии* (греч. *phyllon* — лист и *clados* — ветвь). Это уплощенные листовидные стебли или целые побеги. Наиболее обычный пример — иглица (рис. 229, поз. 1). Два вида этого рода — *R. aculeatus* и *R. hypophylla* — растут в Крыму и на Кавказе, иногда культивируются в комнатах и широко используются в качестве декоративной зелени и зимних букетов. На побегах иглицы, в пазухах чешуевидных листьев, развиваются плоские листовидные филлокладии, топографически соответствующие целому пазушному побегу и имеющие ограниченный рост (подобно листу). На филлокла-

диях, в свою очередь, образуются чешуевидные листья и соцветия, чего никогда не бывает на нормальных листьях. Такое же явление свойственно видам большого тропического рода филлантус (*Phyllanthus*) из семейства молочайных. (Название филлантус происходит от греч. слов *phyllon* — лист и *anthos* — цветок, т.е. отражает своеобразное положение цветков на «листьях», которые на самом деле являются метаморфизированными побегами.)

Близкородственный иглицам род спаржа (*Asparagus*) характеризуется мелкими, иногда игольчатыми филлокладиями, сидящими в пазухах чешуевидных листьев основного скелетного побега.

Уплощенные зеленые стебли довольно жесткой консистенции функционально заменяют собой листья, в целом же способствуют уменьшению испаряющей поверхности. Как видим, и здесь подтверждается общее правило: метаморфизируются не листья или стебли отдельно, а весь побег, чаще же их система. Скелетные побеги у упомянутых растений имеют обычные цилиндрические стебли и редуцированные чешуевидные листья, а боковые побеги специализированы в качестве ассимилирующих органов и резко отличаются от главного; в составе самого филлокладия очень трудно

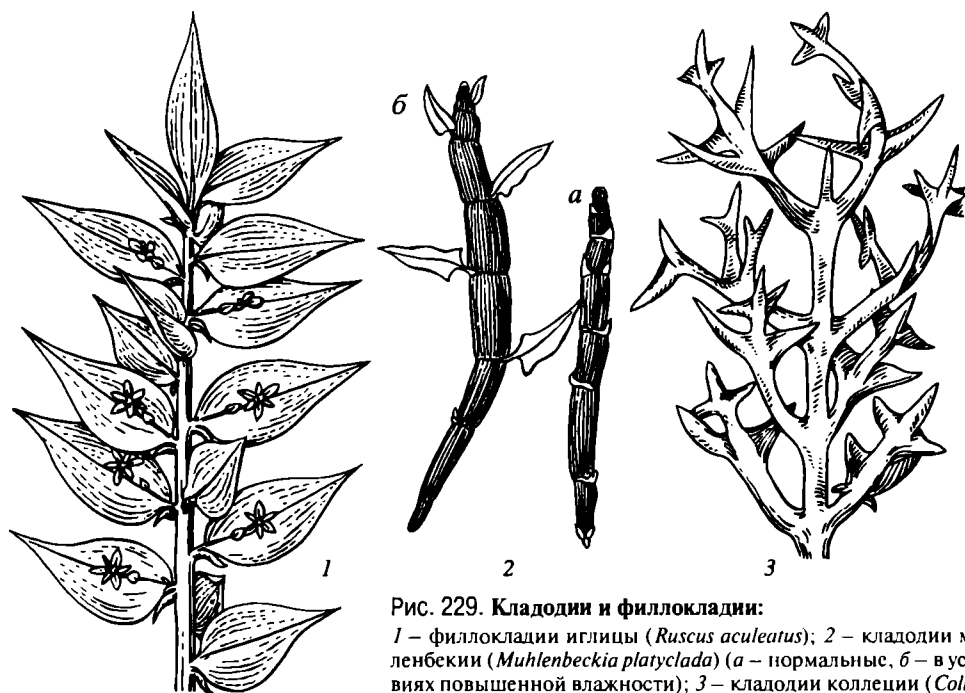


Рис. 229. Кладодии и филлокладии:

1 — филлокладии иглицы (*Ruscus aculeatus*); 2 — кладодии мюленбекии (*Muhlenbeckia platyclada*) (а — нормальные, б — в условиях повышенной влажности); 3 — кладодии коллеции (*Colletia cruciata*)

четко различить собственно стеблевую и собственно листовую часть, что породило несколько противоречивых гипотез о происхождении этих органов.

Кладодиями, в отличие от филлокладиев, часто называют уплощенные стебли, сохраняющие способность к длительному росту. Они встречаются, например, у австралийских мюленбекии (рис. 229, поз. 2). Уплощенные безлистные зеленые ветви с колючками на концах, т.е. кладодии, образуются у мексиканского кустарника коллеции (рис. 229, поз. 3).

Для многих растений-лиан характерно видоизменение листьев или их частей, а иногда целых побегов в *усики*, которые обладают способностью в процессе длительного верхушечного роста закручиваться вокруг опоры (других растений, изгородей, камней и прочих твердых предметов). Стебель у лиан обычно тонкий и слабый, неспособный самостоятельно сохранять вертикальное положение.

У многих бобовых с перистосложными листьями в усики превращается верхняя часть листа (рахис и несколько листочков, например у гороха, горошков, рис. 230, поз. 1). У видов чины, например у *L. arhaca* (рис. 230, поз. 2), вся листовая пластинка превращена в разветвленный усик, а фотосинтезирующую функцию берут на себя крупные зеленые прилистники. В других случаях в усики превращаются прилистники при сохранении нормальной листовой пластинки (сассапариль — *Smilax excelsa*, в лесах Кавказа). Очень характерные усики листового происхождения формируются



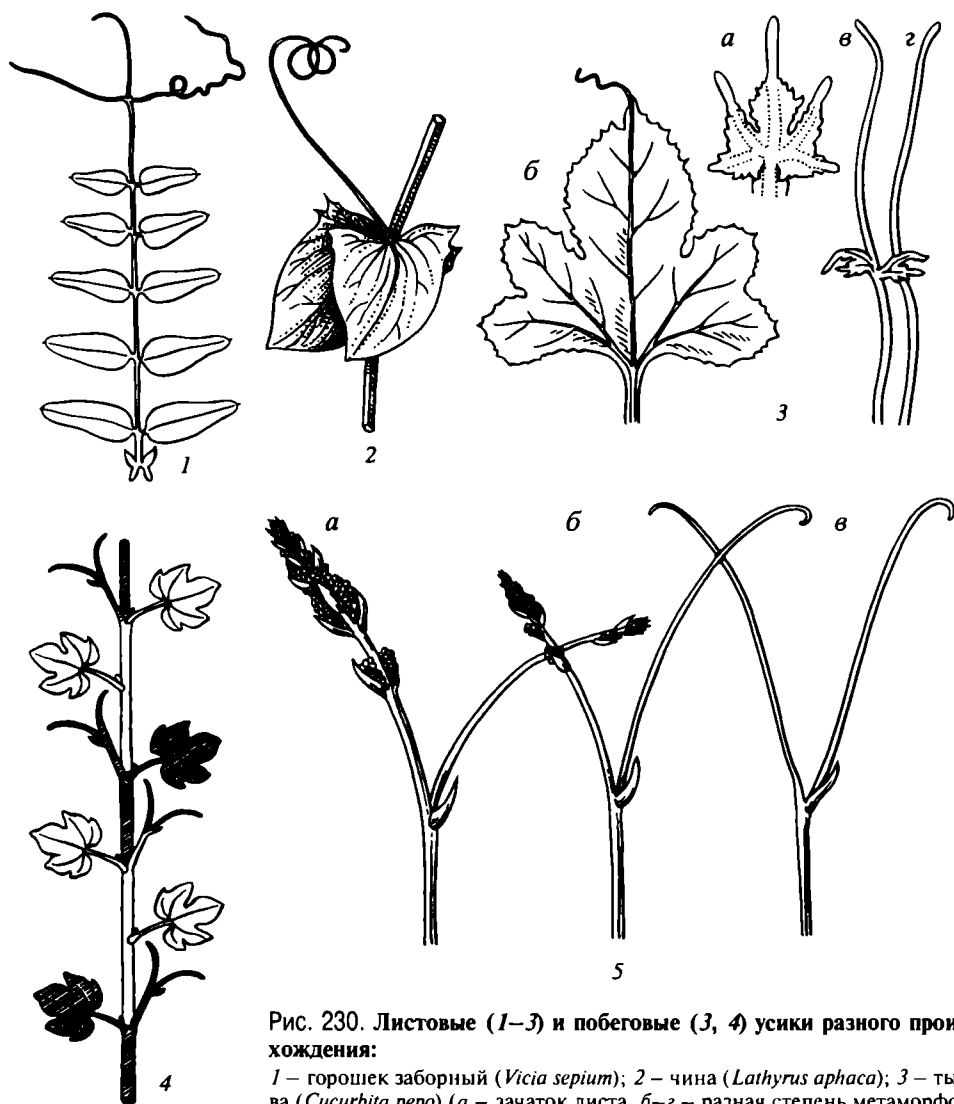


Рис. 230. Листовые (1–3) и побеговые (3, 4) усики разного происхождения:

1 – горошек заборный (*Vicia sepium*); 2 – чина (*Lathyrus aphaca*); 3 – тыква (*Cucurbita pepo*) (а – зачаток листа, б–г – разная степень метаморфоза листа в усики); 4 – схема симподиального нарастания побегов винограда (усики на концах побегов последовательных порядков); 5 – виноград (*Vitis vinifera*) (а–г – разная степень метаморфоза соцветия в усики)

у тыквенных, причем можно видеть все переходы от нормальных листьев к полностью метаморфизированным (рис. 230, поз. 3). Усики побегового происхождения можно наблюдать у разных видов винограда (рис. 230, поз. 4, 5), дикого и культурного, у пассифлоры и ряда других растений.

**Пластичность органов растений и теория метаморфоза.** Все описанные видоизменения побегов и их частей иллюстрируют широкие потенциальные возможности варьирования основных органов и их приспособительную пластичность, основанную на их потенциальной полифункциональности. При этом, как мы неоднократно подчеркивали, видоизменения листьев и стеблей, а иногда и почек обычно идут параллельно и тесно скоррелированы между собой. Нередко метаморфоз захватывает целую систему побегов, что связано с разделением функций и специализацией побегов разных порядков (кактусы, побеги с филлокладиями и т.п.).

Один из самых изменчивых органов растения — лист. Мы описывали превращение листьев в чешуи, колючки, усики, отмечали широкое варьирование форм зеленых листьев, гетерофиллию, листовые серии, отражающие возрастные изменения в пределах побега, наличие трех формаций листьев — низовых, срединных и верховых. Именно факт закономерной смены форм листьев на одном побеге и послужил основой для разработки *теории метаморфоза растений* великим поэтом, философом и ученым И. В. Гёте (1790).

В понимании Гёте, правильный метаморфоз — это и есть постепенное закономерное изменение форм листьев от семядолей до прицветников и далее до частей цветка в ходе развития одного побега от прорастания до кульминационного пункта — образования органов полового размножения. При этом один и тот же боковой орган — «лист» в самом широком смысле (или «филлом», по более поздней терминологии) — принимает разные облики, метаморфозизируется. Таким образом, по теории Гёте, все видоизменения форм листьев на побеге следует считать проявлением метаморфоза. Иными словами, метаморфоз — это проявление всех потенциальных возможностей морфогенеза листа в ходе индивидуального развития растения.

С понятием метаморфоза неразрывно связано понятие о *гомологичных органах* (термин введен позднее), т.е. органах, имеющих одинаковое происхождение и расположение, но различных по форме и функциям (см. подразд. 1.3). Все листовые органы, заложившиеся в виде боковых буторков на конусе нарастания побега, гомологичны независимо от того, как они будут выглядеть во взрослом состоянии.

Строго определенный способ и место заложения, ход онтогенеза, пространственные отношения с другими органами — критерии, по которым определяют гомологичные органы. Этими критериями пользуются очень широко, особенно после классических работ немецких морфологов середины XIX в. (А. Брауна, Т. Ирмиша и др.), для выявления «морфологической природы» органов растений, иногда метаморфозированных до полной неузнаваемости. На ранних стадиях развития зачатки чешуи или усики 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 сидят на стебле в определенном порядке, соответствующем филлотаксису, и имеют в пазухах почки, то можно с уверенностью говорить о листовой природе этих колючек; наоборот, если колючка сидит сама 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

метаморфизированных органов (филлокладии, семенные чешуи хвойных и др.).

Гёте, строя теорию метаморфоза, имел в виду только различные возможности уплощения листовых зачатков в ходе онтогенеза побега, включая и формирование частей цветка, как непосредственного продолжения вегетативной части побега. В дальнейшем проблема метаморфоза получила и эволюционное освещение. В новой интерпретации метаморфизированными условились считать органы, *достаточно резко уклонившиеся от типичной исходной формы* в связи с существенным изменением функций в ходе *приспособительной эволюции*. Например, образование чешуй, колючек, усиков — результат метаморфоза, вызванного определенными внешними факторами в ходе эволюции какой-либо систематической группы растений (филогенеза). Это особенно доказательно, если среди ближайших родственников вида с метаморфизированными органами есть такие, у которых на месте колючек и усиков обнаруживаются обычные зеленые листья, а также если сохраняется способность возврата (реметаморфоза) к нормальному облику органов в более благоприятных условиях (см. рис. 228).

Интерпретация «листовой природы» частей цветка, понятная с онтогенетической точки зрения (по Гёте), в эволюционном освещении становится очень сложной, так как нельзя считать тычинки и плодолистики непосредственными производными *вегетативных* листьев предковых форм (подробнее см. подразд. 4.2).

**Процесс метаморфоза в онтогенезе и филогенезе.** Как видно из ряда приведенных примеров, преобразование и смена функций органа могут происходить на наших глазах в ходе онтогенеза особи или отдельного побега. Так, у дикой груши колючка проходит стадии почки, укороченного облиственного ассимилирующего побега и, наконец, собственно колючки. У лука репчатого листовая зачаток становится зеленым ассимилирующим листом, который только к концу жизни, теряя пластинку, превращается в луковичную чешую, представленную накопившим запасы и разросшимся листовым влагалищем. Но очень часто мы говорим о метаморфозе лишь в фигуральном смысле, имея в виду возможность превращения исходного органа в метаморфизированный где-то в отдаленном прошлом, на определенном этапе эволюции родственной группы растений. В онтогенезе особи мы при этом никакого фактического *превращения* не наблюдаем, а видим лишь своеобразный ход развития (морфогенеза) того или иного органа. Усик винограда сразу закладывается как усик, и лишь его полная гомология с соцветием заставляет предполагать, что в ходе приспособительной эволюции какая-то предковая форма, не имевшая усиков, осваивая лазящий образ жизни в условиях резкого недостатка света, потеряла способность образовывать соцветия на сильно затененных нижних участках скелетных осей; вместо этого этиолированные кончики побегов стали дольше сохранять способность к росту и обвивать опору. Разумеется, все это должно было быть следствием перестройки генетического аппарата предковой формы и закрепилось как наследственный признак в ходе естественного отбора. Подобное явление могло быть и во многих других случаях.

### СТРУКТУРА РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ И РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

---

---

#### 4.1 ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

##### 4.1.1 Общие сведения

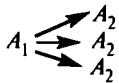
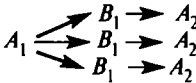
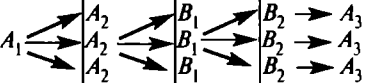

**Воспроизведение, размножение и пути морфогенеза.** Каждый организм, в том числе и растение, имеет способность к *воспроизведению себе подобных*, чем и обеспечивается существование вида в пространстве и во времени, иногда очень длительное. При потере способности к воспроизведению виды вымирают, что неоднократно происходило в ходе эволюции растительного мира.

Воспроизведение себе подобных возможно благодаря общей способности организмов *производить потомство*. Однако не всегда непосредственные потомки подобны родительским особям. Например, из спор папоротника вырастает многочисленное потомство, представленное миниатюрными *заростками (гаметофитами)*, непохожими на материнское спороносное растение (спорофит). На заростке, в свою очередь, возникает непохожее на него растение – спорофит, обычно в единственном числе.

Таким образом растения могут воспроизводить себя в одной и той же фазе жизненного цикла (спорофит от спорофита, гаметофит от гаметофита) или через поколение в противоположной фазе, как у папоротников (гаметофит от спорофита, спорофит от гаметофита). Первый тип воспроизведения крупный итальянский ученый Е. Баталья (1963) назвал *гомофазным* (от лат. homo – равный, одинаково), второй *гетерофазным* (от лат. heteros – другой) (табл. 2). В жизненном цикле ряда растений гомо- и гетерофазное воспроизведение чередуются. Например, спорофиты некоторых папоротников размножаются вегетативно корневищами, листьями, корнями, т.е. происходит гомофазное воспроизведение (спорофит от спорофита). Гаметофиты тоже могут размножаться вегетативно. Иными словами в обеих фазах жизненного цикла может наблюдаться клонирование (см. табл. 2). Однако в целом морфогенез и воспроизведение папоротников идут по гетерофазному типу.

Если образование потомства приводит к *увеличению числа особей* данного вида, то этот процесс представляет собой *размножение*. Чаще всего именно так и бывает. С помощью размножения вид не только поддерживает свое существование, но и расселяется, захватывая новые участки пространства. Потенциальные способности к размножению у растений очень велики. Однако образование потомства не всегда ведет

Таблица 2. Размножение, воспроизведение и система репродукции у растений

Соотношения воспроизведения и размножения	Система репродукции		
	Гомофазная	Гетерофазная	Чередование гомофазной и гетерофазной
Воспроизведение сочетается с размножением			
Размножение отсутствует, имеется только воспроизведение			

*Примечание.* В таблице приняты следующие обозначения:  $A_{1,2,3}$  – спорофиты соответственно первого, второго и третьего поколений;  $B_{1,2,3}$  – гаметофиты соответственно первого, второго и третьего поколений;  $\lambda_1$ ,  $\bar{\lambda}_1$  отмершие растения. Вертикальная скобка означает клонирование (гомофазное размножение) при гетерофазном воспроизведении.

к размножению. Размножения не будет, если число дочерних особей равно числу родительских или меньше его; при этом потомки сразу же *замещают* родителей, практически не сосуществуя с ними во времени.

Так, при образовании единственного спорофита на заростке папоротника общее число особей практически не увеличивается, так как заросток очень скоро отмирает, а спорофит остается *вместо него*. У некоторых одноклеточных водорослей при половом воспроизведении две родительские клетки сливаются, образуя зиготу, и перестают существовать, как таковые. После деления зиготы остаются две дочерние особи (*вместо двух родительских*).

В табл. 2 представлены разные пути образования потомства у растений и соотношение понятий воспроизведение, размножение, система репродукции.

**Типы размножения растений.** Новые особи могут образоваться от родительских *бесполом* путем, т.е. без участия гамет и полового процесса, и *половым* путем, когда образованию дочерних особей обязательно предшествует половой процесс. При *размножении бесполом способом* родительская особь или разделяется на более или менее равные части (деление одноклеточных водорослей, партикуляция у многолетних трав, см. подразд. 3.3.4.8), или отделяет от себя мелкие *зачатки* дочерних особей (почек, клубеньков), способные развиваться в самостоятельные растения (т.е. происходит вегетативное размножение). Разделение вегетативного тела или отделение от него вегетативных же зачатков, например почек, клубеньков, – это *вегетативное размножение*. При этом генотип потомства остается в принципе неизменным и каждый потомок полностью воспроизводит материнское растение. Иногда же в качестве зачатков отделяются специализированные клетки, называемые *спорами* (греч. *spora* – посев, сеяние) и тогда говорят о бесполом размножении в узком смысле. Однако у высших

растений споры образуются в результате мейоза и имеют редуцированное (уменьшенное вдвое) число хромосом. Такие споры называют мейотическими, или мейоспорами, они представляют собой важный этап размножения половым путем. Размножение мейоспорами поэтому нельзя относить к бесполому, хотя это практикуется в некоторых учебниках ботаники.

При размножении половым путем генотип дочерних особей может изменяться и обогащаться за счет различных рекомбинаций индивидуальных признаков родителей.

#### 4.1.2 Вегетативное размножение растений

**Общая характеристика вегетативного размножения.** *Вегетативное размножение — это увеличение числа особей данного вида или сорта посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела растения.* Каждая отделившаяся часть живет какое-то время самостоятельно и, как правило, образует новые органы, нередко недостающие (на отделившемся побеге образуются корни, на частях корня — побеги). Таким образом, при вегетативном размножении обычна и типична *регенерация* — восстановление целого из части. Впрочем, довольно часто все необходимые органы создаются у будущей самостоятельной особи еще до отделения ее от материнской (например, новые розеточные побеги с придаточными корнями на концах усов земляники).

Бывает и обратное. При так называемом *старческом распаде* особи у отделившихся частей новообразований не происходит совсем и части клона скоро отмирают, так как имеют пониженную жизнеспособность. Хотя при этом формально число особей увеличивается, однако многие не считают возможным называть это вегетативным размножением.

Способность к вегетативному размножению весьма характерна для растений на всех уровнях организации, в отличие от животных, где подобная форма размножения встречается только у некоторых групп низших организмов.

Многие нитчатые и пластинчатые водоросли, талломы лишайников легко распадаются на части, каждая из которых может стать самостоятельным растением. Это наиболее примитивный способ вегетативного размножения — распад тела без каких-либо специальных органов. Так могут размножаться и некоторые цветковые растения, приспособившиеся к подводному образу жизни, например элодея, уруть, роголистник. Именно таким способом занесенная в XIX в. в Европу элодея канадская расселилась здесь в водоемах настолько широко, что заслужила народное название «водяная чума».

Как уже говорилось, совокупность новых особей, возникших из одной материнской вегетативным путем, носит название клон. В подразд. 3.3.4.8 неоднократно приводились примеры образования клонов у цветковых растений при: постепенном разрушении старых частей ветвящегося корневища; полной партикуляции каудекса и стержневого корня; распаде плотного куста; разрушении промежуточных участков

корня, давшего корневые отпрыски; образовании зачатков новых растений, иногда в виде клубней и луковиц, на концах надземных и подземных столонов. Во всех этих случаях источником регенерации служат в первую очередь почки, пазушные или придаточные; с другой стороны, успех вегетативного размножения обеспечен, лишь когда у побеговых частей хорошо выражена корнеобразовательная способность.

При образовании клона дочерние особи часто несут на себе отпечаток возрастного состояния материнского растения и находятся при отделении в том же возрастном состоянии, что и оно. Если особь дает потомство в зрелом генеративном состоянии (см. подразд. 5.4), то обычно большинство ее потомков тоже сразу зацветает и живут они еще достаточно долго. Если распадается стареющая особь, то ее потомки, быстро стареют и отмирают, уже не давая цветков и плодов. Но иногда, особенно при наличии специальных органов вегетативного размножения, происходит существенное омоложение частей клона, и особи, растущие из отделившихся луковичек или клубеньков по степени омоложенности приближаются к семенному потомству.

**Выводковые почки и вивипария.** Заслуживают особого описания так называемые «выводковые почки» – специализированные органы вегетативного размножения у некоторых папоротников и цветковых растений. Обычно термин «выводковые почки» применяют преимущественно к водорослям, лишайникам и мхам. Однако этот термин приобретает буквальный смысл только у семенных растений: их выводковые почки (зачаточные побеги) возникают из вегетативных органов в большом числе, а потом опадают подобно семенам. Этот способ размножения называют поэтому *вегетативной диаспорией* (от греч. *diaspora* – рассеивать, разбрасывать). Сходство с семенами усиливается тем, что растения, формирующиеся из опавших почек, значительно омоложены и напоминают семенные проростки. Наиболее эффектный пример – бриофиллум (*Bryophyllum daigremontianum*), растение из семейства толстянковых, довольно часто разводимое в комнатных условиях (рис. 231, поз. 1). Его зубчатые листья образуют в выемках края листа придаточные почки, которые тут же прорастают в маленькие (2–3 листа) розеточки, с 1–2 придаточными корешками. Розетки осыпаются с листьев и дают массовые всходы (нередко в соседних с растениями горшках). Подобное образование выводковых почек наблюдается на листьях некоторых росянок, на краях или жилках ваий папоротников (*Asplenium*, *Ceratopteris*), иногда разводимых в комнатах (рис. 231, поз. 2).

Выводковый побег бриофиллума имеет типичное строение – его стебли и листья не метаморфизированы, специальных запасющих органов не образуется. Иногда выводковые почки могут быть видоизменены в луковички (например, у зубянки (*Dentaria*) и некоторых лилий), которые располагаются в пазухах листьев надземного побега или в клубеньках стеблевого происхождения (как у горца живородящего, рис. 231, поз. 3, 4). На рис. 232 показаны разные варианты строения выводковых почек.

К числу специализированных органов вегетативного размножения относятся также зимующие почки некоторых водных растений – *гибернакулы* (лат. *hibernum* – зима; *hibernaculum* – зимнее помещение), например у стрелолиста (рис. 231, поз. 5), те-



Рис. 231. Выводковые и зимующие почки:

1 — *Bryophyllum*, часть побега и лист с выводковыми почками; 2 — папоротник (*Asplenium*), часть листа с выводковыми почками; 3 — горец живородящий (*Polygonum viviparum*), выводковые почки в соцветии вместо цветков; 4 — его отдельная почка; 5 — стрелолист (а — общий вид растения; б — зимующая почка с клубнем); 6 — мятлики-луковичный (*Poa bulbosa*) (а — соцветие с выводковыми почками вместо колосков; б — отдельная почка)

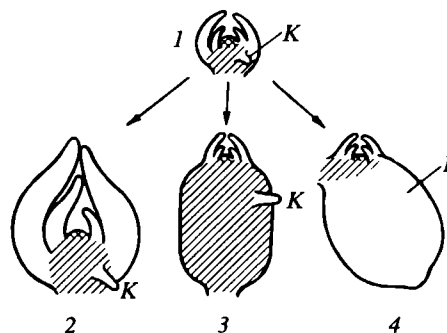


Рис. 232. Типы выводковых почек:

1 — псметаморфизированная пазушная или придаточная почка с обычным придаточным корнем; 2 — выводковая луковичка; 3 — клубенек стеблевого происхождения; 4 — клубенек корневого происхождения; К — придаточный корень. Ось побега заштрихована, меристематическая точка роста помечена в клеточку



лореза, водокраса. Осенью они отделяются от перегнивающих побегов материнских растений и зарываются в ил, а весной всплывают и дают новые растения.

У некоторых злаков в крайних условиях существования (высокогорья, засушливые области) в соцветии вместо цветков образуются выводковые почки (например, у мятлика луковичного, обычного для степей и пустынь, рис. 231, поз. 6; у высокогорного растения мятлика альпийского). Такое явление принято называть живорождением, или *вивипарией* (от лат. *vivus* – живой и *pario* – рожать), однако это вегетативная вивипария – цветок метаморфизуется в вегетативный побег, а не генеративная, выражающаяся в прорастании семян в плодах, еще висящих на материнском растении, как у мангровых (см. подробнее подразд. 3.1.2). Вегетативная вивипария имеет место также при образовании луковичек в соцветиях многих дикорастущих луков.

**Естественное и искусственное вегетативное размножение.** Большинство описанных выше в подразд. 3.3.4.8 форм вегетативного размножения относится к категории *естественного* размножения растений в природе. Оно играет колоссальную роль в захвате территории некоторыми видами и нередко выступает в качестве антагониста семенного размножения: растение переходит на вегетативное размножение, когда образование и прорастание семян почему-либо затруднены и подавлены. Примерами могут служить многие травянистые растения широколиственных и хвойных лесов (ландыш, майник, сныть). Главный фактор в этом случае – недостаток света, а также опылителей под пологом леса. Сначала эти растения разрастаются с помощью гипогенных корневищ, образуя большие заросли – куртины, все надземные побеги которых соединены под землей, и, следовательно, это пока еще одна особь. Затем наступает естественная партикуляция – это и есть начало собственно размножения.

Однако все естественные способы легко можно использовать для *искусственного* вегетативного размножения культурных и полукультурных растений, относящихся к самым различным жизненным формам. Так, многие декоративные кустарники и многолетние травы размножают делением куста, корневищами, корневыми отпрысками, лишь ускоряя естественный процесс распада более ранним разрезанием на части. Очень часто этими приемами пользуются при размножении комнатных растений (отделяют отростки). Многих представителей лилиецветных искусственно размножают луковицами и клубнелуковицами, отделяя дочерние детки от материнских (луки, чеснок, лилии, тюльпаны, гиацинты, гладиолусы и др.).

Вынужденное искусственное вегетативное размножение некоторых длиннокорневищных и корнеотпрысковых сорняков (пырей, осоты, бодяки, щавелек) происходит при обработке почвы, и избежать этого явления чрезвычайно трудно.

**Размножение растений черенками.** *Черенком* называют *отрезок* какого-либо вегетативного органа, служащий для размножения, как правило искусственного, т.е. черенок в буквальном смысле отрезают от материнского растения. Черенки могут быть стеблевые (побеговые), как у комнатной герани (*Pelargonium*), смородины, ивы, тополя, листовые, как у бегоний, корневые, как у одуванчика, иван-чая, малины. Иногда мы можем говорить о черенковании и в естественных условиях, например у элодеи, ивы ломкой, или ракиты (*Salix fragilis*), и некоторых других видов ив.

У ив при сильном ветре отламываются небольшие конечные веточки, которые, попав на влажную почву (обычно на мокрый песок), быстро укореняются и дают новые растения. Но чаще этот прием осуществляется с помощью ножа.

Некоторые растения обладают колоссальной корнеобразовательной способностью и очень легко черенкуются, в частности ивы и тополя. Для более туго укореняющихся применяют обработку черенков ростовыми веществами.

Разновидностью черенкования можно считать размножение деревьев и кустарников *отводками*. В этом случае часть побега сначала специально прижимают к почве для укоренения и, только когда оно произошло, отрезают отводок. Отводки встречаются и в природе — у некоторых хвойных (полегающие ветки-лапы ели, пихты), липы, черемухи и других пород, способных укореняться ветвями, лежащими на земле.

Черенками размножают многие плодовые и декоративные растения, древесные и травянистые, в открытом грунте и в комнатных условиях. При черенковании сохраняются все свойства сорта материнского культурного растения, что очень важно, так как при семенном размножении многие специально выведенные селекцией признаки могут быть утрачены.

**Размножение растений при помощи прививок.** Наиболее искусственным из всех способов вегетативного размножения, в природе совсем не встречающимся, является *прививка*, или *трансплантация* (лат. *transplantatio* — пересадка). Так называют пересадку части одного растения на другое, с последующим их срастанием. Прием прививки широко распространен в садоводстве как один из методов получения новых сортов или направленного изменения уже существующих (так называемый «метод ментора», предложенный И.В. Мичуриным). Но прививку применяют и для противоположной цели — *размножения уже имеющегося сорта с максимальным сохранением всех его качеств*, которые могут быть утрачены при семенном размножении. Наиболее обычный объект, размножаемый с помощью прививок, — яблоня. Ее культурные сорта, как правило, сложные гибриды, в семенном потомстве дающие расщепление признаков. Черенкованием и отводками яблоню не размножают, потому что она плохо укореняется.

Прививка обеспечивает отрезанным от материнского дерева (*привой*) черенкам или почкам (при окулировке) готовую корневую систему подвоя. *Подвоем* называют выращенные из семян молодые сеянцы (дички) специальных видов или сортов яблони — китайки, дусена, парадизки.

Черенок или почку, срезанные с частью камбия, вставляют в разрез стволика подвоя или плотно прикладывают к нему (рис. 233), причем нужно совместить камбии обоих компонентов прививки. Привой прибинтовывают к подвою и место контакта изолируют садовым варом или другими средствами, чтобы предотвратить попадание в рану микроорганизмов. Если срастание тканей прошло благополучно, установилась связь проводящих систем привоя и подвоя, то новое привитое растение развивается дальше, формируя систему побегов исключительно за счет привоя (побеги из почек, оставшихся на пеньке подвоя, обрезают). Учитывая, что в тканях корня идут важные процессы метаболизма, специфические для вида и сорта (см. подразд. 3.2.1), мы не

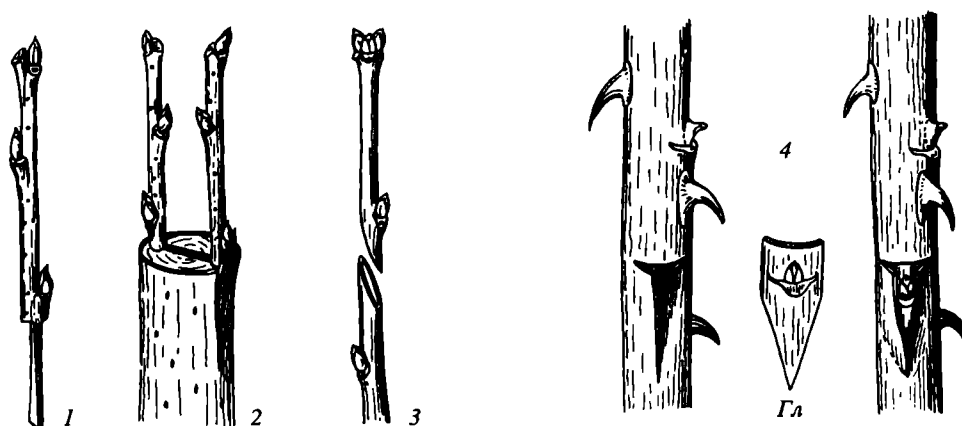


Рис. 233. Способы прививок:

1 – приготовленный для прививки черенок привоя; 2 – прививка в расщеп; 3 – копулировка; 4 – окулировка; Гл – глазок

можем сказать, что растение, полученное путем прививки, абсолютно тождественно материнскому растению привоя, однако влияние корней подвоя на побеговую систему, принадлежащую исключительно привою, обычно не настолько резко, чтобы существенно изменить облик растения и хозяйственные качества сорта.

**Клональное микроразмножение растений.** В последнее время большое значение приобретает использование приемов и методов культуры тканей и клеток высших растений для решения трудных практических задач, возникающих в растениеводстве, сельскохозяйственной генетике и селекции. Один из таких весьма эффективных и экономически выгодных приемов – *клональное микроразмножение растений в культуре in vitro* («в пробирке»).

Термином «клональное микроразмножение» называют размножение растений в культуре тканей и клеток, при котором все потомки генетически идентичны исходному экземпляру. В основе микроразмножения лежит использование уникальной способности растительной клетки реализовать присущую ей тотипотентность (см. подразд. 2.1.5) под влиянием экспериментальных воздействий и дать начало целому растительному организму.

Существуют два типа клонального микроразмножения: 1) активация развития уже существующих в растении меристем (обычно апикальных, заключенных в покоящихся почках); 2) получение организованных структур – почек или *эмбриоидов* (соматических зародышей, см. подробнее подразд. 4.2.1.10) заново, из эксплантатов – отдельных клеток и тканей, выделенных из тех или иных органов растения и длительно культивируемых на искусственных средах.

Трудности этого метода заключаются в том, что необходимо создание специализированных лабораторий со сложным оборудованием, обеспечивающим строгую стерильность всех работ, поддержание на определенных уровнях освещенности, темпе-

ратуры, влажности и фотопериода, а также особых теплиц. Тем не менее во многих случаях все это оправдывается экономически. Метод позволяет за короткий срок получать очень большое количество идеально однородного посадочного материала. Коэффициенты микроразмножения достигают  $10^5$ – $10^7$  растений в год, что в несколько тысяч раз больше, чем при использовании традиционных методов вегетативного размножения. Так, из одного растения герберы, земляники, хризантемы, розы можно получить в год свыше 1 млн растений. Клональное микроразмножение значительно ускоряет селекционный процесс, сокращая сроки получения товарной продукции новых сортов до 2–3 лет вместо 10–12. Чрезвычайно важно, что при размножении растений в культуре тканей происходит их освобождение от патогенных микроорганизмов и во многих случаях от вирусов. В процессе микроразмножения нет риска повторно заразить растения. Оздоровление посадочного материала значительно улучшает качество продукции. При микроразмножении экономятся площади теплиц, занятых под маточные растения. Рост растений в культуре тканей можно поддерживать круглый год, что важно для растений, имеющих в цикле своего развития периоды покоя. При выращивании растений с длительной ювенильной фазой можно добиться ускоренного перехода к репродуктивной фазе развития. И особенно важно то, что методом культуры тканей удастся размножать такие растения, которые с трудом или совсем не размножаются вегетативно. К ним относятся, в частности, некоторые экзотические лекарственные и декоративные растения.

#### 4.1.3 Размножение растений спорами, половой процесс и циклы воспроизведения

**Спороношение у растений. Споры и спорангии.** Спорами размножается большинство водорослей и грибов, а также мохо- и папоротникообразные. Последние называют *высшими споровыми растениями*, в отличие от *семенных* (голосеменных и цветковых), размножающихся семенами. Формирование спор на растении называют *спороношением*.

Споры – это специализированные клетки, возникающие путем митоза или мейоза. В первом случае их называют *митоспорами*. Они встречаются только у водорослей. Второй вариант более универсален – это *мейоспоры*. У высших растений представлены только *мейоспоры*. Споры формируются внутри специального органа – *спорангия*. У водорослей и грибов спорангием служит *одна клетка*; содержимое ее делится, и формируются споры, которые выходят наружу при вскрывании клеточной оболочки спорангия (рис. 234, поз. 1, 4).

У папоротнико- и мохообразных спорангий представляет собой *многоклеточный орган* с одно- или многослойной стенкой (рис. 234, поз. 2, 3). Внутри молодого спорангия формируется *спорогенная ткань* (иногда одна клетка), из которой в дальнейшем путем мейоза образуются мейоспоры.

Споры низших растений, обитающих в воде, как правило, имеют жгутики, с помощью которых они передвигаются в воде. Это *зооспоры* (греч. зоон – животное; на-

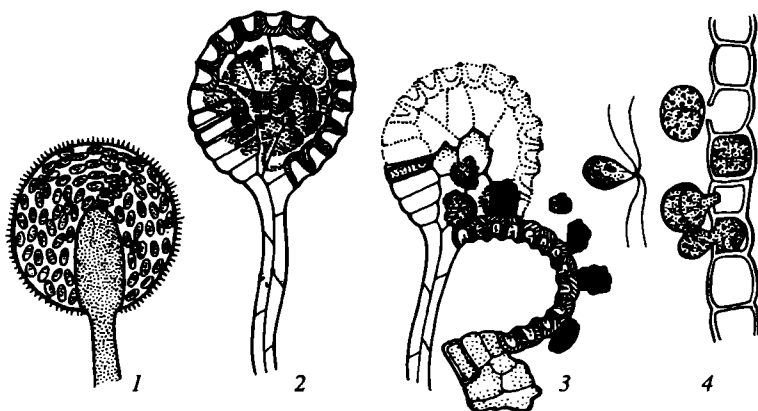


Рис. 234. Спороношение у растений:

1 — одноклеточный спорангий (Мисор); 2 — многоклеточный спорангий папоротника; 3 — его споры, выпадающие из вскрывшегося спорангия; 4 — зооспорангии и зооспоры водоросли *Ulothrix*

звание дано за способность споры к самостоятельному движению). Полисахаридная твердая оболочка у них отсутствует. Споры наземных растений обычно не имеют органов движения, они разносятся ветром и защищены от высыхания твердой клеточной оболочкой. У высших споровых эта оболочка двойная (см. рис. 234, поз. 3).

**Половой процесс у растений.** Половой процесс в типичной форме заключается в слиянии (копуляции) двух половых клеток — гамет — и образовании зиготы. При этом сливаются цитоплазма и ядра гамет, однако хромосомы слившихся ядер сохраняют свою индивидуальность, и ядро зиготы содержит удвоенный (диплоидный) набор хромосом по сравнению с одинарным (гаплоидным) набором в ядрах гамет. Таким образом, слияние ядер — наиболее важный этап полового процесса, иначе называемого *оплодотворением*. В диплоидном наборе хромосом ядра зиготы объединяется наследственный материал двух генетически нетождественных родителей. В этом состоит биологическая роль полового процесса, обеспечивающего появление потомства генетически более разнообразного по сравнению с вегетативным, объединяющего и варьирующего сочетание признаков материнского и отцовского организмов (бипатернтальное наследование; англ. bi — двух и parent — родитель).

Как видим, при половом процессе из двух клеток (гамет) получается одна (зигота), т.е. происходит *уменьшение* числа клеток, и нельзя говорить о размножении. Таким образом, термины «половой процесс» (слияние гамет) и «половое размножение» (увеличение числа особей данного вида за счет новых особей, возникших в результате полового процесса) никак нельзя считать синонимами. Множественность полового потомства обеспечивается, как правило, множественностью гамет. Новые особи образуются либо непосредственно из зигот, либо из их производных.

У растений бывают различные типы гамет, в соответствии с этим различаются и *типы полового процесса*. В простейшем случае у некоторых одноклеточных водорос-

лей, лишенных твердой оболочки (например, у *Dunaliella*), могут сливаться не специализированные гаметы, а целые одноклеточные организмы, выступающие на определенном этапе жизни в роли гамет. Такой половой процесс носит название *хологамии* (греч. *holos* — целый и *gameo* — вступать в брак). Обе сливающиеся клетки внешне друг от друга не отличаются.

У большинства растений формируются специализированные гаметы в особых органах — *гаметангиях*. У низших растений гаметангии, как и спорангии, представлены одной клеткой, содержимое которой делится и дает гаметы. У высших растений и мохообразных гаметангии, как и спорангии, многоклеточны. Гаметы всегда голые (не имеют твердой оболочки) и часто бывают снабжены жгутиками.

Иногда все гаметы совершенно одинаковы по форме и размерам; попарное их слияние основано лишь на физиологических различиях, поэтому такие гаметы обозначают как плюс- и минус-гаметы, а половой процесс такого типа называют *изогамным* (греч. *iso* — равный). Изогамия встречается у водорослей (например, у *Ulothrix*, рис. 235, поз. 1, см. также рис. 1) и очень немногих грибов. Плюс- и минус-гаметы выходят в воду и свободно передвигаются с помощью жгутиков. У некоторых водорослей и грибов подвижные гаметы различаются по размерам (рис. 235, поз. 2) — это *гетерогамный* (греч. *heteros* — различный, иной) половой процесс. У многих низших и у всех высших растений половой процесс *оогамный* (греч. *oop* — яйцо). При этом одна из гамет совершенно неподвижна, лишена жгутиков, имеет крупные размеры и большой запас питательных веществ; ее называют *яйцеклеткой*, или *женской гаметой*. Вторая гамета, маленькая, подвижная, со жгутиками, состоит из крупного ядра и очень небольшого количества цитоплазмы — это *мужская гамета* (рис. 235, поз. 3), или *сперматозоид* (греч. *sperma* — семя). У большинства семенных растений мужские гаметы в процессе эволюции утратили жгутики и носят специальное название — *спермии*.

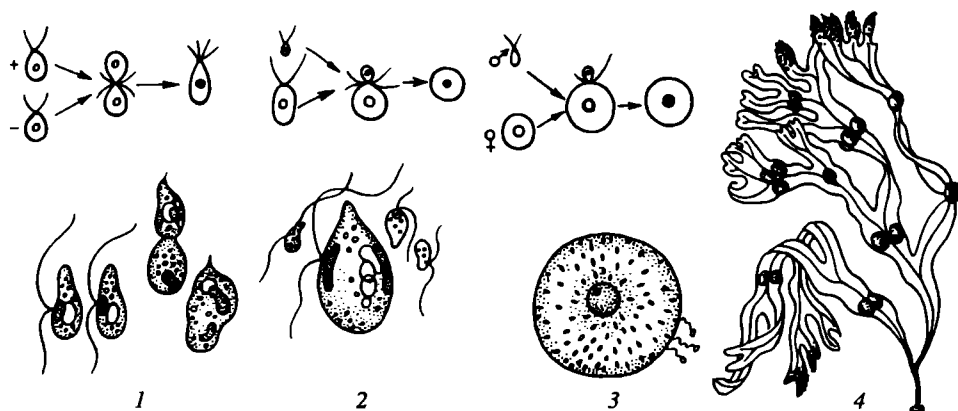


Рис. 235. Типы полового процесса:

1 — изогамия; 2 — гетерогамия; 3 — оогамия; верхний ряд — схема, нижний ряд — те же типы у разных видов бурых водорослей; 4 — общий вид *Fucus serratus* (оогамное растение)

Гаметангии, в которых образуются яйцеклетки, у низших растений называют *оогониями* (греч. oon – яйцо и gono – рожать, производить), а у высших – *архегониями* (греч. archegonos – первоначальный, служащий первоисточником). Мужские гаметангии у обеих групп растений называют *антеридиями* (греч. antheros – цветущий. Название дано, вероятно, по аналогии с пыльником цветка, называемым по латыни «антера» и содержащим пыльцу, дающую впоследствии мужские гаметы).

Биологическое значение оогамии как эволюционно наиболее развитого типа полового процесса заключается в следующем.

1. Крупные размеры яйцеклетки обеспечивают зиготе запас питательных веществ для ее дальнейшего развития.
2. Неподвижность яйцеклетки создает предпосылки для внутреннего оплодотворения и лучшей защиты зиготы, что особенно важно в условиях наземной жизни и получило наибольшее развитие у высших растений.
3. Увеличение числа мужских гамет повышает эффективность полового процесса, а уменьшение их размеров обеспечивает возможность передвижения в очень тонких пленках воды в наземных условиях.

Помимо перечисленных типов полового процесса, представляющих варианты гаметогамии (слияния гамет), существуют и другие, иногда очень сложные, о которых речь будет идти в курсе систематики низших растений и грибов.

**Чередование ядерных фаз.** Так как при половом процессе число хромосом в ядре зиготы удваивается, то у всех организмов, размножающихся половым путем, в ходе их развития происходит процесс, противоположный половому, который предотвращает прогрессирующее удвоение числа хромосом в ряду последовательных поколений. Этот процесс – мейоз (редукционное деление), в результате которого образуются клетки с одинарным (гаплоидным) набором хромосом в ядре. Оплодотворение и мейоз тесно связаны между собой и фактически представляют две стороны полового процесса.

У разных групп растений мейоз происходит в разные моменты их жизни. В отличие от высших животных и человека, где мейоз наблюдается непосредственно перед образованием гамет, растения дают целую гамму вариантов смены ядерных фаз.

Случай, соответствующий порядку смены ядерных фаз у высших животных, у растений встречается, но очень редко. Например, у бурой водоросли фукус (рис. 235, поз. 4) каждая особь – *диплобионт* (греч. diplo – двойной, удвоенный и biont – живое существо) состоит из клеток с диплоидным набором хромосом. У половозрелых особей образуются оогонии и антеридии, в которых перед образованием гамет происходит мейоз. Возникшие яйцеклетки и сперматозоиды гаплоидны. После оплодотворения (в воде) диплоидные зиготы одеваются оболочкой и дают начало новым диплобионтам фукуса. Любая особь фукуса в любой момент ее жизни представляет *диплофазу*. Гаплоидная фаза (*гаплофаза*) ограничена у фукуса только временем существования гамет. Границы ядерных фаз – моменты образования гамет и оплодотворения.

У низших растений распространен другой, противоположный вариант смены ядерных фаз, который можно продемонстрировать на зеленой нитчатой водоросли

*Ulothrix* (см. рис. 1). Каждая особь улотрикса — *гаплобионт* (греч. haplos — один, оди-ночный), т.е. все ее клетки имеют в ядре гаплоидный набор хромосом. У половозре-лых особей в каждой клетке их тела в результате *митоза* (а не мейоза, так как клетки уже гаплоидны!) могут возникать изогаметы (специализированных гаметангиев у улотрикса нет). Гаметы выходят в воду и попарно сливаются. Диплоидная зигота по-крывается оболочкой и после некоторого периода покоя делится посредством *мейоза*. Четыре гаплоидные клетки, возникающие при этом, — типичные *мейоспоры*. Таким образом, у улотрикса зигота не дает сразу начало новой особи, как у фукуса. Воспро-изведение осуществляется посредством *мейоспор*, благодаря чему из одной зиготы (значит, в результате одного оплодотворения) образуется не *одна* (диплоидная), а *четыре* (гаплоидные) особи. Это способствует более эффективному размножению вида. Кроме мейоспор, у улотрикса бывают митоспоры, формирующиеся непосред-ственно в клетках его тела, которые, таким образом, выступают в роли спорангиев. Как и у фукуса, у улотрикса происходит смена ядерных фаз. Переход из гаплофазы в диплофазу совершается в момент оплодотворения, но *переход из диплофазы в гаплофазу* — не при образовании гамет, как у фукуса, а *при образовании мейоспор*. Диплофаза здесь представлена только зиготой, все последовательные поколения особей улотрикса — только гаплобионты, диплобионтов у него нет.

**Чередование поколений.** У многих низших и у всех высших растений чередование гаплофазы и диплофазы связано с более сложным процессом *чередования поколений гаплобионтов и диплобионтов*. В таких случаях каждое последующее поколение осо-бей отличается от предыдущего числом хромосом и нередко внешним видом и разме-рами. Наиболее известный классический пример такого чередования поколений — у папоротникообразных. Рассмотрим его у обычного лесного папоротника — щитовни-ка мужского (рис. 236).

Растение папоротника — диплобионт. На его листьях (вайях) образуются *группы спорангиев — сорусы* (рис. 236, поз. 2). Спороносные листья называют *спорофиллами*.

Спорангий образуется как меристематический бугорок на нижней поверхности спорофилла. Его наружные клетки оформляются как стенка спорангия, а внутренняя клетка, делясь, образует *археспориальную* (греч. archē — первоначальный, дающий на-чало) ткань. Одни клетки этой ткани дают так называемый *выстилающий слой* или *тапетум* (греч. tapetos — ковер, покрывало); другие после ряда митотических делений — *спорогенную ткань*. Клетки последней — это *материнские клетки спор*. Они делятся путем *мейоза*; возникают тетрады гаплоидных *мейоспор*. При созревании спор клетки тапетума разъединяются, иногда еще делятся, обеспечивая питание спор и формиро-вание их наружной оболочки; затем тапетум полностью разрушается. Созревшие споры покрыты двойной оболочкой. Наружная — экзина — толстая, бугорчатая, со-стоящая из *спорополленинов* (греч. spora и лат. pollen — пыль; имеется в виду пыльца цветковых, которая тоже покрыта оболочкой из спорополленинов). Она хорошо защи-щает содержимое споры от высыхания. При вскрывании спорангия (рис. 236, поз. 3) споры высыпаются и разносятся токами воздуха. Таким образом, мейоспоры папо-ротника служат для *размножения и расселения*. Растение, *производящее спорангии и*



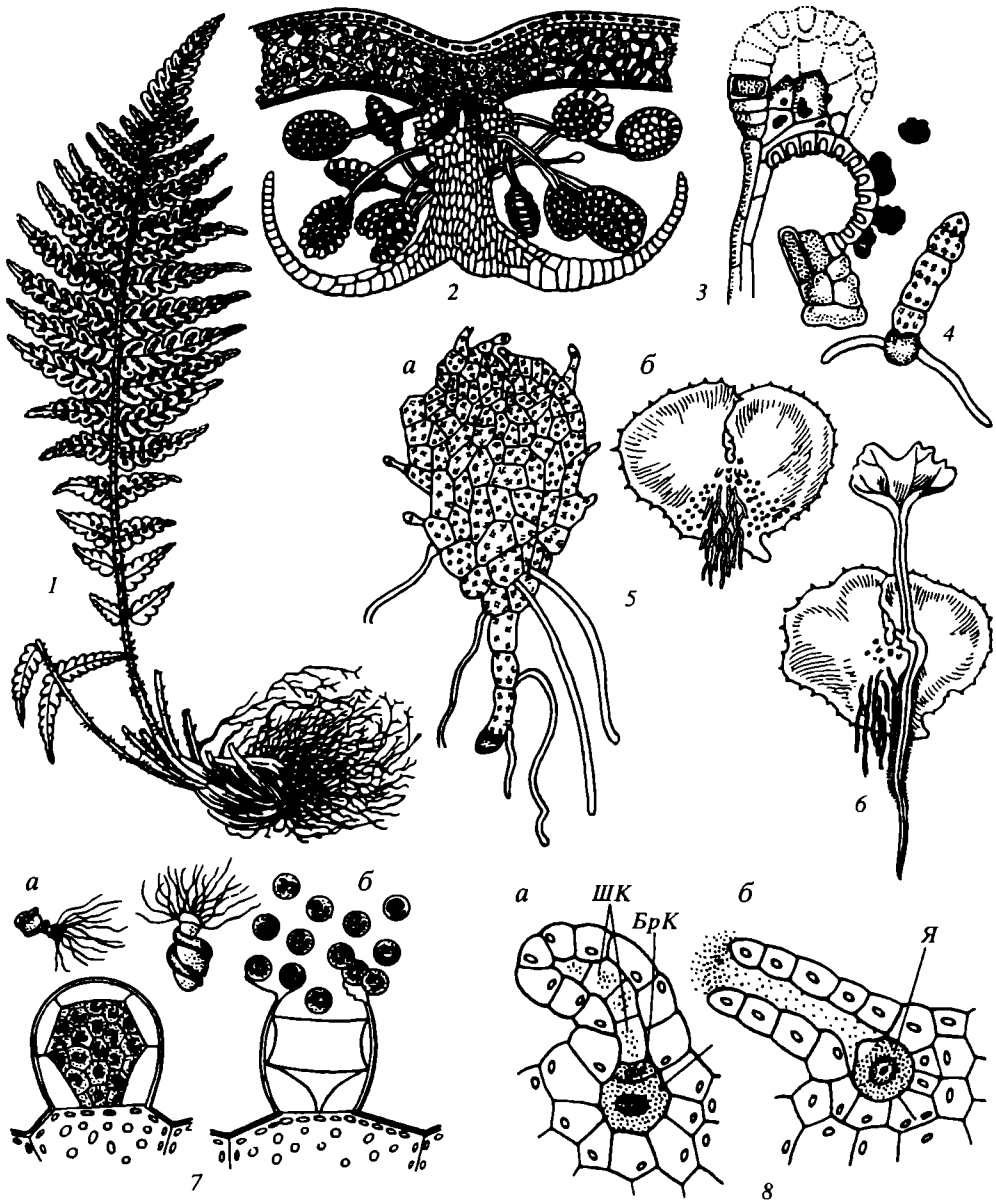


Рис. 236. Органы размножения у папоротника (*Dryopteris filix mas*):

1 – общий вид спорофита; 2 – сорус спорангиев; 3 – вскрывшийся спорангий; 4 – прорастание споры; 5 – заросток (а – молодой; б – сформированный); 6 – развивающийся спорофит; 7 – антеридий (а – молодой; б – со сперматозоидами); 8 – архегоний (а – молодой; б – зрелый); Я – яйцеклетка; БрК – брюшная канальцевая клетка; ШК – шейковые канальцевые клетки

*мейоспоры*, называют *спорофитом* (греч. *phyton* — растение; *sporophyt* — спороносное растение) или бесполом поколением, так как образованию спор не предшествуют образование и слияние гамет. Однако, как уже отмечено, а также в подразд. 4.1.1, мейоз — важный этап полового процесса, а потому растение, образующее мейоспоры, вряд ли правильно относить к бесполому поколению, лучше ограничиться только термином «спорофит».

Попав в благоприятные условия, споры прорастают: содержимое споры делится митотически, формируя *заросток* (рис. 236, поз. 5). Он, как правило, является гаплобионтом, так как все его клетки гаплоидны. Как уже говорилось, заросток и внешне резко отличается от растения-диплобионта (спорофита). Это небольшая (в поперечнике до 1 см) зеленая многоклеточная пластинка сердцевидной формы, не расчлененная на стебель и вайи, не имеющая корней и похожая на некоторые пластинчатые водоросли. На нижней стороне заростка образуются *ризоиды* — нити из одного ряда клеток, которыми он прикрепляется к субстрату. Функционально ризоиды соответствуют корневым волоскам. Все клетки пластинки (таллома) заростка зеленые, хлорофиллоносные; эпидерма не выражена, и заросток очень чувствителен к влажности субстрата.

Со временем на нижней стороне заростка, обращенной к почве, возникают гаметангии: сначала антеридии, затем архегонии (рис. 236, поз. 7, 8), в которых в результате *митотического* деления формируются гаметы, соответственно сперматозоиды и яйцеклетки. Таким образом, заросток несет половые органы и половые клетки (гаметы), поэтому его называют гаметофитом или *половым поколением*.

Антеридии папоротника имеют однослойную стенку и заполнены сперматогенными клетками, которые превращаются во многожгутиковые сперматозоиды штопорообразной формы (см. рис. 236, поз. 7). При наличии капельно-жидкой воды между нижней стороной заростка и субстратом антеридии вскрываются, сперматозоиды выходят наружу, попадают в воду и подплывают к архегониям.

Типичная форма архегония — колбообразная (см. рис. 236, поз. 8). Расширенную его часть называют *брюшком*, узкую — *шейкой*. Он имеет однослойную стенку и погружен брюшком в ткань заростка. В брюшке сформированы *яйцеклетка* и *брюшная канальцевая клетка*; шейка заполнена несколькими *шейковыми канальцевыми* клетками. При созревании архегония шейка вскрывается, все канальцевые клетки ослизняются и слизь выходит наружу в воду. Вещества, содержащиеся в ней, привлекают сперматозоиды. Они проникают по шейковому каналу в брюшко архегония и один из сперматозоидов оплодотворяет яйцеклетку. Диплоидная зигота остается в архегонии, делится митотически и образует зародыш нового спорофита, который сначала развивается за счет заростка, но скоро образует первую вайю и придаточный корень и переходит к самостоятельному питанию, а заросток отмирает.

Таким образом, у папоротника закономерно сменяются не только ядерные фазы, границами которых служат образование мейоспор (переход из диплофазы в гаплофазу) и оплодотворение (переход из гаплофазы в диплофазу), но и два различных по облику и функциям самостоятельных поколения растений: диплоидный спорофит и

гаплоидный гаметофит. *Воспроизведение себе подобных* совершается лишь *через одно поколение*, т.е. гетерофазно, хотя и спорофит, и гаметофит способны к клонированию. В этих случаях гетерофазное воспроизведение сочетается с гомофазным размножением (см. подразд. 4.1.1).

Спорофит папоротника — многолетнее растение с хорошо развитыми вегетативными органами, приспособленное к условиям наземной жизни. Гаметофит — маленькое недолговечное растение со слабо дифференцированным талломом, приспособленное к осуществлению полового процесса в приземном слое воды, без которой не может произойти оплодотворение. Спорофит производит потомство посредством мейоспор, гаметофит — посредством гамет, и каждый из них представляет самостоятельно живущие растения. Такую смену поколений называют *гетероморфной* (греч. heteros — разный, различный и morphe — форма) и *антитетической* (греч. antitetos — противоположный). В отличие от улотрикса, где зигота не образует организм — диплобионт, а даст только четыре мейоспоры, у папоротника каждая зигота вырастает в крупный спорофит, производящий миллионы мейоспор. Биологическое значение образования мейоспор, таким образом, состоит в увеличении потенциальной способности видов к размножению.

**Понятие о циклах воспроизведения.** Жизнь каждого вида во времени протекает в форме непрерывной смены последовательных поколений особей, которая обусловлена, как уже говорилось, способностью каждой особи производить потомство. Из предыдущего изложения видно, что потомство возникает разными способами, которые различны не только у разных групп растений, но часто у одного и того же вида в разные моменты его жизни.

В связи с тем что половой процесс и мейоз должны закономерно чередоваться, наблюдается, как правило, правильная смена ядерных фаз, процессов образования спорангиев и мейоспор, гаметангиев и гамет, слияния гамет; происходит смена морфологических и физиологических состояний особей. Иногда *все это повторяется в каждом поколении*; особи всех поколений одинаковы (у фукуса — только диплобионты, у улотрикса — только гаплобионты), воспроизведение осуществляется *без смены поколений*, гомофазно. Но на примере папоротника мы видели, что у него *чередуются два разных поколения*, между которыми разделились функции образования мейоспор и гамет. Дочерние особи при этом не подобны родительским: их появление — не *воспроизведение*; последнее совершается лишь *через одно поколение*. Спорофит производит из спор только гаметофиты, гаметофит из зиготы образует, как правило, только один спорофит.

Таким образом, в жизни видов (последовательной смене поколений особей) четко выделяются отрезки — циклы воспроизведения (в учебной литературе чаще употребляют термин «циклы развития»). *Цикл воспроизведения — отрезок жизни вида, ограниченный двумя одноименными этапами*: от гаплобионта до гаплобионта, от спорофита до спорофита, от зиготы до зиготы, от мейоспоры до мейоспоры и т.д. В ходе цикла воспроизведения, как правило происходит смена ядерных фаз, хотя бывают и исключения (см. далее подразд. 4.2.1.9 и 4.2.1.10).

Разнообразие циклов воспроизведения не исчерпывается приведенными примерами (фукс, улотрикс, папоротник). Различия могут быть обусловлены и степенью развития того или другого поколения при их антитетическом чередовании, и степенью их самостоятельности.

Особенно разнообразны циклы у водорослей и грибов. Что касается семенных (голосеменных и цветковых), то их цикл воспроизведения внешне кажется гомофазным, т.е. циклом без чередования поколений. Растение дает семена, из семян вырастают такие же растения. Однако дело обстоит здесь намного сложнее. Чтобы понять сущность процессов, происходящих при развитии семян, мы должны рассмотреть, хотя бы в общих чертах, явления *разноспоровости (гетероспории)* и тесно связанных с ней *разнополости и редукции заростков*.

**Разноспоровость и редукция заростков.** Рассмотренный нами мужской папоротник относится к широко распространенной группе *равноспоровых* папоротникообразных. Как мы видели, у этого папоротника все спорангии, споры и вырастающие из них заростки одинаковы по форме и размерам. Заростки обоеполы, хотя в процессе морфогенеза проходят последовательно мужскую и женскую фазы: на них вначале образуются антеридии, а потом уже архегонии.

Но среди высших споровых растений есть разноспоровые группы, которые образуют два типа спор и соответственно два типа заростков.

В качестве примера рассмотрим цикл воспроизведения слагаинеллы (*Selaginella*), разноспорового представителя класса плауновидных.

Виды большого рода *Selaginella* — травянистые растения с мелкими листьями (рис. 237, поз. 1). Многие из них растут в напочвенном покрове влажнотропических лесов, подобно мхам умеренной зоны. Некоторые виды идут далеко на север, растут высоко в горах.

Растение слагаинеллы — спорофит, диплобионт. На концах побегов формируются *спороносные колоски*, или *стробилы* (греч. strobilus — шишка (хвойных), конус), состоящие из оси и сидящих на ней чешуевидных спороносных листьев (спорофиллов); спорангии расположены на верхней стороне спорофиллов (рис. 237, поз. 2).

Спорангии слагаинеллы не одинаковы: в одном и том же колоске (рис. 237, поз. 3, 4) обнаруживаются *микроспорангии* (греч. micros — мелкий, маленький) и *мегаспорангии* (греч. mega — большой, крупный). Те и другие имеют стенку, с выстилающим слоем и спорогенную ткань, однако формирование спор из нее идет по-разному. В микроспорангии все спорогенные клетки делятся мейотически и образуют множество очень мелких *микроспор* (см. рис. 237, поз. 3). В мегаспорангии материнской клеткой спор становится лишь одна из клеток спорогенной ткани: она разрастается и занимает почти всю полость спорангия; остальные клетки отмирают и идут на ее питание. Материнская клетка делится мейотически и образует одну тетраду крупных *мегаспор*, одетых толстой бугорчатой черной оболочкой и хорошо видимых простым глазом (см. рис. 237, поз. 4). При созревании у некоторых видов слагаинелл оба типа спор высыпаются из спорангиев. На субстрате при благоприятных условиях они прорастают и дают заростки *разных* полов: из микроспор вырастают очень маленькие редуци-

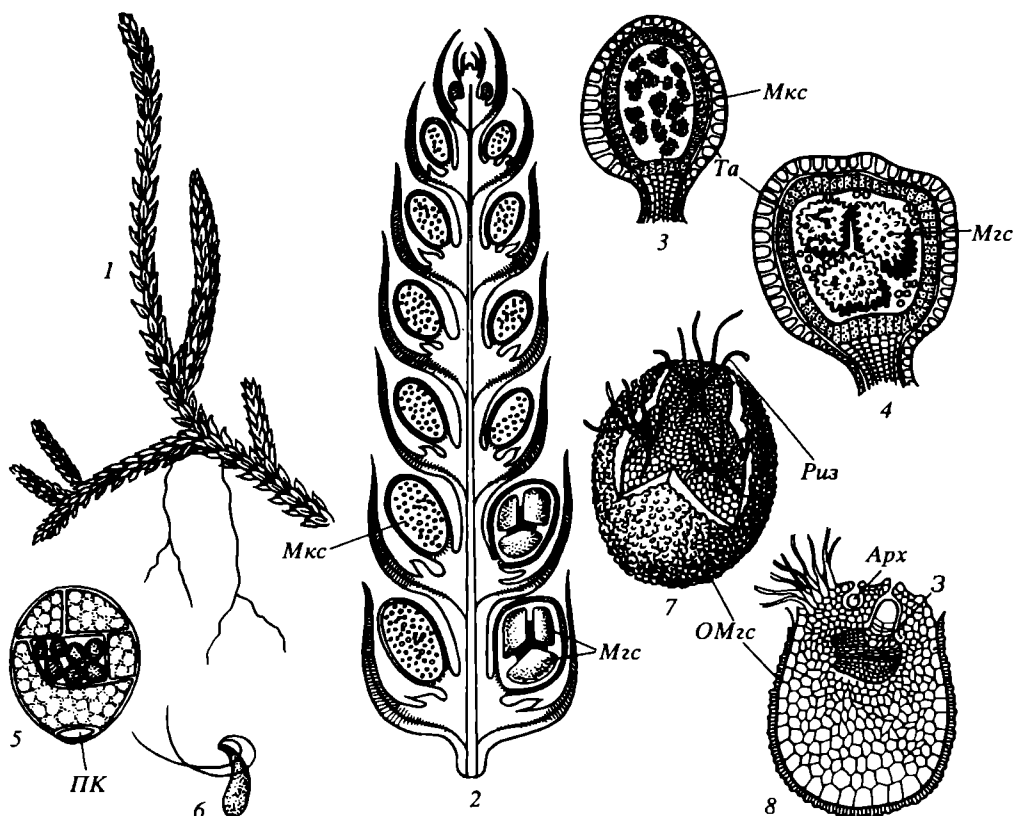


Рис. 237. Органы размножения у *Selaginella*:

1 – общий вид растения; 2 – спороносный колосок; 3 – микроспорангий; 4 – мегаспорангий; 5 – мужской заросток; 6 – сперматозоид; 7 – женский заросток; 8 – зародыш спорофита в заростке; Мкс – микроспоры; Мгс – мегаспоры; ПК – проталлиальная клетка; Риз – ризоиды; Арх – архегоний; З – зародыш; Та – тапетум; ОМгс – оболочка мегаспоры

рованные *мужские заростки* (рис. 237, поз. 5); из мегаспор – более крупные *женские заростки* (рис. 237, поз. 7, 8). Те и другие остаются внутри оболочки микро- или мегаспоры. У некоторых видов селлагинелл прорастание спор начинается еще внутри спорангиев.

Мужской заросток состоит из единственной вегетативной клеточки, так называемой ризоидальной, и одного антеридия, в котором формируются двужгутиковые сперматозоиды (см. рис. 237, поз. 5, 6). При наличии воды антеридий вскрывается, сперматозоиды выходят из него и подплывают к женским заросткам. После выхода сперматозоидов мужской гаметофит погибает; время его жизни весьма ограничено и связано лишь с половой функцией.

На зрелом женском заростке, состоящем из многих клеток и заключенном в оболочку мегаспоры, формируется несколько погруженных в его ткань архегониев. Через трехлучевую трещину в оболочке часть заростка с архегониями высовывается наружу; здесь же образуются пучки ризоидов (рис. 237, поз. 7). После проникновения сперматозоидов в архегонии и оплодотворения яйцеклетки зигота в брюшке одного из архегониев начинает развиваться в зародыш нового спорофита, который вскоре дает зеленый побег и придаточный корень (рис. 237, поз. 8), а ткань заростка отмирает.

Биологическое значение описанных явлений состоит прежде всего в лучшей защите мужского и женского гаметофитов и молодого зародыша спорофита от высыхания (оболочками микро- и особенно мегаспоры). Естественно, что это сопровождается уменьшением размеров самих заростков, их редукцией, которая особенно сильна у мужского гаметофита; его функционирование ограничено производством сперматозоидов. Малые размеры одного заростка компенсируются их большим количеством — из многих микроспор. Раздельнополость заростков обеспечивает перекрестное оплодотворение, а ранняя фиксация раздельнополости выражается в разноспоровости.

Итак, на примере селлагинеллы мы видим важную тенденцию в эволюции наземных растений: скрыть и лучше защитить влаголюбивые гаметофиты от опасностей наземной жизни. Однако у разноспоровых папоротникообразных чередование поколений остается все же явным. Спорофит и гаметофит представлены отдельными особями. Женский заросток, хотя и способен к фотосинтезу, частично заключен в оболочку мегаспоры, а мужской гаметофит вообще не способен к самостоятельному питанию. Половой процесс остается полностью зависимым от наличия во внешней среде капельно-жидкой воды. Функцию размножения и расселения выполняют споры, причем мегаспоры приобретают главенствующую роль, так как обеспечивают защиту и питание заростка и зародыша.

#### 4.1.4 Семенное размножение растений

**Общая характеристика семенного размножения растений.** У голосеменных и покрытосеменных растений, объединяемых под названием *семенные*, органами воспроизведения, размножения и расселения служат не споры, а *семена* (рис. 238). Они образуются в большом количестве на материнском растении, а затем опадают с него, давая начало новым растениям, вполне подобным материнскому. Таким образом, семена выполняют и функцию воспроизведения. Чередование поколений при этом полностью замаскировано, однако, как выясняется при более подробном изучении процессов формирования семени, оно существует и здесь. Главное отличие семенных от высших споровых заключается в том, что *гаметофиты*, особенно женский, утратили способность к самостоятельному существованию и живут исключительно за счет *спорофита*. При этом осуществлено весьма важное приспособление к наземной жизни, давшее громадные преимущества семенным растениям перед споровыми: полный отрыв от водной среды при оплодотворении. Семенные растения не нуждаются

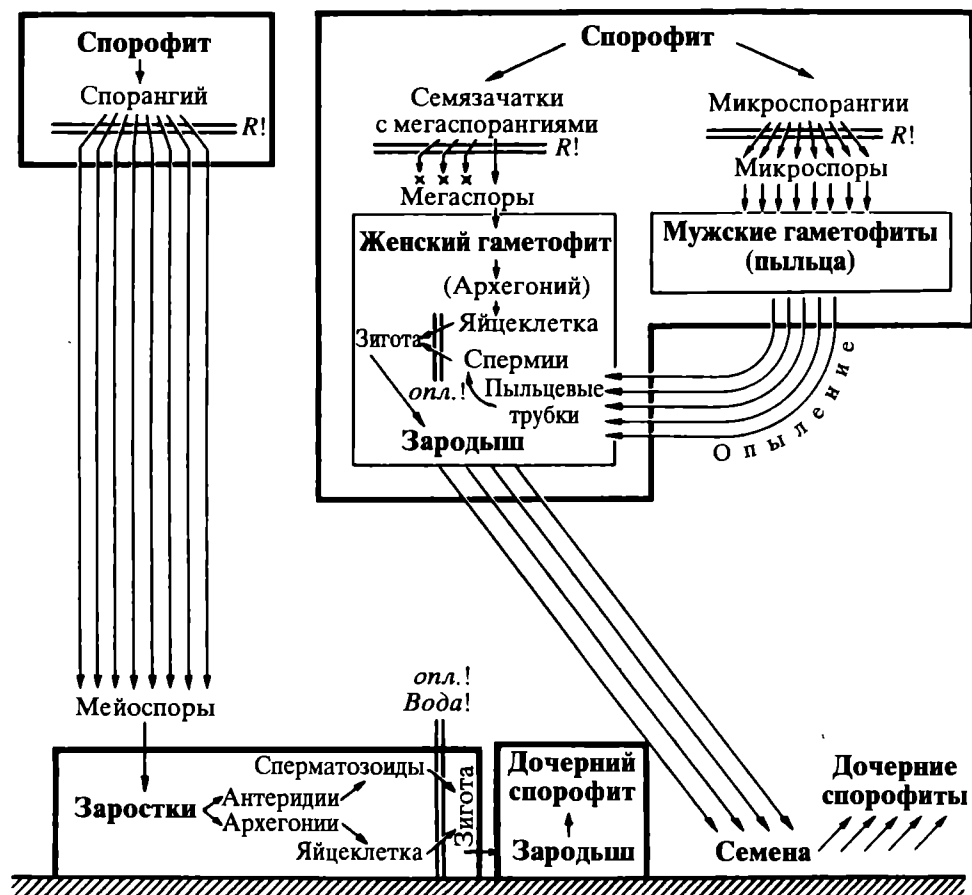


Рис. 238. Схемы размножения спорами (слева) и семенами (справа):

*R!* — мейоз; *опл.!* — оплодотворение; xxx — отмершие споры. Жирной линией обведены самостоятельно живущие поколения, тонкой — несамостоятельные. Внизу обозначен уровень субстрата. Споры и семена образуются в воздушной среде, а прорастают на субстрате. Опыление происходит в воздушной среде. Оплодотворение у споровых — на субстрате (при наличии воды), а у семенных — внутри семязачатка, вне зависимости от субстрата

в воде для передвижения гамет; взамен этого возник *процесс опыления* — переноса мужских гаметофитов по воздуху (см. далее).

Семенные растения следует относить к разноспоровым. На растении-спорофите у голосеменных и цветковых, как и у споровых, образуются микро- и мегаспорангии с мейоспорами, возникающими в результате мейоза. Однако микро- и мегаспоры из спорангиев наружу не высыпаются, а прорастают здесь же, под защитой стенок спо-

рангиев и дополнительных защитных образований, на материнском спорофите. Таким образом, развитие гаметофитов, мужских и женских, идет *внутри* микро- и мегаспорангиев.

Семя формируется из *семязачатка* (*семяпочки*). *Внутри семязачатка находится нуцеллус* (лат. *nux*, *nucis* — ядро, орех), в котором развивается женский гаметофит и происходит оплодотворение, а затем из зиготы формируется зародыш — новый спорофит. После оплодотворения семязачаток, собственно, и превращается в семя. Внешние покровы (интегументы) семязачатка при созревании семени превращаются в семенную кожуру. Запасающие ткани семени формируются по-разному у голосеменных и покрытосеменных.

**Цикл воспроизведения и семенное размножение у голосеменных.** Рассмотрим особенности цикла воспроизведения, формирования и рассеивания семян голосеменных на примере сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) — представителя класса хвойных.

Сосна — крупное дерево, размножающееся семенами. Как известно, семена у сосны и других хвойных образуются в шишках, называемых женскими. Имеются и так называемые мужские шишки, производящие пыльцу и после этого быстро засыхающие и опадающие с ветвей (рис. 239, поз. 1, 2).

Растение представляет собой спорофит; оба типа шишек — органы спороношения (собрания мега- и микроспорофиллов, рис. 239, поз. 3), т.е. по происхождению — органы бесполого размножения.

*Женская шишка* (рис. 239, поз. 4) состоит из укороченной оси и сидящих на ней пленчатых чешуй, называемых кроющими. В их пазухах, частично прирастая к ним, развиваются утолщенные, впоследствии одревесневающие *семенные чешуи* (рис. 239, поз. 5). Они имеют сложное строение и соответствуют (гомологичны) целому пазушному побегу, в состав которого входят и мегаспорофиллы, сросшиеся с осью побега. Поэтому шишка в целом — это видоизмененная *система побегов* (констробил), образование более сложное, чем простой стробил. На верхней стороне семенной чешуи располагаются два семязачатка.

Семязачаток, как уже говорилось, — видоизмененный спорангий. Собственно *мегаспорангий* соответствует так называемый *нуцеллус* семязачатка, возникающий первым в виде меристематического бугорка на молодой семенной чешуе. Очень скоро из основания семязачатка — *халазы* (греч. *chalaza* — градина, затвердение, бугорок) — начинает формироваться круговой валик, обрастающий нуцеллус и образующий *покров семязачатка* (рис. 239, поз. 6), или интегумент (лат. *integumentum* — покров).

Таким образом, за счет интегумента мегаспорангий голосеменных получает дополнительную защиту и, вероятно, дополнительные резервы питания.

На верхушке семязачатка интегумент не замкнут, края его образуют отверстие, называемое *микропиле* (греч. *mikros* — маленький; *pyle* — ворота, вход), или пыльцевход, семявход (см. рис. 239, поз. 6, 7).

Внутри нуцеллуса выделяется и разрастается одна крупная клетка археспория; она становится материнской клеткой мегаспор. В результате мейоза из нее образуются четыре гаплоидные мегаспоры, расположенные друг над другом (см. рис. 239, поз. 6).



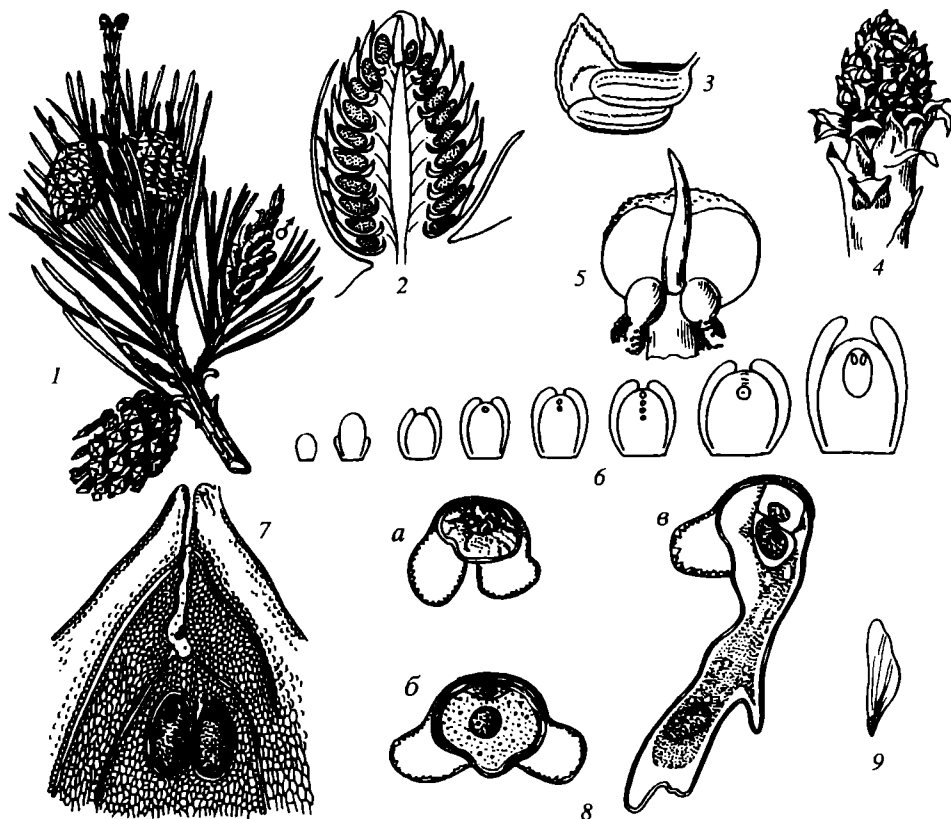


Рис. 239. Органы размножения сосны обыкновенной:

1 — ветка с мужскими и женскими шишками; 2 — мужская шишка в продольном разрезе; 3 — микро-спорофилл с микроспорангиями; 4 — молодая женская шишка; 5 — семенная чешуя с семязачатками, на микропиле семязачатков — пыльца; 6 — схема развития семязачатка, мегаспорогенеза и формирования женского заростка из мегаспоры; 7 — верхняя часть семязачатка с женским заростком и архегониями, в микропиле — мужской гаметофит; пыльцевая трубка уже проникла через нуцеллус к женскому заростку; 8 (a–e) — развитие мужского гаметофита; 9 — зрелое семя

Как уже упоминалось, мегаспоры семенных растений не высыпаются из спорангиев. Они созревают и прорастают внутри нуцеллуса, формируя женский заросток. Из четырех мегаспор обычно прорастает только одна, остальные отмирают и идут на питание оставшейся.

Женский гаметофит сосны, формирующийся внутри семязачатка и питающийся за счет материнского спорофита, представлен бесцветным многоклеточным телом (см. рис. 239, поз. 6, 7). Его гаплоидная ткань имеет характер запасующей паренхимы и накапливает значительное количество запасных веществ, главным образом масел. На верхнем (микропиларном) конце гаметофита образуются два архегония, погруженных в его ткань. В брюшке каждого архегония находится крупная яйцеклетка, над

ней — брюшная канальцевая клетка и несколько шейковых канальцевых клеток. В такой стадии гаметофит готов к оплодотворению (см. рис. 239, поз. 7).

Мужские шишки, или *микростробилы* (см. рис. 239, поз. 2), состоят из короткой оси и тесно сидящих на ней *микроспорофиллов*. Микроспорофиллы сосны — тонкие пленчатые чешуи с двумя крупными микроспorangиями — *пыльцевыми мешками* на нижней стороне (рис. 239, поз. 3). Внутри молодого микроспorangия имеется археспорий, который в дальнейшем образует тапетум и спорогенную ткань. В результате мейоза из клеток спорогенной ткани возникают многочисленные тетрады гаплоидных микроспор, одевающихся наружной оболочкой — *экиной* — за счет деятельности тапетума.

У сосны и большинства других хвойных экина отстает от внутренней оболочки микроспоры — *интины*, образуя два воздушных мешка; последние уменьшают плотность микроспоры и способствуют ее переносу по воздуху (рис. 239, поз. 8а).

Микроспоры, как и мегаспоры, начинают прорастать, еще находясь в микроспorangии. Из них формируются многочисленные мужские заростки, чрезвычайно сильно редуцированные и не выходящие за пределы оболочки микроспоры (рис. 239, поз. 8б). Сначала в результате последовательных делений ядра микроспоры отчлениваются две небольшие вегетативные проталлиальные (греч. *prothallium* — заросток) клетки, которые очень скоро разрушаются; таким образом, от собственно вегетативного тела заростка практически ничего не сохраняется. Оставшаяся крупная клетка делится еще раз, образуя две клетки: *антеридиальную* (функционально заменяющую целый антеридий) и *сифоногенную* (греч. *siphon* — трубка, насос и *геппао* — рождать, производить) — клетку пыльцевой трубки, неудачно называемую также вегетативной клеткой мужского заростка. На этой стадии развития мужских гаметофитов — пылин — микроспorangий вскрывается и пыльца высыпается в воздух (май, начало июня). Пыльцы у хвойных образуется очень много, она летит нередко сплошным желто-зеленоватым облаком, оседает пленкой на поверхности водоемов.

Двуклеточные пылинки — гаметофиты, переносимые ветром, попадают на женские шишки, семенные чешуи которых в это время раздвинуты. Происходит *опыление*. Пылинки, попавшие на микропиле семязачатку, при подсыхании втягиваются в него и оказываются на поверхности нуцеллуса (рис. 239, поз. 7). Сифоногенная клетка начинает расти, образуя *пыльцевую трубку*, которая сначала только прикрепляет мужской заросток к нуцеллусу.

В этот период (начало лета) в семязачатках молодых женских шишек сосны, маленьких (5–8 мм) и красноватых, сформирована только мегаспора: женский заросток с архегониями еще не развился. В пылинке, т.е. мужском заростке, еще нет сформированных мужских гамет. Таким образом, сразу после опыления оплодотворение невозможно. Чешуи женских шишек после опыления плотно смыкаются, заключая внутрь прикрепленные к семязачаткам пылинки. В течение вегетационного периода развитие заростков продолжается внутри шишки. Оплодотворение происходит лишь после перезимовки. За первый вегетационный период женская шишка разрастается, становится зеленой, ее сомкнутые чешуи одревесневают.

Перед оплодотворением антеридиальная клетка пылинки делится, образуя быстро разрушающуюся стерильную клетку и собственно *спермагенную клетку* (рис. 239, поз. 8в), которая перемещается по растущей пыльцевой трубке, делится и дает две мужские гаметы без жгутиков — *спермии*. Конец пыльцевой трубки сквозь ткань нуцеллуса проникает в архегоний (см. рис. 239, поз. 7), спермии выходят из нее, и один из них оплодотворяет одну из яйцеклеток (вторая пара гамет обычно не дает зиготы).

Таким образом, оплодотворение совершается внутри семязачатка. Мужские гаметы передвигаются по содержимому пыльцевой трубки, заменившему водную среду. Такой тип оплодотворения называют *сифоногамией* (греч. *siphon* — трубка и *gameo* — вступать в брак). Перенос самих мужских гаметофитов к женским совершается по воздуху. Произошел полный отрыв от водной среды при половом процессе (см. рис. 238).

После оплодотворения семязачаток превращается в семя. В процессе его созревания из зиготы развивается *зародыш* нового спорофита, с помощью так называемого *подвеска* вдвигаемый в глубь ткани женского заростка. Последняя разрастается, обогащается запасными питательными веществами и становится *эндоспермом семени*. Таким образом у женского гаметофита сосны наблюдается смена функций: сначала половая (образование архегониев и яйцеклеток), потом запасаящая, направленная на обслуживание зародыша. В отличие от заростков папоротников, которые живут свободно, фотосинтезируют и некоторое время кормят зиготу и зародыш спорофита за счет собственной жизнедеятельности, заросток хвойных питается и запасает пищу для зародыша исключительно за счет материнского спорофита.

Как видно из изложенного, *эндосперм в семени голосеменных* представляет собой *гаплоидную ткань*, в отличие от триплоидного *эндосперма цветковых*, и образуется задолго до оплодотворения.

В процессе развития зародыша и эндосперма нуцеллус постепенно разрушается: в зрелом семени от него остается только бесструктурная пленочка. Покровы семязачатка превращаются в семенную кожуру, плотную и кожистую; из прилегающих тканей семенной чешуи шишки, на которой сидит семя, образуется прозрачное крылышко, способствующее переносу зрелых семян с помощью ветра (рис. 239, поз. 9).

Таким образом, семя голосеменных — сложное образование: диплоидная кожура принадлежит материнскому спорофиту (мегаспорангию); гаплоидный эндосперм — это женский заросток; диплоидный зародыш — дочерний спорофит, возникший после оплодотворения из зиготы.

В зрелом семени хвойных зародыш имеет хорошо выраженные зачаточные органы: гипокотиль с зародышевым корешком, обращенным к микропиле, и мутовку семядольных листьев-хвоинок (у сосны их 5–8), окружающих верхушечную почечку (рис. 240, поз. 1; см. также рис. 76).

Голосемянность выражается в том, что зрелые семена сидят на семенных чешуях открыто, в отличие от покрытосеменных, у которых семязачатки и семена заключены в замкнутоеместилище — *завязь пестика*, превращающуюся после оплодотворения в плод. Однако, как мы видели, голосемянность относительна в том смысле, что она не означает полной незащищенности семязачатков. В процессе их развития и в

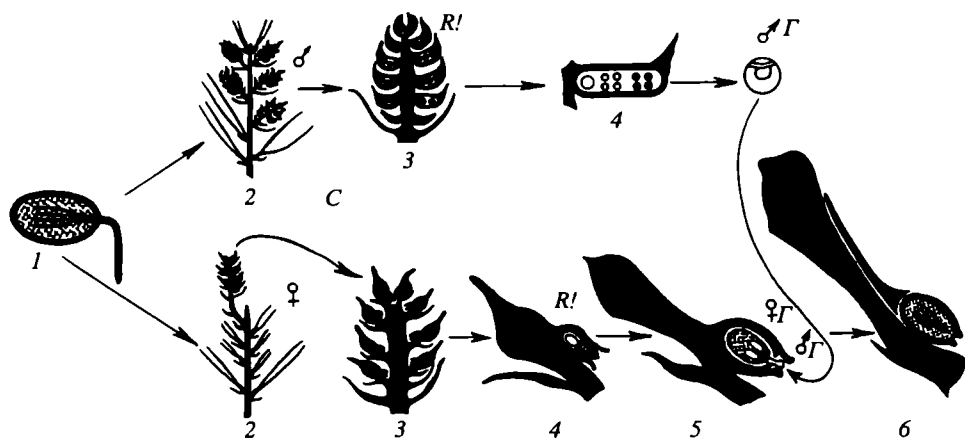


Рис. 240. Цикл воспроизведения сосны:

1 – прорастание семени; 2 – ветви спорофита с мужскими и женскими шишками; 3 – мужские и женские шишки; 4 – микро- и мегаспорогенез; 5 – оплодотворение; 6 – созревание семени; C – спорофит; ♂Г и ♀Г – соответственно мужской и женский гаметофиты; R' – мейоз

ходе созревания семени семенные чешуи шишек хвойных плотно смыкаются и надежно их защищают. Принципиальное отличие голосеменных от покрытосеменных заключается в том, что у первых *пыльца попадает непосредственно на семязачаток*, а у вторых на рыльце пестика; семязачатки в момент опыления скрыты внутри завязи.

Таким образом, в цикле воспроизведения сосны (рис. 240) обнаруживается замаскированная антитагетическая смена поколений с резким преобладанием спорофита. Гаплоидные гаметофиты разнополы, сильно редуцированы и живут за счет спорофита. Самостоятельно существует только мужской гаметофит – пылинка – в период от высыпания из пыльника до прикрепления к нуцеллусу. Семена являются *органами воспроизведения* (из них вырастет подобный материнскому спорофит), *размножения и расселения*.

**Происхождение и биологическое значение семян.** Как мы видели, семязачаток по происхождению и первоначальной функции – спорангий, т.е. орган бесполого размножения. Однако у семенных растений споры теряют способность к расселению и остаются внутри спорангиев. В процессе развития семени происходит *смена функций* мегаспорангия: внутри сего развивается гаметофит и протекает *половой процесс*. Следовательно, зрелое семя с зародышем обеспечивает семенное размножение.

Преимущества семян как органов расселения перед спорами налицо. В них заключен готовый зародыш, питающийся за счет материнского спорофита; они лучше защищены (семенной кожурой) и обеспечены запасными питательными веществами для прорастания зародыша. Однако семена много тяжелее спор, что усложняет процесс их рассеивания и требует специальных приспособлений. Споры имеют свои преимущества: массовость и легкость.

## 4.2 ЦВЕТОК И ПЛОД

### 4.2.1 Строение, функции и происхождение цветка

#### 4.2.1.1 Строение и морфогенез цветка

**Общие понятия.** Цветок покрытосеменных растений, как правило, обоеполый и очень специализирован благодаря далеко зашедшим эволюционным процессам. Последние привели к тому, что истинная природа частей цветка с трудом распознается и нередко вызывает различные толкования.

Цветки возникают из апикальных и пазушных меристем побегов и представляют собой специализированные репродуктивные структуры, функционирующие и как спороносные, и как половые. В цветке протекают и спорогенез, и гаметогенез, и оплодотворение.

Цветок имеет ось (или *цветоложе*), которая несет листочки околоцветника, тычинки и пестики; последние состоят из одного или нескольких плодолистиков (карпелл). Основные части пестика — замкнутая *завязь*, внутри которой находятся семязачатки, и рыльце, воспринимающее пыльцу. Принципиальное отличие цветка от стробила голосеменных как раз и состоит в том, что семязачатки заключены внутри завязи и пыльца попадает при опылении на рыльце, а не непосредственно на семязачаток.

После опыления и оплодотворения цветки превращаются в плоды, а семязачатки в семена. Плод не может возникнуть независимо от цветка, а всегда образуется из него.

Цветоложе чаще бывает плоское, реже выпуклое (рис. 241, поз. 1) (лютик, малина, магнолия, мышьехвостник) или несколько вогнутое.

Цветок бывает верхушечным или выходит из пазухи кроющего листа (прицветника), большей частью отличающегося по форме от вегетативных листьев. Междоузлие под цветком называют *цветоножкой*. Цветки, не имеющие цветоножки, являются *сидячими*. На цветоножке располагаются также два (у двудольных) или один (у однодольных) маленьких листочка, которые называют *предлистьями* или *прицветничками*. Предлистья располагаются в плоскости, перпендикулярной кроющему листу. Часто предлистья вообще отсутствуют. У некоторых растений abortированы кроющие листья (эбратеозные соцветия).

Сторону пазушного цветка, обращенную к кроющему листу, называют передней, нижней или абаксиальной; противоположную, обращенную к оси соцветия, — задней, верхней или адаксиальной. Плоскость, проходящую через ось соцветия, середину цветка и кроющий лист, называют медианной (М); плоскость, проходящую через предлистья и середину цветка, перпендикулярную предыдущей, называют поперечной или трансверсальной (Т). Это основные плоскости симметрии в цветке. Если других плоскостей симметрии провести невозможно, говорят о билатеральном строении цветка, характерном в основном для крестоцветных (рис. 241, поз. 2). В соответ-

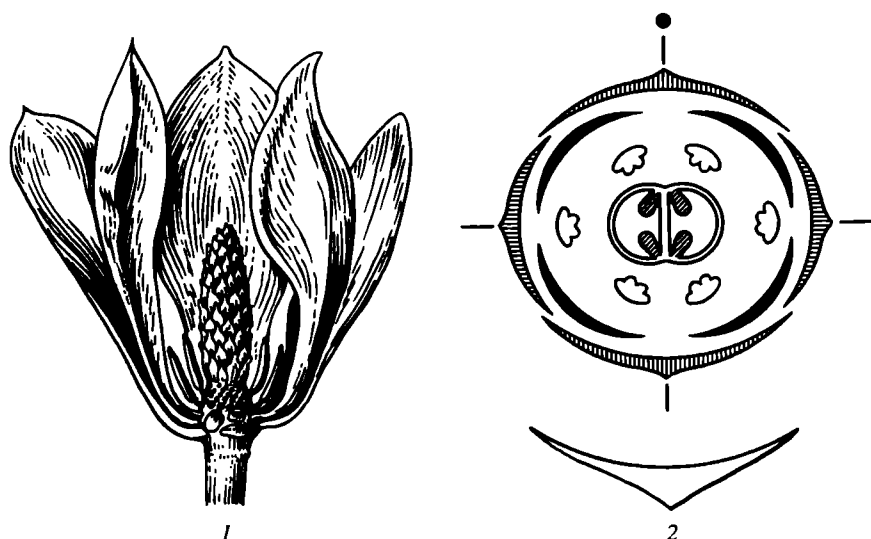


Рис. 241. Общие представления о цветке:

1 — цветок магнолии (видно выпуклое цветоложе); 2 — диаграмма цветка крестоцветного

ствии с означенными плоскостями можно различать медианные и латеральные (т.е. расположенные в поперечной, или трансверсальной, плоскости) части цветка. Кроме *билатерально-симметричных*, встречаются цветки *правильные*, или *актиноморфные*, *зигоморфные*, или *неправильные*, и асимметричные. Поскольку симметрия цветка определяется главным образом венчиком, она будет подробнее рассмотрена в соответствующем разделе.

В зависимости от наличия или отсутствия околоцветника, а также от его строения, различают следующие типы цветка:

- *гомохламидный*. Околоцветник простой, т.е. листочки его примерно одинаковые, чаще спирально расположенные, в довольно большом числе чашечковидные или венчиковидные (магнолия, купальница, лилия);
- *гетерохламидный*. Околоцветник двойной, т.е. дифференцированный на чашечку и венчик (гвоздика, колокольчик, горох);
- *гаплохламидный*, или *монохламидный*. Лишь один круг листочков околоцветника, чаще чашечковидных (крапива, вяз, марь);
- *ахламидный*. Околоцветника нет, цветки голые (ясень, ива).

**Распределение полов в цветке.** Цветок, содержащий тычинки и пестики, называют обоеполым. Обоеполые цветки свойственны громадному большинству покрытосеменных. В этом отношении последние отличаются от голосеменных, у которых обоеполые стробилы представляют большую редкость. Однако у сравнительно немногих

покрытосеменных цветки содержат или только тычинки, или только пестик (пестики). Соответственно различают цветки мужские, или тычиночные (обозначаемые значком ♂), и женские, или пестичные (♀) (♂ — знак планеты Марс: изображение щита и копья; ♀ — знак планеты Венера: изображение зеркала с ручкой).

Растения с раздельнополыми цветками на одном и том же экземпляре называют *однодомными* (кукуруза, осоки, береза, орешник-лещина, дуб). Растения, обладающие тычиночными и пестичными цветками, но на разных экземплярах, называют *двудомными* (крапива двудомная, тополь, осина, ива, конопля). У однодомных растений чаще мужские и женские цветки собраны в различные соцветия, реже соцветия бывают смешанные (например, у некоторых осок, у настоящего каштана). У многих растений наряду с обоеполыми цветками встречаются и раздельнополые; распределение их различно и образует те или иные комбинации. Такие растения известны под названием многодомных или многобрачных (полигамных) растений (многие клены, гречишные и др.). В последнее время выявлено широкое распространение так называемой женской двудомности, т.е. сочетания экземпляров с обоеполыми и только женскими цветками. Реже встречается мужская двудомность.

Наконец, правда редко, наблюдается полная редукция половых функций цветка и возникают стерильные цветки, назначение которых — привлечение насекомых. Как правило, такие цветки располагаются по периферии специализированных соцветий, в центре которых помещаются обоеполые цветки (подсолнечник, калина). Во многих раздельнополых цветках можно заметить следы органов другого пола, что истолковывается различным образом.

**Расположение частей цветка.** У большинства растений части цветка образуют хорошо заметные мутовки или круги (циклы). Наиболее распространены 5- или 4-круговые, иначе пентациклические (греч. пента — пять) и тетрациклические (греч. тетра — четыре), цветки. Пентациклические цветки характерны для лилейных, амариллисовых, гвоздичных, гераниевых; тетрациклические — для ирисовых, орхидных, крушинных, бересклетовых, норичниковых, губоцветных и др. Количество частей цветка в каждом круге может быть различным. У однодольных наиболее часто встречаются трехчленные, у двудольных — пятичленные, реже дву- или четырехчленные (крестоцветные, маковые) цветки.

*Спиральное расположение частей* распространено, главным образом, среди так называемых многоплодниковых (магнолиевые, лютиковые). В этом случае листочки околоцветника, тычинки и плодолистики встречаются в неопределенном, часто в большом числе. В связи с этим различают *спиральные* (ациклические) и *циклические*, а также *гемциклические* цветки. В последних околоцветник имеет циклическое, а тычинки и пестики спиральное расположение (лютик), или чашечка имеет спиральное расположение, а остальные части цветка — циклическое (шиповник). Установлены следующие эволюционные линии: цветок ациклический → пятичленный полициклический → пятичленный пентациклический → пятичленный тетрациклический; цветок ациклический → трехчленный полициклический → трехчленный пентациклический → трехчленный тетрациклический. Строго говоря, переход от спиральных

цветков к циклическим весьма постепенный, а во многих циклических цветках на самом деле имеются весьма сжатые спирали. В цветке спирали выражаются теми же формулами, что и листорасположение. Иногда они весьма сложны, особенно среди тычинок. У купальницы, например, формула расположения тычинок  $8/13$ ; в других случаях известны отношения  $14/39$ ,  $8/34$  и др. Для многих цветков соответствующие числа не установлены. В циклических цветках большей частью отчетливо видно, что члены какого-либо круга чередуются с членами соседних кругов, а не противостоят им. Отсюда выводят *правило чередования кругов*. Если тычинки расположены в два круга, то наружный круг бывает обычно противочашечным, а члены внутреннего круга противостоят лепесткам; однако при редукции одного из кругов, т.е. при переходе от пентациклического к тетрациклическому цветку, сохраняется либо наружный (крушинные), либо внутренний круг (бересклетовые), и, таким образом, правило как бы нарушается. Следует также иметь в виду, что благодаря тем или иным процессам, имевшим место в эволюции различных групп цветковых, в кругах может быть различное число членов.

**Формула и диаграмма цветка.** Для краткого условного выражения строения цветков применяют формулы. При их составлении учитывают симметрию цветка, число кругов в цветке, а также число членов в каждом круге, срастание частей цветка и положение пестиков (верхняя или нижняя завязь).

Используют следующие обозначения:  $\odot$  — спиральный цветок; \* — актиноморфный, или правильный;  $\times$  — двусторонне-симметричный;  $\uparrow$  или  $\downarrow$  — зигоморфный;  $\nmid$  — асимметричный; P — перигон (греч. пери — кругом и гони — колено), простой околоцветник; K — чашечка (нем. Kelch — чашечка); C — венчик (лат. corolla — венчик); A — тычинки (андроцей); G — пестики (гинецей). Если какие-либо органы цветка расположены в несколько кругов, используют знак «+», например  $A_{10+10+5}$ ; срастание частей показывают круглыми скобками, например  $C_{(5)}$ . Знак умножения обозначает расщепление органов. Большое и неопределенное число обозначают знаком  $\infty$ . Положение завязи показывают положением черты:  $G_{(\bar{5})}$  — нижняя завязь;  $G_{(5)}$  — верхняя завязь;  $G_{(5-)}$  — полунижняя завязь. Примеры формул:

лилия: \*  $P_{3+3} A_{3+3} G_{(2)}$ ;

лютик: \*  $\odot K_5 C_5 A_\infty G_\infty$ ;

сурепка:  $\times K_{2+2} C_4 A_{2+4} G_{(2)}$ ;

шиповник: \*  $\odot K_5 C_5 A_{10+10+10+10+10+10+10+10+10} G_\infty$ ;

одуванчик:  $\downarrow C_{(5)} A_5 G_{(2-)}$ ;

глухая крапива:  $\downarrow K_{(5)} C_{(5)} A_4 G_{(\bar{2})}$ ;

береза:  $\sigma \downarrow P_2 A_{2 \times 2}, \varphi G_{(2)-}$ ;

осока волосистая:  $\sigma A_3, \varphi G_{(2)}$ .

Диаграмма цветка представляет схематическую проекцию цветка на плоскость,



перпендикулярную оси цветка и проходящую также через кроющий лист и ось соцветия или побега, на котором расположен цветок. Ориентируется диаграмма так, что медианная плоскость (см. рис. 241) проходит вертикально. Чашелистики изображают скобкой с килем на спинке; лепестки — круглой скобкой; для тычинок дается поперечный разрез через пыльник (при большом числе тычинок возможно упрощенное изображение в виде овала); для гинецея — поперечный разрез завязи (или завязей) с плацентацией и семязачатками. Диаграмма отражает также срастание органов и некоторые дополнительные детали цветка: нектарники, диски и пр. Необходимо отметить, что из диаграммы не видно общего количества семязачатков в завязи, положения завязи (верхнее или нижнее), типа семязачатка, а также формы оси цветка (цветоложа).

В целом, однако, диаграммы дают гораздо более полное представление о цветке, чем формулы. Составляются они по поперечным разрезам бутонов, так как при распускании цветка некоторые части могут опадать (например, чашелистики у маковых, околоцветник у винограда). Составление диаграмм — творческий и часто очень трудоемкий процесс. Особенно известны диаграммы немецкого ученого XIX в. Эйхлера.

**Околоцветник.** Околоцветник бывает простой и двойной. Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик.

Чашечка образует наружный круг околоцветника. Листочки чашечки, или чашелистики, имеют обычно сравнительно небольшие размеры и зеленую окраску. Различают *раздельно-* и *сростнолистную чашечку*. В сростнолистной чашечке можно выделить трубку чашечки и зубцы (или лопасти, доли), число которых показывает число чашелистиков, пошедших на ее образование. По форме трубки различают *трубчатую* и *колокольчатую чашечки*. (Во многих систематических группах, например у мотыльковых, весьма важным признаком оказывается отношение длины зубцов и длины трубки, постоянное для вида.) Подобно венчику, *чашечка* бывает *актиноморфная* и *зигоморфная*. Чашечка обычно выполняет функцию защиты внутренних частей цветка до раскрытия бутона, как правило, она сохраняется и во время цветения. В некоторых случаях чашечка опадает при распускании цветка, что особенно характерно для семейства маковых. У видов других семейств, например губоцветных, чашечка остается и после цветения и служит вместилищем для плодов.

Показательно, что в тех случаях, когда плоды обладают специальными приспособлениями к распространению, трубка чашечки короткая, а зубцы отогнуты в стороны (чернокорень и липучка из бурачниковых; у представителей того же семейства с гладкими плодами трубка более длинная).

Иногда чашечка бывает более или менее видоизменена морфологически и функционально. У декоративного, родом из Средиземья, пасленового *Physalis* цветки обладают небольшой зеленой чашечкой; при плодах трубочка ее чрезвычайно разрастается, достигая длины 5–6 см и ширины 4–5 см, становится пузыревидной и приобретает интенсивно оранжевую окраску. Иногда чашечка подобно венчику ярко окрашена, благодаря чему околоцветник становится двухцветным, например эффектная бело-пленчатая чашечка и розовый венчик у колючих ксерофитов из рода

*Acantholimon* (семейство кермековых), красная чашечка и синий венчик у кустарника *Hymenocrater* (из семейства губоцветных), обитающего в сухих горах Туркмении и Закавказья; очень эффектные сочетания окраски наружного и внутреннего кругов околоцветника у видов американского семейства бромелиевых. В некоторых случаях чашечка подвергается редукции, как у представителей семейства зонтичных, что связано с формированием таких соцветий, где обычная функция чашечки оказывается лишней. У сложноцветных орган, способствующий разнесению плодов ветром, — хохолок (pappus) — в своем происхождении, возможно, связан с чашечкой. В простейшем случае он представлен одним или несколькими кругами простых или перистых щетинок. У одуванчика на верхушке семянки формируется более или менее длинная подставка паппуса, к которой прикреплены веерообразно расходящиеся волоски; в целом вся структура образует подобие парашютика. У козлобородника (*Tragopogon*) при той же структуре щетинки паппуса перистые, а парашютики достигают в диаметре 2–3 см и могут переноситься на значительное расстояние.

*Чашелистики* произошли из верховых листьев, что доказывается их связью с последними, а также морфологическим и анатомическим строением; спираль чашечки в верхушечных примитивных цветках — продолжение спирали вегетативных листьев. В отличие от лепестков и тычинок чашелистики обладают тем же числом пучков, что и черешки вегетативных листьев данного растения. Например, у лютиковых чашелистики имеют подобно листьям три листовых следа, тогда как лепестки и тычинки — по одному. Очень наглядны переходы между вегетативными листьями и чашелистиками. У пиона, например, чашечка состоит из пяти чашелистиков, в бутоне полностью закрывающих цветок. Ниже чашелистиков находятся три сближенных листа, образующих подобие покрывала; они напоминают чашелистики, но более крупных размеров. Стеблевых листьев несколько (часто пять), причем от нижних к верхним наблюдается постепенное упрощение листовой пластинки (рис. 242, поз. 1–5). Из рисунка видно, что самый нижний, первый стеблевой лист дваждыперисторассеченный, а верхний, четвертый лист тройчатый; пятый лист, он же первый лист покрывала, оказывается простым. На рис. 242, поз. 6–13 показан и восходящий ряд из листочков покрывала и чашелистиков, откуда видно, что между первым и пятым чашелистиками наблюдается существенная разница, в то время как соседние чашелистики отличаются не столь значительно. Нетрудно видеть, что от первого к последнему чашелистику происходят редукция верхней части и разрастание основания листа.

У шиповника (это заметно не у всех видов и сортов) спиральная чашечка из пяти чашелистиков имеет весьма оригинальное строение (рис. 242, поз. 14–18): два самых нижних чашелистика перистые и несколько напоминают вегетативные листья, средний имеет боковые доли с одной стороны, а два верхних — простые.

При сопоставлении чашелистиков и вегетативных листьев видно, что и здесь наблюдается разрастание основания листа в противовес верхней части.

Венчик образует внутреннюю часть двойного околоцветника и, как правило, отличается от чашечки яркой окраской и более крупными размерами. Обычно именно

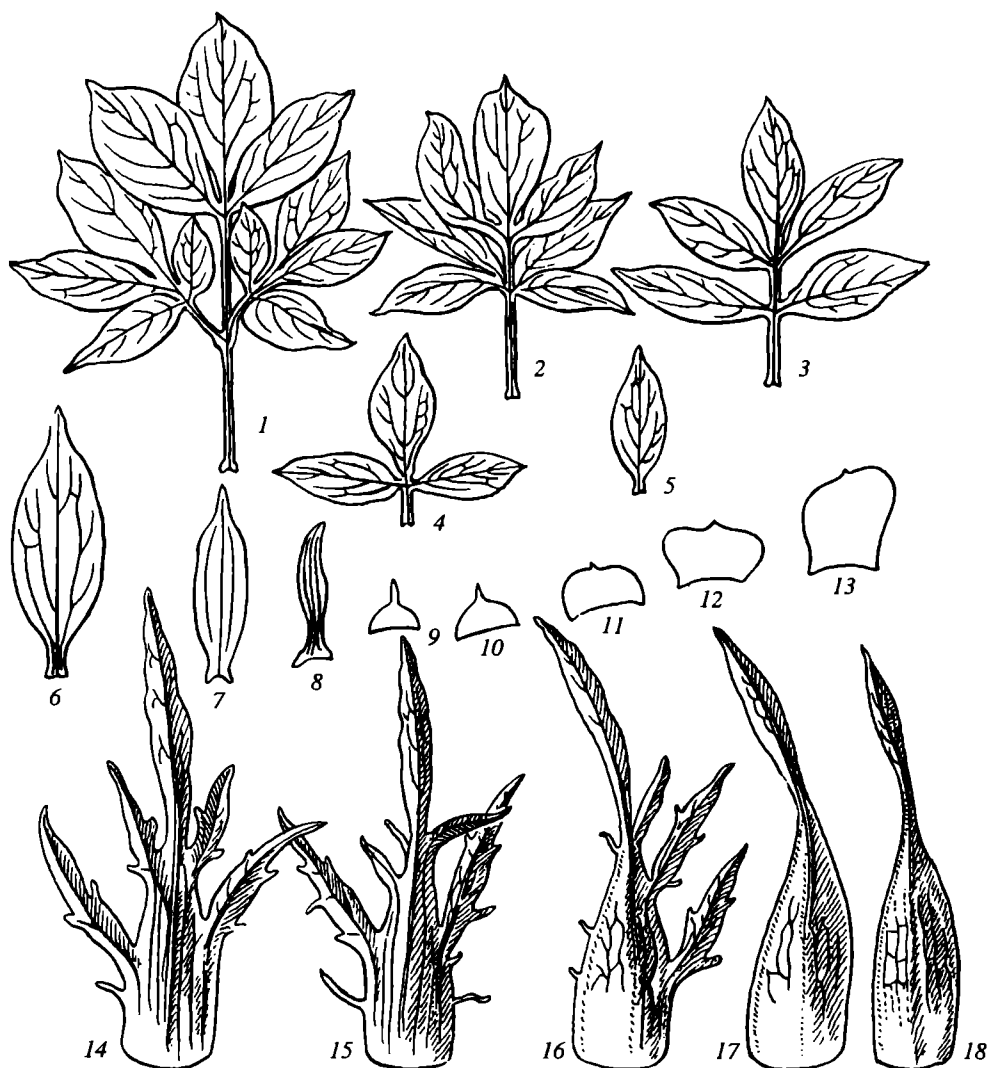


Рис. 242. Серия стеблевых листьев пиона (1–5) и верховые листья и чашелистики пиона (6–13), серия (14–18) спирально расположенных чашелистиков шиповника

венчик создает облик цветка. Размеры цветка соответствуют размерам венчика. По разнообразию размеров, формы и окраски венчик далеко превосходит остальные части цветка. Различают *раздельно-* и *сростнолепестный венчики*. Раздельнолепестный венчик состоит из отдельных лепестков. В более развитых семействах раздельнолепестных (гвоздичных, крестоцветных) лепесток дифференцирован на узкую нижнюю

часть — ноготок и расширенную верхнюю — *пластинку*. Пластинка и ноготок расположены под прямым углом друг к другу.

В сростнолепестных венчиках различают трубку и перпендикулярно расположенный по отношению к ней отгиб, последний обычно дифференцирован на сросшуюся часть и зубцы, или лопасти. Место перехода трубки в отгиб обозначают как зев. Иногда отгиб не выражен и венчик состоит из трубки и зубцов (колокольчики). По количеству зубцов венчика обычно можно судить о числе лепестков, принявших участие в его образовании.

Однако 4-лопастный венчик у вероник возник из пяти лепестков, и задняя доля по происхождению двойная, что доказывается сравнительным изучением проводящей системы венчика.

В зеве возникают нередко различные чешуйки, валики и т.п., что особенно характерно для видов семейства бурачниковых. Их роль сводится, возможно, к тому, чтобы мешать проникновению нежелательных насекомых или воды в основание трубки. В тех же местах, только у раздельнолепестных венчиков, возникают привенчики, или коронки, усиливающие, очевидно, привлекательность венчика для опылителей. Привенчики в виде зубцов характерны для многих гвоздичных, например для обычной у нас на сырых лесных луговинках зорьки (*Lychnis flos-cuculi*). Коронки особенно известны у некоторых нарциссов.

Лепестки могут быть зубчатыми, выемчатыми, расщепленными и т.п. У некоторых гвоздичных (звездчатки — *Stellaria*) каждый лепесток рассечен почти до самого основания, так что создается впечатление 10-лепестного венчика, хотя в действительности лепестков пять.

По длине трубки различают *долихоморфные*, *мезоморфные* и *брахиморфные венчики* (греч. *dolychos* — длинный; *mezos* — средний; *brachis* — короткий). Увеличение длины трубки связано со специализированным опылением, в особенности при посредстве бабочек. Так, табак, тропические виды дурманов из семейства пасленовых опыляются бражниками, хоботок которых достигает длины 20–25 см.

Симметрия цветка связана чаще именно с венчиком. Актиноморфные венчики встречаются чаще у сравнительно примитивных семейств, таких, как лютиковые, розовые, гвоздичные, лилейные, но они характерны и для таких семейств, как зонтичные, мареновые, колокольчиковые, отчасти даже сложноцветные (трубчатые цветки). Во многих семействах зигоморфные венчики. Последние возникли в процессе эволюции в связи с приспособлением к избирательному насекомому опылению. Уже в семействе лютиковых можно видеть зигоморфные венчикообразные околоцветники у аконита и живокости. Раздельнолепестный зигоморфный венчик встречается у большинства мотыльковых. Пятичленный венчик у представителей этого семейства состоит из верхнего лепестка — флага, двух боковых лепестков — весел, или крыльев, и двух нижних, отчасти срастающихся между собой лепестков, образующих лодочку. Раздельнолепестные зигоморфные венчики имеются также у фиалок и орхидей. Во многих семействах возникли двугубые спайнолепестные венчики (губоцветные, норичниковые и др.). Такой венчик имеет трубку и две губы: верх-



Рис. 243. Цветки львиного зева 1 (заметио мешковидное вздутие в основании трубки венчика) и льнянки 2 со шпорцем

нюю и нижнюю. Плоскость симметрии делит венчик на левую и правую половину. Редко встречаются асимметричные венчики, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии (венчиковидный околоцветник у канн).

**Образование шпорцев.** В связи со специализированным опылением находятся и многочисленные случаи образования шпорцев в семействах лютиковых, маковых, фиалковых, бальзаминовых, орхидей и др. Шпорец представляет обычно полый вырост и возникает из лепестка или листочка простого околоцветника. На ранних этапах развития появляется мешковидное выпячивание, в дальнейшем удлинняющееся. Филогенетически эта первая стадия закреплена у львиного зева (рис. 243, поз. 1), тогда

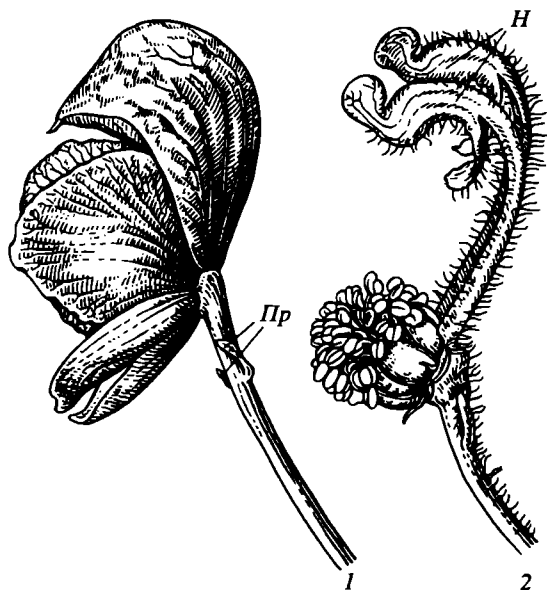


Рис. 244. Акониит (*Aconitum napellus*): 1 — цветок сбоку; 2 — цветок с удаленным околоцветником; Пр — предлистия; Н — нектарники

как у близкородственных льнянок существуют уже настоящие шпорцы (рис. 243, поз. 2). Возникновение шпорцевых образований, как уже сказано, стоит в тесной связи с выделением нектара. Последний отделяется стенкой самого шпорца или находящимися внутри шпорца нектарничками.

У аконита из семейства лютиковых — простой венчиковидный околоцветник, состоящий из пяти листочков весьма неодинаковых размеров (рис. 244, поз. 1), несколько напоминающий венчик мотыльковых в том отношении, что и здесь увеличивается верхний листочек, но в отличие от мотыльковых у аконита он становится шлемовидным. Цветок здесь не полностью распускается. Опыление производится исключительно шмелями, которые,

стремясь протиснуться внутрь шлема, касаются рылец и многочисленных пыльников. После удаления шлема можно видеть два причудливой формы нектарника (рис. 244, поз. 2).

У родственной акониту живокости околоцветник схож с околоцветником аконита, но вместо шлема развивается настоящий шпорец и, кроме двух нектарников, существуют еще два гомологичных органа (рис. 245, поз. 1) иной формы. Окраска всех

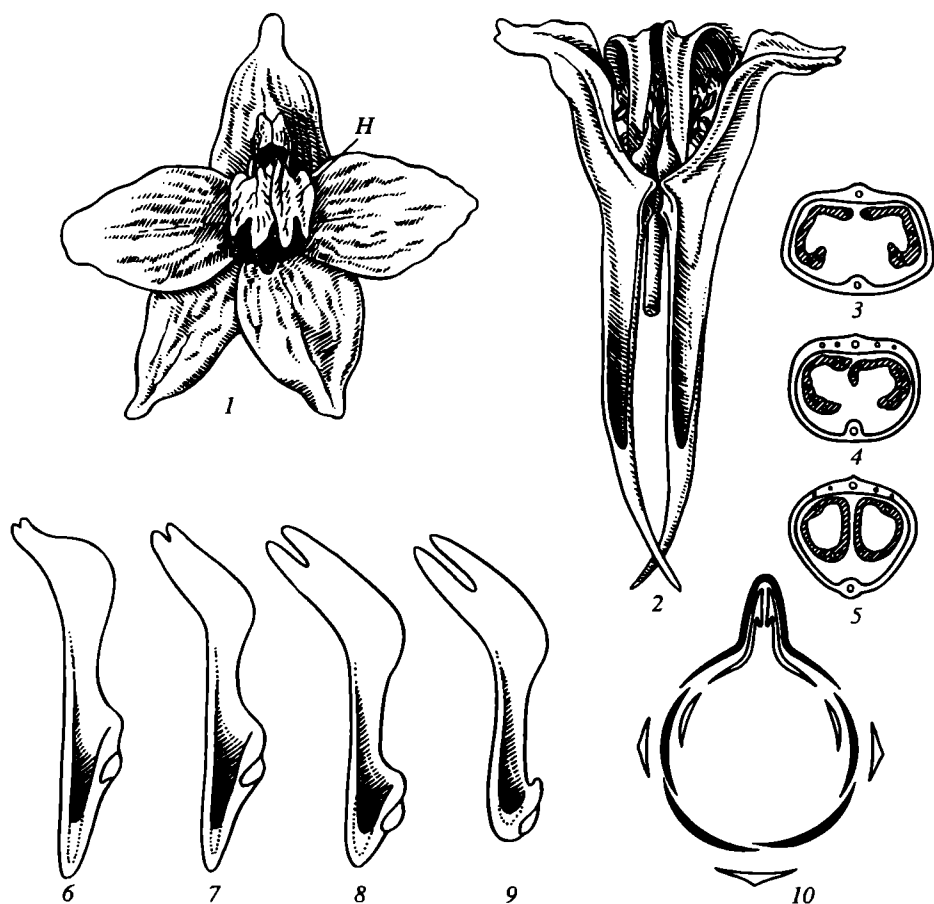


Рис. 245. Живокость (*Delphinium elatum*):

1 — цветок спереди; 2 — цветок без околоцветника, ориентация нектарников изменена; 3–5 — поперечный разрез через шпорец вместе с нектарниками, в верхушечной области (5) и ниже; 6–9 — схематическое изображение нектарников, показывающее гомологию между нектарниками обоих типов; 10 — диаграмма (без андроеца и гинецея); H — нектарники

четырёх отличается от окраски листочков околоцветника, что, несомненно, усиливает привлекательность цветка для насекомых. Замечательно, что по расположению и форме верхних частей нектарники как бы имитируют венчик губоцветного, образуя цветок в цветке. При этом верхняя губа образована двумя фертильными, т.е. выделяющими нектар, а нижняя — двумя стерильными органами. Именно по этому внутреннему цветку ориентируются насекомые-опылители. В противоположность акониту и сами нектарники обладают длинными шпорцами (рис. 245, поз. 2). Как видно на рис. 245, поз. 3–5, нектарники представляют в нижней части открытые, а в верхней — полые органы, вверху они уплощены и обнаруживают сходство с лепестками, расчлененными на ноготок и пластинку. Нет сомнения, что стерильные нектарники гомологичны фертильным, как это видно из рис. 245, поз. 6–9, ясно показывающего очевидное сходство между ними. Фертильные нектарники характеризуются развитием шпорцевидной части и меньшим расчленением верхней (соответствующей пластинке лепестка). Если сравнивать нектарники *Delphinium elatum* с нектарниками аконита, то они соответствуют главным образом верхней части последних.

В еще большей степени специализирован цветок у однолетних живокостей, например у *Consolida regaliai*. Помимо единственного плодолистика, замечательно строение нектарников. По удалении венчиковидного околоцветника с таким же шпорцем, как у живокости, обнаруживается единственный нектарник, шпорец которого находится внутри шпорца околоцветника (рис. 246, поз. 1). Обращают внимание два боковых крыла (рис. 246, поз. 2). Это обстоятельство, а также сравнение с диаграммой *D. elatum* (рис. 245, поз. 10) наводят на мысль, что в данном случае произошло срастание двух нектарников, особенно полное в верхней части. Последние три примера дают нам определенный морфогенетический ряд: аконит → живокости многолетние → живокости однолетние. Параллельно с явлениями редукции возрастала зигоморфия цветка.

**Происхождение венчика.** Лепестки произошли, по-видимому, из видоизмененных тычинок. Классическим примером, иллюстрирующим превращение тычинок в лепестки, может служить семейство кувшинковых, или водяных лилий, все представители которого ведут водный образ жизни. Водяная лилия, или кувшинка (*Nymphaea*), из-за красивых цветков во многих районах стала редким растением и нуждается в строгой охране; более обычна кубышка желтая (*Nuphar luteum*). У последней имеется окрашенный в яркий желтый цвет околоцветник из пяти листочков (соответствующий венчиковидной чашечке с расположением 2/5), а затем большое количество (чаще 13) узких лепестковидных органов, также спирально расположенных; далее следует большое число тычинок, причем по направлению к центру цветка тычиночные нити и связники становятся все более узкими. Внешние пыльники гораздо короче внутренних. Между самыми наружными из лепестков и самыми внутренними тычинками существуют все переходные ступени.

У кувшинки чашечка состоит из четырех листочков, а венчик в противоположность кубышке полностью развит и состоит из большого числа лепестков; по направлению к центру цветка лепестки уменьшаются в размерах, становятся более узкими и

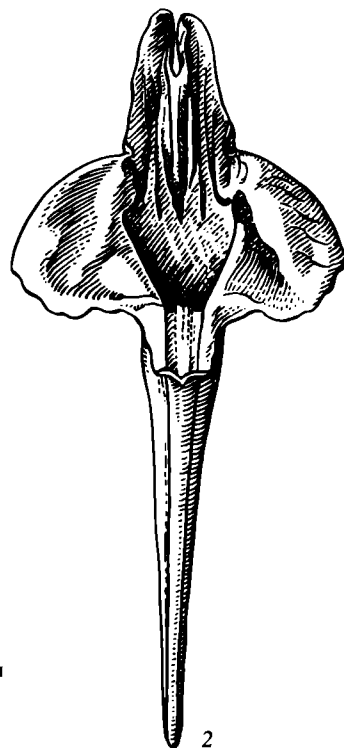
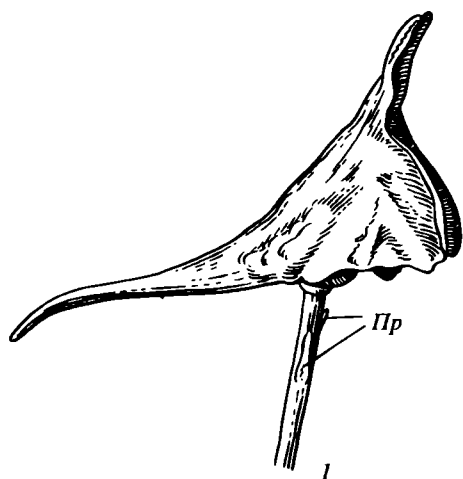


Рис. 246. Живокость (*Consolida regalis*):

1 – цветок без околоцветника; 2 – нектарник сверху; крылья расправлены; Пр – предлестья

напоминают лепестковидные органы кубышки. Самые внутренние лепестки можно рассматривать как переходные формы к тычинкам, эта часть цикла аналогична кубышке (рис. 247). Органы, потерявшие способность производить пыльцу, но сохранившие еще некоторые морфологические черты тычинок, называют *стаминодиями*.

Тычиночная природа лепестков очень ясна также у представителей семейств лютиковых, маковых, кактусовых, розовых и др. О тычиночном происхождении лепестков говорят также анатомические данные. У лютиковых, например, лепестки, в отличие от чашелистиков и подобно тычинкам, снабжены лишь одним пучком. Лепестки часто расположены на одной спирали с тычинками, и первый тычиночный след отходит непосредственно за последним лепестковым

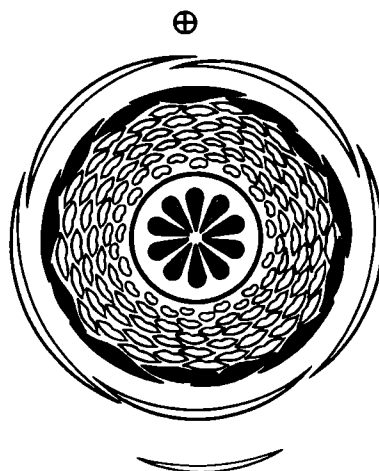


Рис. 247. Диаграмма цветка кубышки (*Nuphar luteum*)



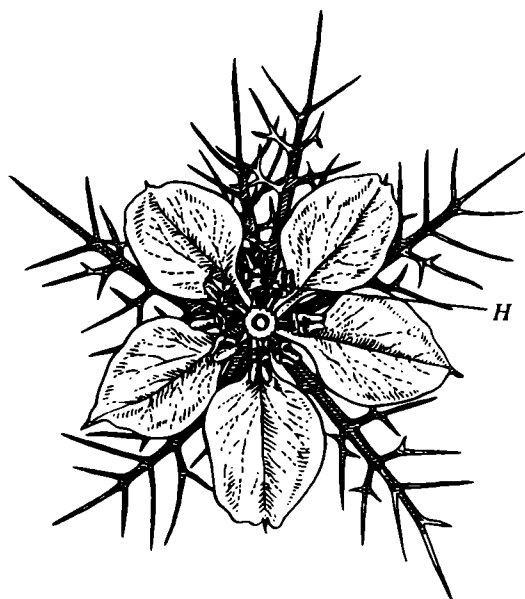


Рис. 248. Нектарники *H* в цветке чернушки (*Nigella damascena*)

следом. Как правило, лепестки обладают лишь однопучковым листовым следом, как и тычинки, тогда как следы чашелистиков имеют то же число пучков, что и листья данного растения. Это различие используется в качестве основного критерия при морфологическом анализе простых околоцветников. Из сказанного вытекает, что проблема разграничения венчика и чашечки решается сейчас не только в морфологическом, но и в филогенетическом аспекте.

**Нектарники.** О нектарниках говорилось ранее в связи со шпорцеобразованием у аконита и живокости. Но и у многих других лютиковых, у которых нет шпорцев, нектарники достигают часто большого разнообразия и сложности, например у культивируемой в составе так называемых мавританских газонов «девицы в зелени», или чернушки (рис. 248).

Среди наших лютиковых нектарники хорошо представлены у купальницы. Они возникают в довольно большом и непостоянном (как и все другие органы цветка) числе между листочками венчикообразного околоцветника и тычинками. Внешне нектарник имеет форму узкой пластинки, расширяющейся кверху и имеющей в верхней трети нектарную ямку. На лепестки эти нектарники внешне совершенно непохожи, однако нетрудно установить их гомологию с лепестками-нектарниками лютика. У последнего околоцветник двойной, пятичленный, окрашенный в желтый цвет, расчлененный на чашечку из пяти листочков и венчик из пяти лепестков. Однако лепесток лютика в то же время служит и нектарником. Нектарная железка прикрыта чешуйкой, как у *Nigella*. Строение лепестков-нектарников лютика в общем соответствует стаминодиям-нектарникам купальницы. Морфологическое различие сводится к тому, что у лютика по сравнению с купальницей хорошо выражена верхняя часть — пластинка.

В свете сказанного устанавливается морфогенетический ряд от тычинок через стаминодии-нектарники (купальница) к лепесткам-нектарникам (лютик).

Нектарники могут и не являться частями цветка, а возникать в качестве железистой ткани. Часто встречается так называемый *диск*, представляющий обычно кольцевидное, звездчатое или иной формы образование, возникающее на цветоножке при основании завязи. Диск характерен, например, для бересклетовых, кленовых, рутовых,

виноградных, а также губоцветных. У крестоцветных нектарники представляют различной формы *бугорки*, появляющиеся около тычинок (чаще у более коротких), а иногда *кольцеобразные валики*, окружающие отдельные тычинки.

У зонтичных образуется так называемый *надпестичный диск* при основании столбиков, на верхушке завязи, функционирующий как нектарник. Нектарники у зонтичных лежат совершенно открыто, и цветки представителей этого семейства посещаются исключительно неспециализированными опылителями, главным образом мухами и жуками (кожеды, цветочные усачи и др.). С этим, очевидно, связано отсутствие у подобных цветков приятного запаха. Нектарники, образованные определенными частями гинецея, встречаются и в других семействах; у некоторых однодольных, например лилейных и амариллисовых, нектар образуется внутри перегородок, разделяющих гнезда завязи.

Из изложенного ясно, сколь велико разнообразие нектарников у цветковых растений. Несомненно, что образование их имело громадное значение в эволюции, главным образом в связи с приспособлениями к насекомопопылению. У ветроопыляемых растений нектарники часто отсутствуют.

В нектаре содержатся различные сахара (25–75%) и в ничтожных количествах иные органические и неорганические соединения. О количестве выделяемого нектара можно судить по следующим цифрам: чтобы собрать 1 г меда, пчела должна посетить 1500 цветков белой акации; 1 кг меда собирается примерно с 6 000 000 цветков клевера.

**Морфогенез цветка.** Органы цветка развиваются в виде экзогенных выростов на апексе. Процесс напоминает возникновение листьев на вегетативном побеге. Развитие происходит в акропетальной последовательности (рис. 249). В более примитивных группах покрытосеменных, где цветок полностью ациклический, все части развиваются последовательно (например, у большинства многоплодниковых); в более развитых группах с циклическими цветками члены каждого круга закладываются одновременно.

Изучение морфогенеза необходимо при установлении происхождения органов цветка. Принято считать, что заложение чашечки всегда предшествует образованию

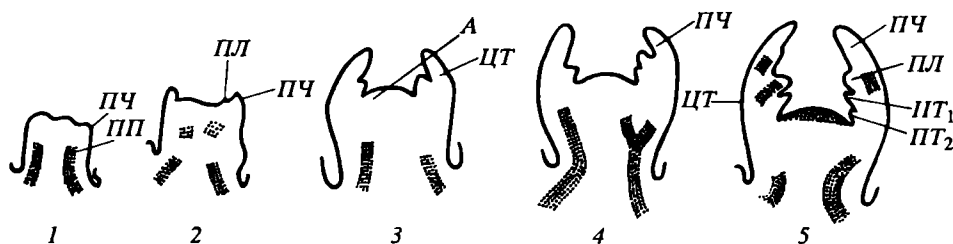


Рис. 249. Развитие цветка миндаля обыкновенного (*Amygdalus communis*);

1–5 – последовательные фазы развития цветка; ПЧ – примордий чашелистика; ПП – проводящий пучок; ПЛ – примордий лепестка; ЦТ – цветочная трубка; А – апекс; ПТ<sub>1</sub> и ПТ<sub>2</sub> – примордий тычинки соответственно 1-го и 2-го кругов

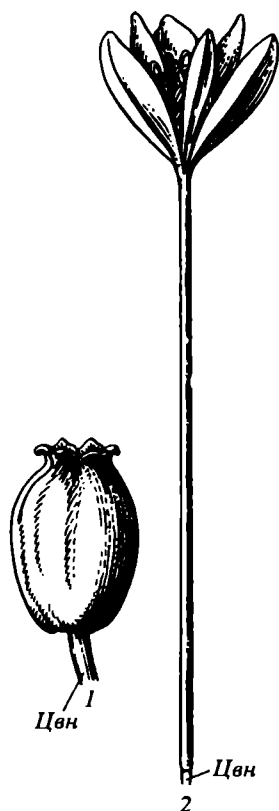


Рис. 250. Цветки двух видов лилейных:

1 — мышиный гиацинт (*Muscari comosus*); 2 — безвременник (*Colchicum autumnale*); Цвн — цветоножка

венчика. Если, после того как венчик возник, снаружи от него образуются какие-либо органы, можно думать, что они не соответствуют истинной чашечке.

Развитие сростнолистных чашечек и сростнолепестных венчиков может происходить по-разному: у одних образуются отдельные бугорки, а под ними вырастает сплошное кольцо, дающее впоследствии трубку; у других члены того или иного круга при появлении имеют такое широкое основание, что с самого начала срastaются в виде валика, а дольки или зубчики обособляются позже.

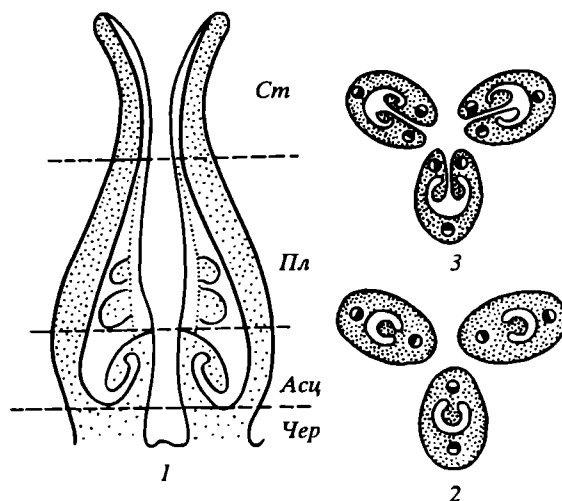
О том, какого разнообразия достигает соотношение трубки и долей околоцветника даже в одном семействе, можно судить из сопоставления безвременника и мышиного гиацинта (*Muscari*). У первого чрезвычайно длинная и тонкая трубка, во много раз превышающая хорошо выраженные доли околоцветника; у второго сильно вздутая трубка и мелкие зубчики (рис. 250).

У тычинок расчленение на нить и пыльник происходит сравнительно поздно, причем нить возникает позже пыльника и может интенсивно удлиняться на поздних этапах развития цветка вследствие интеркалярного роста. Акропетальная последовательность возникновения органов цветка нарушается чаще всего как раз в андроеце. У некоторых растений, имеющих два круга тычинок, наружный круг возникает позже внутреннего (например, сассапариль — *Smilax*). В ряде случаев в каждом круге закладывается небольшое число тычиночных бугорков (чаще пять), однако в дальнейшем они подвергаются расщеплению, и в цветке оказывается гораздо большее число тычинок. Это характерно, например, для розоцветных. Многие ученые полагают, что в данном случае и филогенетически большое число тычинок возникло вторично.

Свободные плодолистки на ранних этапах развития напоминают щитовидные листья, сидящие на коротких черешках, так называемая *пельтатная* (лат. *pelta* — щит) стадия. Затем рост происходит более интенсивно на нижней стороне, чем на верхней, вследствие чего возникает полость, которая вначале незамкнута, так как края не срastaются; срастание происходит позже. Нетрудно представить себе, что возникающий при этом брюшной шов не доходит до дна завязи. В верхней части плодолистика, которая остается стерильной, обособляются столбик и рыльце. Снизу вверх различают, таким образом, в плодолистике следующие зоны: а) черешковую; б) асцидиатную (греч. *ascus* — сумка), без брюшного шва; в) пликатную, зону срастания; г) зону стилодия (рис. 251). Кроме плодолистиков с отчетливо выраженной асцидиатной зоной

Рис. 251. Апокарпный гинецей из трех плодolistиков:

1 — схема строения пестика (Ст — зона стилодия; Пл — пликатная зона; Асц — асцидиатная зона; Чер — зона черешка); 2 и 3 — поперечные разрезы на уровнях соответственно Асц и Пл



и почти горизонтальным брюшным швом, имеются и такие, у которых черешковая и асцидиатная зоны подавлены, а зона срастания удлинена. Наконец, в ряде случаев в онтогенезе вообще не возникает стадия щитовидного листа и обе нижние зоны отсутствуют. Тогда плодolistик выглядит как *кондупликатный*, т.е. сложенный вдоль орган.

Данные морфогенеза цветка часто используют для воссоздания его филогенеза. Однако делать это следует с большой осторожностью. Многие филогенетические события в эволюции цветка в его морфогенезе проявляются далеко не всегда. Так, спайнолепестный венчик, очевидно, возник из раздельнолепестного. В ряде случаев это доказывается морфологически: на флоральном апексе сначала возникают отдельные примордии и лишь на следующих стадиях — базальное меристематическое кольцо, позже превращающееся в трубочку околоцветника (например, у купены). В других случаях, однако, сразу же образуется кольцевой валик, доли же и зубцы венчика обособляются позже. То же можно сказать о ценокарпном гинецее.

Размеры раскрывшегося цветка весьма различны. Не более 0,01% цветковых растений обладают цветками в диаметре крупнее 10 см. Самые крупные цветки у тропических раффлезий, паразитирующих на корнях цветковых. Они достигают в диаметре 1 м.

Необычайно разнообразная окраска лепестков (главным образом красных и синих оттенков) чаще всего зависит от антоцианов, растворенных в клеточном соке. Желтые окраски обусловлены антохлорами (георгины, мак) или хромопластами. Белого пигмента в цветках не бывает, белая же окраска зависит от отсутствия пигментов и отражения световых лучей. Черная окраска представляет на самом деле очень сгущенные темно-фиолетовые или темно-красные тона. Как правило, в пределах семейства наблюдается широкий диапазон окраски венчика. Однако, например, у видов крупного семейства тыквенных не вырабатываются антоцианы, в связи с чем цветки имеют лишь белую и желтую окраску.

**Махровые цветки.** Махровыми цветками называют цветки с ненормально увеличенным числом лепестков. В большинстве случаев они возникают в результате превращения в лепестки тычинок, а иногда и плодолистиков. Стало быть, объектами для получения махровых форм в основном служат цветки с большим количеством тычинок. Поскольку именно на махровости основано выведение культурных роз и пионов, это явление с давних пор использовали в хозяйстве.

Махровость может возникать и иными путями: в результате расщепления лепестков (фуксии), увеличения числа кругов в околоцветнике (тюльпаны, лилии). Махровость соцветий-корзинок сложноцветных получается вследствие превращения срединных трубчатых цветков в язычковые (садовые астры — *Callistephus*, георгины). Явление махровости подтверждает, что тычинки и лепестки имеют общее происхождение. Следует иметь в виду, что махровость относится к тератологическим (греч. *teratos* — уродство) явлениям. Иногда наблюдается как бы прорастание цветка — *пролификация* (лат. *proles* — потомство, произрастание и *fego* — несу), когда его ось сильно удлиняется, образуя над цветком облиственный побег или новый цветок. Это явление можно нередко наблюдать у гравилата. В явлении пролификации видят как раз подтверждение той точки зрения, согласно которой цветок представляет метаморфизированный побег.

#### 4.2.1.2 Андроец

**Общая характеристика.** Совокупность тычинок в цветке называют *андроец*. Количество тычинок в цветке может быть весьма различно — от одной до нескольких сотен. Однако у большинства растений тычинок сравнительно немного. Так, у ирисовых — 3, у сложноцветных — 5, у лилейных — 6, у мотыльковых — 10. Известны также растения с двумя (вероника, ива) и даже с одной тычинкой. Как правило, количество тычинок постоянно для одного и того же рода. Нередко тычинки различаются по длине тычиночных нитей. Так, крестоцветные имеют 2 короткие и 4 длинные, губоцветные — 2 более длинные и 2 более короткие тычинки. В ряде семейств имеет место срастание тычиночных нитей. В тропическом семействе *Meliaceae* все 10 тычиночных нитей срастаются в трубочку, в семействе мотыльковых обычно 9 тычинок срастаются, а одна остается свободной, у зверобойных тычинки срастаются в пучки, для сложноцветных характерно склеивание пыльников и т.д. Удивительное разнообразие в андроеце дало основание Линнею для построения его знаменитой системы.

Тычинка состоит из *тычиночной нити* и *пыльника*. Пыльник имеет две половинки, отделенные друг от друга *связником*, который составляет собственно продолжение тычиночной нити. Каждая половинка пыльника (тека) имеет два *пыльцевых гнезда*, в которых образуются микроспоры, впоследствии пылинки.

Тычиночные нити бывают иногда очень длинные (рис. 252, а), часто выступающие из околоцветника, а иногда, напротив, значительно короче пыльников (картофель). Обычно они в сечении округлые, однако бывают и плоские, часто широкие (у

многих луков). У различных видов и родов нити всех или некоторых тычинок в разной степени опушены (например, у корвяков, многих гвоздичных). Сосудистый пучок внутри тычиночной нити рассматривается нередко как протостела.

Связник обычно заметен, если рассматривать пыльник с нижней стороны (т.е. со стороны, противоположной центру цветка); напротив, с верхней стороны благодаря сближенным текам его не видно (рис. 252, а, поз. 2). Можно различать также интрорзную (рис. 252, б, поз. 1) и экстрорзную (рис. 252, б, поз. 2) ориентации пыльника, что связано со способом опыления (см. подразд. 4.2.1.7).

Пыльники иногда несут бугорки, выросты и т.п., называемые придатками пыльников. В одних случаях они малозаметны (например, у сложноцветных), в других случаях могут иметь своеобразную форму и яркую окраску. Это особенно характерно для многих солянок из семейства маревых, обитающих в пустынных районах.

Выше было обращено внимание на разнообразие в строении андроея; следует отметить, что не всегда легко решить, имело место, например, срастание тычиночных нитей или, напротив, расщепление. В этом случае используют данные онтогенеза цветка.

У некоторых растений тычинки имеют необычно сложный вид. У клещевины, например, имеются ветвистые тычинки, которые сторонниками теломной теории рассматриваются в качестве исходных, примитивных.

**Происхождение и эволюция тычинки.** Многие ученые полагают, что тычинки развились из микроспорофиллов каких-то голосеменных предков в результате значительной редукции. Наиболее примитивны, стало быть, тычинки, в наибольшей степени обнаруживающие листовой характер. Подобные тычинки имеются прежде всего среди многоплодниковых. Весьма интересна в этом отношении *Degeneria vitiensis* (*Degeneria* — по имени Отто Дегенера (Degener), исследователя флоры, нашедшего растение в 1942 г. и *vitiensis* — по названию Вити-Леву — одного из островов Фид-

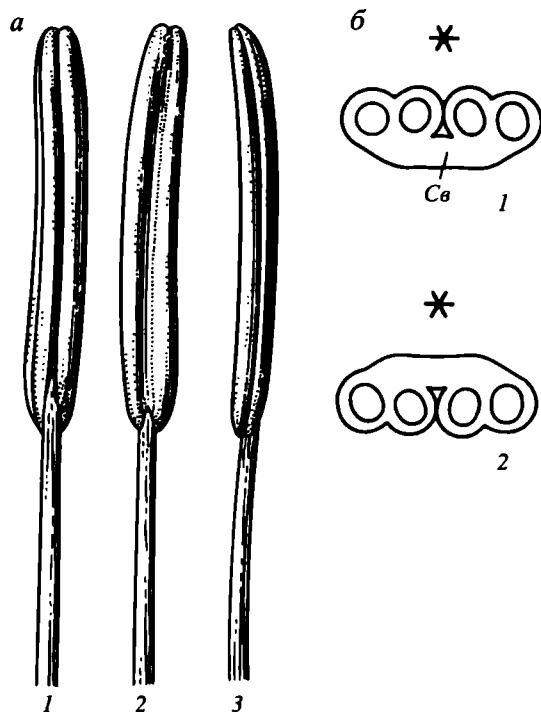


Рис. 252. Тычинки и схемы строения пыльников:

а — тычинка лилии (*Lilium candidum*) спереди 1, сзади 2 и сбоку 3; б — схема строения пыльника с интрорзной 1 и экстрорзной 2 ориентациями; Cв — связник; звездочками обозначена ось цветка

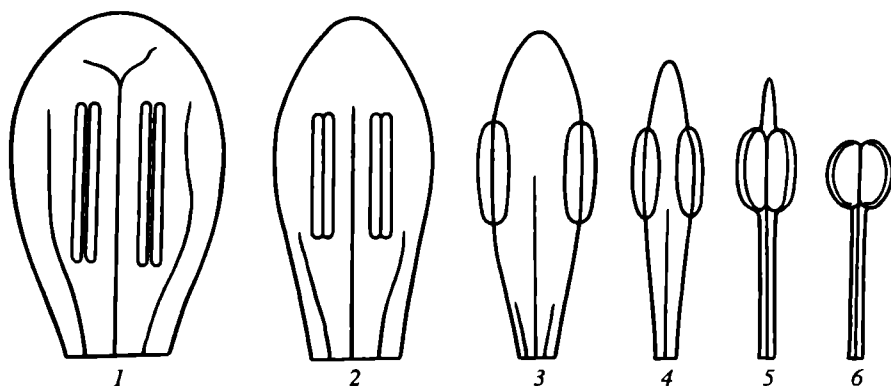


Рис. 253. Схема эволюции тычинки от примитивного типа *Degeneria* 1 до специализированных тычинок большинства покрытосеменных 6

жи) — единственный представитель семейства дегнериевых порядка магнолиецветных.

Дегнерия — довольно крупное дерево, обитающее только на островах Фиджи и известное науке лишь с сравнительно недавних пор. Андроец в цветках дегнерии состоит из 30—40 широких плоских тычинок, на нижней стороне которых располагаются попарно сближенные микроспорангии (рис. 253, поз. 1). Здесь нет еще дифференцирования на тычиночную нить, пыльник и связник. Между тычинками и гинецеем располагаются стаминодии с редуцированными пыльниками.

Весьма примитивны также тычинки *Himantandra* — единственного рода семейства *Himantandraceae*, того же порядка магнолиецветных (Северо-Восточная Австралия, Новая Гвинея, Молуккские острова), однако они представляют уже следующую ступень эволюции (рис. 253, поз. 3).

В процессе дальнейшей эволюции цветка покрытосеменных широкие лентовидные тычинки переходят в более специализированные, дифференцированные на тычиночную нить, связник и пыльник. У некоторых современных растений сохраняется продолжение связника над пыльником — *надсвязник*, который можно видеть у представителей таких эволюционно развитых семейств многоплодниковых, как, например, барбарисовые (рис. 253, поз. 5). У большинства современных растений половинки пыльника слились в один четырехгнездный пыльник, который благодаря редукции надсвязника оказывается на верхушке тычинки. Расположение пыльника на верхушке тычиночной нити оказывается, таким образом, вторичным. Схематически эволюция тычинки представлена на рис. 253.

Некоторые авторы не согласны с такой трактовкой тычинки, считая, что последняя в прошлом никогда не была листовым органом и тычинки типа *Degeneria* вторичны, а первичны ветвистые тычинки, как у мальвовых и некоторых молочайных. Первично также расположение микроспorangиев наверху тычинки. Подробнее об этом будет сказано далее.

У более примитивных семейств тычинки располагаются спиралью и число их неопределенное, иногда очень большое, но в большинстве покрытосеменных тычинки расположены циклически, в определенном числе.

#### 4.2.1.3 Микроспорогенез и мужской гаметофит

**Пыльник и микроспорангий.** Пыльник можно гомологизировать с верхушкой микроспорофилла, у которого листовая часть редуцировалась и несет сросшиеся микроспорангии. Пыльник прикрепляется к нити неподвижно или бывает качающимся (лилии, злаки и др.).

На ранних этапах онтогенеза пыльник состоит из однородных клеток, окруженных эпидермой. В дальнейшем под эпидермой дифференцируются тяжи так называемой *археспориальной ткани*. В результате периклинальных делений археспориальных клеток возникают париетальный (наружный) и спорогенный (внутренний) слои клеток микроспорангия. Клетки париетального слоя делятся периклинальными и антиклинальными делениями, в результате чего образуются несколько слоев (их число таксоноспецифично), входящих в состав стенки микроспорангиев. Спорогенные клетки преобразуются в *микроспороциты* (*материнские клетки спор*). Существуют различные типы формирования стенки микроспорангиев (центробежный, центростремительный), различающиеся последовательностью формирования слоев.

Слой клеток, лежащий непосредственно под эпидермой, т.е. самый наружный из слоев, возникающих в результате деления париетальных клеток, образует *эндотеций*, достигающий наибольшего развития в зрелом пыльнике.

По-видимому, именно эндотеций — самый наружный слой стенки микроспорангия, а эпидерма относится к микроспорофиллу; таким образом, микроспорангий цветковых погружен под эпидерму микроспорофилла.

В клетках эндотеция образуются фиброзные утолщения, представленные в виде поясков. Клетки эндотеция содействуют вскрыванию пыльника (рис. 254).

Фиброзные утолщения не образуются у некоторых водных растений с цветками, развивающимися в воде, например, у роголистиковых, а также в *клеистогамных*, никогда не открывающихся цветках. Утолщения в эндотеции не образуются также у тех растений, пыльники которых вскрываются порой; при этом происходит разрушение определенных клеток у вершины пыльника (пасленовые). Известны и иные способы вскрывания пыльника.

Под эндотецием располагаются средние слои, состоящие из некрупных клеток, исчезающих, как правило, во время мейоза в материнских клетках микроспор.

Самый внутренний слой стенки пыльника — *тапетум*, или *выстилающий слой*, — играет важную физиологическую роль в транспорте питательных веществ в клетки спорогенной ткани. На стадии мейоза в материнских клетках микроспор клетки тапетума обычно становятся многоядерными. Многоядерность и ультраструктурная характеристика клеток тапетума (обилие митохондрий, рибосом, диктиосом, наличие



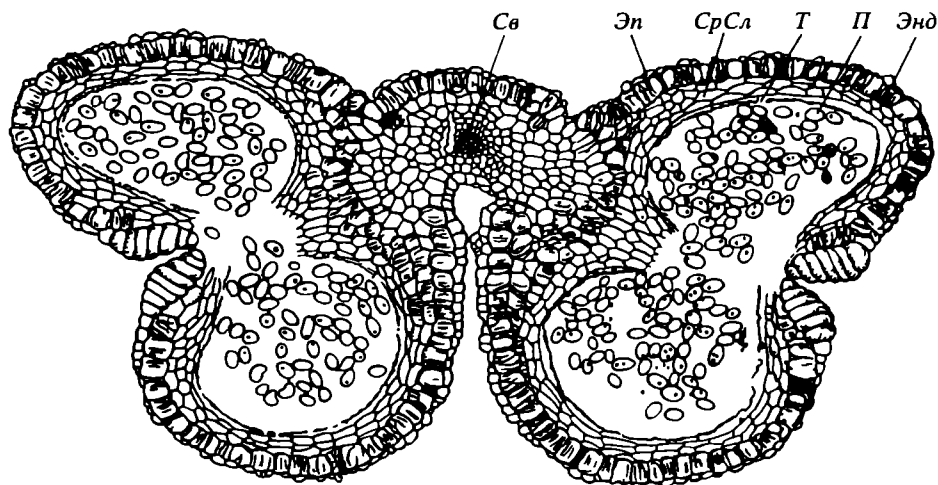


Рис. 254. Поперечный разрез пыльника лилии (*Lilium philadelphicum*):

Св — связник; Эп — эпидерма; Энд — эндотеций; СрСл — средние слои; Т — тапетум; П — пылинки

белков, липидов и углеводов в их цитоплазме) на определенных стадиях развития свидетельствует о высокой метаболической активности клеток тапетума.

К тому времени, когда микроспоры начинают отделяться друг от друга, клетки тапетума обычно разрушаются, сохраняясь в виде пленки в зрелом пыльнике. У некоторых растений в результате реорганизации клеток тапетума образуется *периплазмодий*, характеризующийся разрушением клеточных оболочек и слиянием протопластов.

**Микроспорогенез.** Микроспоры возникают из материнских клеток микроспор в результате мейоза. Число тяжей микроспороцитов обычно постоянно для каждого вида растений: например, у пшеницы — 4–6, у ржи — 11–12, а у кукурузы — 4–5. Профаза мейоза наиболее продолжительная. В ранней профазе микроспороциты изолируются друг от друга каллозными оболочками. В анафазе мейоза I происходит редукция хромосом. Телофаза приводит к образованию диады, за интерфазой следует мейоз II, проходящий по типу митоза и приводящий к образованию тетрады гаплоидных микроспор.

Известны три типа формирования тетрад микроспор: сукцессивный, симультанный и промежуточный. *Сукцессивный тип* характеризуется тем, что формирование фрагмопласта и образование перегородки (клеточной пластинки) происходят последовательно. Сначала, после деления ядер в мейозе I образуется диада, а после мейоза II — тетрада микроспор. При *симультанном типе* лишь после мейоза I образуется диада без клеточной перегородки и лишь после мейоза II происходит одновременный цитокinesis и образование четырех микроспор. Микроспоры в тяже окружены каллозными оболочками.

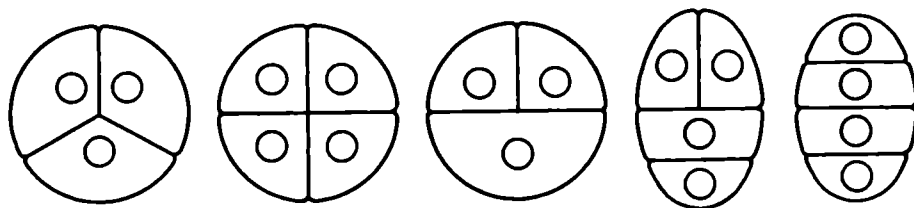


Рис. 255. Схема различных типов расположения микроспор в тетрадах

Расположение микроспор в тетрадах чаще всего тетраэдральное, но бывают и другие варианты (рис. 255). В большинстве случаев стадия тетрады кратковременна и микроспоры очень скоро обособляются друг от друга. Однако у некоторых растений тетрады сохраняются, образуя сборные пыльцевые зерна (некоторые многоплодные, росянка, элодея, рогоз, некоторые ситниковые и др.). У мимозовых пыльцевые зерна объединены в более крупные образования, содержащие до 64 клеток, а у многих ластовневых и орхидей все пылинки остаются в единой массе, называемой *поллинием*. У представителей двух последних семейств образование поллиниев связано со специализированным насекомопылением. В связи с этим их цветки обладают весьма сложным строением.

**Мужской гаметофит.** Развитие мужского гаметофита покрытосеменных сводится к одному делению. К моменту прорастания микроспора подвергается значительной вакуолизации и деление происходит в пристенном слое цитоплазмы. В результате возникают маленькая *генеративная клетка* и большая клетка — «клетка пыльцевой трубки», или *сифоногенная клетка*. Эту клетку нередко называют вегетативной, что не совсем удачно, так как приводит к гомологизации ее с проталлиальными клетками голосеменных, которые, в свою очередь, представляют рудименты вегетативных клеток заростков. Проталлиальные клетки у покрытосеменных полностью утрачены. Весь мужской гаметофит состоит, стало быть, всего из двух (!) клеток. Весьма поучительно сравнение развития мужского гаметофита покрытосеменных и, например, сосны как представителя хвойных (рис. 256). Оно показывает, что первый возник в результате резкого сокращения всего морфогенеза, причем выпали начальные и конечные стадии.

У сосны мужской гаметофит образуется после четырех делений (1–4); у покрытосеменных сохранилось лишь третье деление, отсутствуют проталлиальные клетки и стерильная антеридиальная клетка. Функция сперматогенной клетки перешла к генеративной клетке. Очевидно, мужской гаметофит цветковых произошел от мужского гаметофита голосеменных, а последний — от гаметофита папоротникообразных, однако прямая гомологизация сифоногенной и генеративной клеток с какими-либо клетками заростка папоротникообразных невозможна. Их можно сравнивать лишь с клетками, которые возникают на ранних стадиях онтогенеза заростка. Так, генеративную клетку покрытосеменных можно рассматривать как гомолог первичной сперматогенной клетки папоротникообразных.

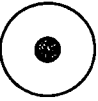




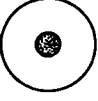
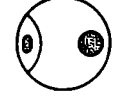
Типы развития мужского гаметофита (пыльцы)	Микроспора	Развитие мужского гаметофита			
		1	2	3	4
Тип сосны					
Тип цветкового растения		X	X		X

Рис. 256. Схема возникновения мужского гаметофита у сосны (верхний ряд) и цветкового растения (нижний ряд):

ПК<sub>1</sub>, ПК<sub>2</sub> – проталлиальные клетки; СпК – сперматогенная клетка; СК – сифоногенная клетка; ГК – генеративная клетка; СтАК – стерильная антеридиальная клетка; АИ – антеридиальная инициаль

Генеративная клетка вначале прилегает к оболочке микроспоры, но потом все более перемещается в цитоплазму клетки трубки.

Гаметогенез начинается с деления генеративной клетки, которое происходит либо в пыльцевом зерне, либо в пыльцевой трубке. В зависимости от этого пыльцевые зерна могут быть двух- или трехклеточными. Это таксоноспецифичный признак. Образующиеся в ходе гаметогенеза спермии по форме, величине и строению различны у разных видов растений.

В цветках имеется множество приспособлений, защищающих пыльцу от дождя. У многих растений поникают цветки (ландыш, брусника) или соцветия; у других во время дождя цветки или соцветия-корзинки закрываются; у третьих цветки расположены под защитой листьев (липа, недотрога). У ирисов тычинки спрятаны под лепестковидными лопастями рылец и т.п.

**Пыльцевые зерна и палинология.** Пылинка (иначе пыльцевое зерно) по сути представляет собой *мужской гаметофит покрытосеменных*. Оболочка микроспоры после описанных выше делений оказывается оболочкой пылинки. Однако только на стадии пылинки, а не микроспоры оболочка достигает полного развития. Форма, размеры пыльцевых зерен и строение их оболочек поражают разнообразием. Размеры пылинки колеблются в диаметре от нескольких (некоторые бурачниковые) до 240 мкм (около 1/4 мм) (например, у некоторых мальвовых). В целом, примитивные семейства обладают более крупными пылинками, однако очень крупные пылинки бывают и у представителей такого высокоразвитого семейства, как тыквенные. Наблюдается некоторая зависимость размеров пылинки от размеров цветка. Однако наиболее важным фактором, связанным с размером пыльцы, оказывается, по-видимому, расстояние, которое должна пройти пыльцевая трубка, т.е. длина столбика. Впрочем, существуют и другие факторы, влияющие на размер пылинки.

Форма пыльцевых зерен, как сказано ранее, весьма разнообразна. Они могут быть шаровидными, эллипсоидальными, нитевидными и т.д.

Оболочка пылинки (спородерма) состоит из двух главных слоев: внутреннего — интины и наружного — экзины. *Интина* представляет собой тонкую и нежную пленку, состоящую в основном из пектиновых веществ; *экзина* по сравнению с интиной относительно толстая и слоистая, кутинизированная, содержит чрезвычайно стойкие углеводы спорополленины, нерастворимые в кислотах и щелочах. Экзина, в свою очередь, состоит из двух слоев: наружного — *сэкзины* (сэкзина — экзина с прибавлением первой буквы «с» термина «скульптура», т.е. скульптурная часть экзины) и внутреннего — *нэкзины* (нэкзина — экзина с прибавлением первой буквы «н» (от *non*), т.е. нескульптурная часть экзины). Именно по строению нэкзины различают пыльцевые зерна покрытосеменных и голосеменных. У первых она неслоистая или состоит из двух слоев, у вторых она имеет явную слоистость. Строение сэкзины крайне разнообразно и вместе с тем постоянно в пределах таксономических групп, что имеет немалое систематическое значение. На поверхности сэкзины возникают различные бугорки, гребешки, шишечки и т.п., для обозначения которых разработана довольно сложная терминология. В экзине обычно имеются утонченные места или даже сквозные отверстия, служащие для выхода пыльцевой трубки. Любое такое место или отверстие называют *апертурой*. Расположение и форма апертур характеризуются большим разнообразием. По расположению апертуры могут быть полярными, зональными (находящимися на экваторе или на линиях, параллельных экватору) или глобальными (равномерно рассеянными по всей поверхности). По форме апертуры делятся на борозды и поры.

На рис. 257 схематически показаны основные типы оболочки пыльцевых зерен и возможные пути их эволюции. Несомненно, что однобороздные пыльцевые зерна наиболее примитивны. Только такие пыльцевые зерна встречаются у голосеменных растений. Среди покрытосеменных однобороздные пыльцевые зерна имеются главным образом у многоплодниковых. В частности, ими обладают все представители порядка магнолиевых, где сосредоточено наибольшее число примитивных признаков. Из однобороздных пыльцевых зерен возникают другие типы вследствие увеличения количества апертур и изменения их формы.

Большинство двудольных характеризуется трехбороздной пылью. У однодольных фиксируется главным образом однопоровый тип. Однако среди многоплодниковых (лютиковые, магнолиевые и др.) существуют почти все типы апертур.

Как было сказано ранее, удивительное разнообразие строения спородермы и вместе с тем ее константность и устойчивость привели к возникновению особой отрасли ботаники — *палинологии*, которая начала бурно развиваться в нашей стране с 30-х годов прошлого века. Весьма существенно, что пыльца прекрасно сохраняется в ископаемом состоянии, и анализ торфов, содержащих пыльцу, позволяет установить систематический состав флоры предыдущих периодов, уловить изменения климата в тех случаях, когда иные данные оказываются совершенно недостаточны. Наши сведения о климате и растительности голоцена, начавшегося 8–10 тысяч лет назад, основаны, в первую очередь, на спорово-пыльцевом анализе. Последний находит применение также в пчеловодстве. Ясно, что изучение пыльцевых зерен приобретает очень большое значение.

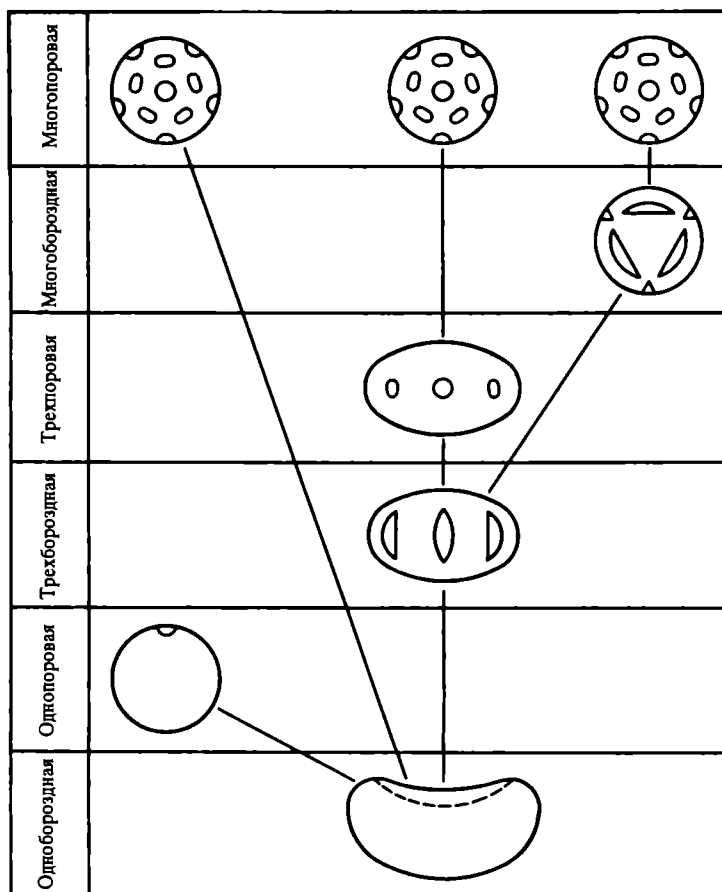


Рис. 257. Схема эволюции оболочки пыльцевых зерен покрытосеменных

Детальное изучение оболочки пыльцевых зерен ведется с применением светового, а в некоторых случаях и электронного микроскопа. Изучению пыльцевых зерен предшествует использование различных методов их обработки. Строение оболочки изображают на палинограммах, где иллюстрируют вид с экватора, оптический разрез и детали ее строения.

#### 4.2.1.4 Гинецей

**Общая характеристика.** Гинецеем называют совокупность плодолистиков в цветке, образующих один или несколько пестиков. В пестике различают самую нижнюю вздутую часть – завязь, содержащую семязачатки, (в апокарпном пестике – *стилодий*), отходящий обычно от верхушки завязи, и самую верхнюю часть – *рыльце*.

Роль рыльца заключается в восприятии пыльцы. Столбик (или стилодий) приподнимает рыльце вверх, иногда довольно значительно, что связано с определенными конкретными вариантами опыления цветка. Морфология пестиков чрезвычайно разнообразна и несет как определенные черты развитости или примитивности, так и систематические и приспособительные особенности. Первое зависит прежде всего от явлений срастания в гинецей, наличия верхней или нижней завязи и т.п., последнее связано главным образом с особенностями опыления. Для многих растений, в основном примитивных семейств, характерно отсутствие столбика (большинство лютиковых, магнолиевых, мак, рис. 258), столбики часто не развиты и у многих ветроопыляемых форм, например у злаков. Напротив, в других цветках (например, у лилий), также ветроопыляемых, столбики достигают значительной длины. Следует иметь в виду, что в крупных цветках длинные столбики выносят рыльце высоко вверх и тем самым облегчают опыление, однако при этом значительно удлиняется путь пыльцевой трубки. Рыльце, находящееся непосредственно на завязи, называют *сидячим*. Для некоторых растений характерно неравномерное разрастание завязи, в результате чего столбик отходит как бы сбоку завязи (лапчатка, земляника) или между ее лопастями (бурачниковые, губоцветные).

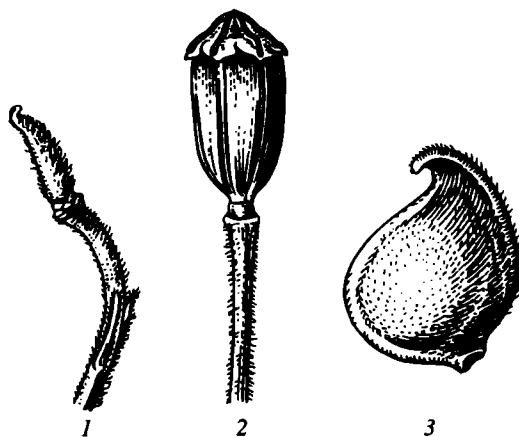


Рис. 258. Различные пестики:

1 — живокость (*Delphinium ajacis*); 2 — мак; 3 — лютик

**Происхождение гинецея.** Еще Гёте утверждал листовую природу плодолистика. Действительно, во многих случаях обращают внимание черты сходства плодолистиков и вегетативных листьев. Рассмотрим в качестве примера пестик гороха, который состоит из одного плодолистика. Последний представляет удлиненное образование с хорошо дифференцированными завязью, стилодием и рыльцем; весьма любопытна ориентация стилодия (рис. 259, поз. 1, 2). После цветения лепестки и тычинки опадают, затем сморщивается и отпадает стилодий с рыльцем; напротив, чашечка сохраняется, а завязь начинает интенсивно развиваться (рис. 259, поз. 3–6), преобразуясь в плод. Стороны завязи по брюшному и спинному швам в различной степени выпуклы, на более поздних стадиях развития это различие почти утрачивается. Завязь представляет полый орган, однако, как хорошо известно, в молодых плодах полость еще настолько сужена, что противоположные стороны соприкасаются. На этой стадии легко, надорвав брюшной шов, придать всему образованию облик простого цельного зеленого листа со средней жилкой (спинным швом) и семязачатками по краям (см. рис. 259, поз. 6). Создается впечатление, что плодолистики возникли в результате

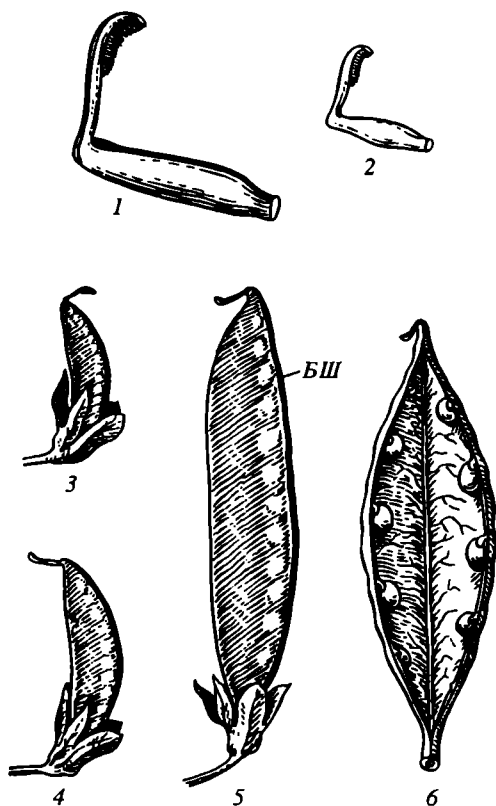


Рис. 259. Плодолистик гороха (*Pisum sativum*):

1 – во время цветения; 2–5 – последовательные стадии постфлорального развития; 6 – вскрытый по брюшному шву и расправленный плодолистик на стадии 5; БШ – брюшной шов

в результате фиксации той стадии развития открытых мегаспорофиллов когда они находились еще во вдоль сложенном (кондупликатном) состоянии.

Замечательно сравнительно недавнее открытие среди ныне живущих покрытосеменных незамкнутых плодолистиков. Последние обнаружены в некоторых семействах магнолиецветных; у обсуждавшейся ранее (см. подразд. 4.2.1.2) *Degeneria* единственный плодолистик имеет короткую ножку (черешок) и сложенную вдоль пластинку (рис. 260). За исключением

срастания краев листовой пластинки, причем средняя жилка стала спинным швом, а линия срастания – брюшным. К этому вопросу мы вернемся позже.

Помимо прямых черт сходства плодolistика с вегетативным листом, издавна наблюдаются ненормальности, выражающиеся в превращении плодolistиков в явно листовидные органы.

Таким образом морфологические и тератологические данные свидетельствуют в пользу того, что плодolistики по происхождению – листовые органы. Однако предположение, что плодolistики возникли в результате метаморфоза вегетативных листьев какого-либо цветкового растения, в настоящее время отвергается. С современной точки зрения, плодolistики произошли из мегаспорофиллов древних голосеменных или праголосеменных.

В литературе многократно обсуждался вопрос, какими были мегаспорофиллы, из которых возникли плодolistики покрытосеменных растений, были ли это, к примеру, органы цельные или перистые (как у некоторым саговников). Ряд соображений говорит за то, что плодolistики возникли в ре-

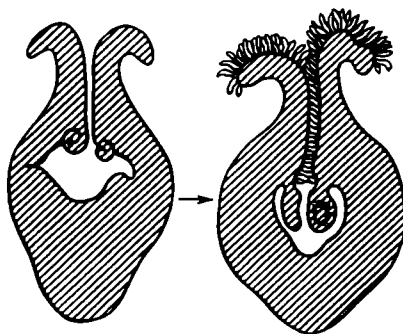


Рис. 260. Плодолистик *Degeneria* на двух стадиях развития

базальной части края плодолистика не только не сросшиеся, но даже не соприкасающиеся, отогнутые наружу. Семязачатки располагаются на значительном удалении от краев (!). Защита семязачатков обеспечивается здесь не смыканием краев, а сближением участков между краями плодолистика и плацентами. Однако во время цветения эпидермальные слои остаются отделенными друг от друга многочисленными железистыми волосками. В таком плодолистике нет не только стилодия, но и сформированного рыльца. Последнее соответствует здесь собственно поверхности, покрытой железистым опушением по краям плодолистика; замечательно, что оно заходит внутрь, доходя почти до плацент.

**Эволюция апокарпного гинецея.** Гинецей, состоящий из несросшихся плодолистиков, называют *апокарпным*. Мономерный (состоящий из одного плодолистика) гинецей *Degeneria* представляет, собственно, частный случай апокарпного гинецея. Неполное срастание краев плодолистика встречается и у представителей других семейств. У некоторых пионов, например, на поперечном разрезе через плодолистик хорошо заметны эпидермальные слои не только на поверхности плодолистика, но и там, где соприкасаются его края; здесь еще не произошло срастание краев плодолистика, но они уже тесно сближены (рис. 261). Гистологически хорошо выраженные эпидермальные слои отмечаются на плодолистиках не только у многоплодниковых, но и у некоторых розоцветных, толстянковых и т.п. С утратой эпидермальных структур в процессе эволюции брюшной шов остается скорее как воображаемая, чем реальная, структура. Наряду с редукцией брюшного шва происходит слияние брюшных, или вентральных (латеральных), пучков в общий пучок (рис. 262).

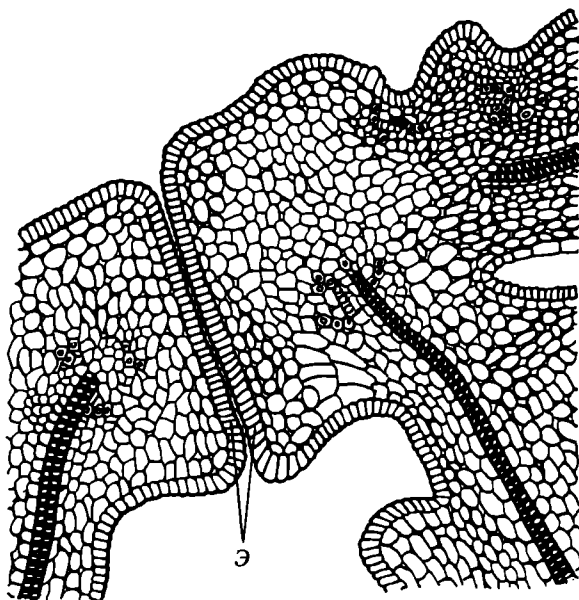


Рис. 261. Часть разреза через плодолистик пиона (*Paeonia wittmaniana*). Видны соприкасающиеся, но еще не сросшиеся края плодолистика:

Э – эпидерма



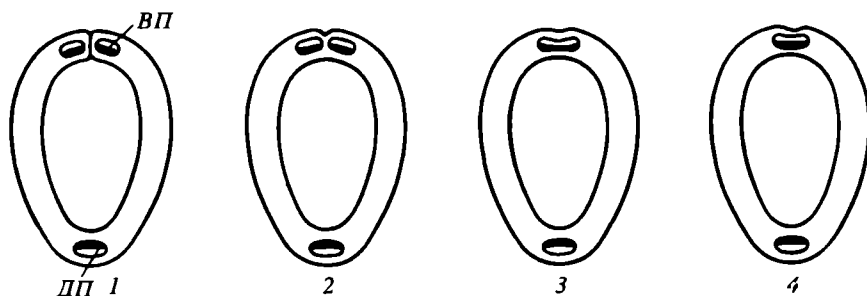


Рис. 262. Предполагаемые стадии срастания краев плодолистика в филогенезе:

ВП – вентральные пучки; ДП – дорсальный пучок

Эволюция рыльца связана с постепенной локализацией его в верхней части плодолистика; сама же эта верхняя часть вытягивается, превращаясь в стилодий (рис. 263). Плодолистик, обладающий нисходящим рыльцем, с невыраженным стилодием рассматривается как примитивный в сравнении с плодолистиком, снабженным стилодием и локализованным на небольшом пространстве рыльцем. Примитивными в этом отношении плодолистиками обладают многие представители лютиковых. Например, у лютика завязь, несущая единственный семязачаток, сильно укорочена, стилодий совершенно не выражен, а рыльце простирается по всему брюшному шву с вершины плодолистика почти до его основания (рис. 258, поз. 3).

По мере специализации стилодия внутренняя железистая поверхность (ср. с *Degeneria*) начинает видоизменяться в ткань, служащую для проведения пыльцевой трубки, так называемую *трансмиссионную ткань*. Последняя состоит из значительно удлинненных клеток. Иногда, впрочем, стилодий имеет внутри канал. Специфическими и очень важными эволюционными преобразованиями в гинецее являются возникновение ценокарпии и нижней завязи.

**Происхождение и эволюция ценокарпного гинецея.** Гинецей, состоящий из нескольких сросшихся плодолистиков, называют *ценокарпным*. Часто срастание распростра-

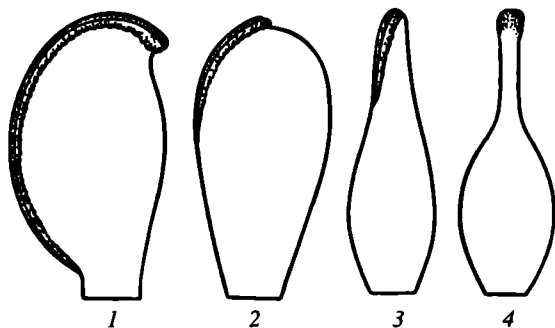


Рис. 263. Стадии эволюции плодолистика от примитивного кондупликатного типа *Degeneria 1* до специализированного типа с резко выраженным стилодием и головчатым рыльцем 4

няется только на завязь, а стилодий и (или) рыльца остаются свободными (губоцветные, гвоздичные, сложноцветные). В этих случаях часто можно судить по числу стилодиев или рылец о количестве плодолистиков, образовавших завязь. В других случаях (норичниковые, бурачниковые, многие крестоцветные) сростание захватывает все части плодолистиков и образуются столбики.

В эволюции покрытосеменных ценокарпия играла очень большую роль и захватила подавляющее большинство семейств. Даже в таких примитивных семействах, как магнолиевые, аноновые, имеются формы со сросшимися друг с другом плодолистиками. Различают три варианта ценокарпного гинецея: синкарпный, паракарпный и лизикарпный.

*Синкарпным гинецеем* называют многогнездный гинецей с центрально-угловой плацентацией. Предполагают его происхождение из апокарпного гинецея вследствие бокового (латерального) сростания сближенных апокарпных плодолистиков. *Паракарпным гинецеем* называют одногнездный гинецей с постенной плацентацией. Для него характерно, что каждый плодолистик, в сущности, открытый, но ценокарпия создается в результате сростания краев соседних плодолистиков. Паракарпный гинецей более экономичен, чем синкарпный, так как плаценты получают возможность наиболее полно использовать завязь.

*Лизикарпный гинецей*, характеризуется тем, что со дна завязи поднимается колонка, являющаяся как бы продолжением цветоноса. Колонка образована внутренними частями плодолистиков с участием оси цветка.

В современных сводках и монографиях часто отказываются от выделения трех типов гинецея, предпочитая говорить о ценокарпном *гинецее* в широком смысле, противопоставляя его апокарпному. Для очень многих семейств тип гинецея установить нелегко, отчасти и потому, что в морфогенезе цветка происходят смещения плацент, существенно изменяющие структуру гинецея (рис. 264, поз. I и II). Но особенно важно, что исходный плодолистик покрытосеменных был, по-видимому, не вдоль сложенным (кондупликатным), а «мешковидным», возникшим из щитовидного (пельтатного) мегаспорофилла. В связи с этим возникла концепция вертикальной зональности гинецея. Такой плодолистик представляет мешковидное образование. В базальной его зоне нет ни швов ни краев плодолистика. Эта зона называется *асцидиатной* (рис. 264, поз. II). Выше располагается пликатная зона с брюшным швом. Еще выше находится стерильная часть плодолистика — стилодий с рыльцем, где края плодолистика расходятся. Нетрудно представить себе, что при сростании таких плодолистиков возник ценокарпный гинецей также с тремя зонами: нижней синасцидиатной, средней симпликатной и верхней асимпликатной. Они соответствуют синкарпному, паракарпному и апокарпному участкам пестика (см. рис. 264, поз. I и II). Все эти участки характерны для представителей семейств зонтичных, кипрейных, лилейных и многих других. Однако за длительное время эволюции во многих семействах различные зоны подверглись редукции. Например, у фиалковых сохранилась только симпликатная зона. Схема возможных эволюционных преобразований гинецея показана на рис. 264, поз. II.

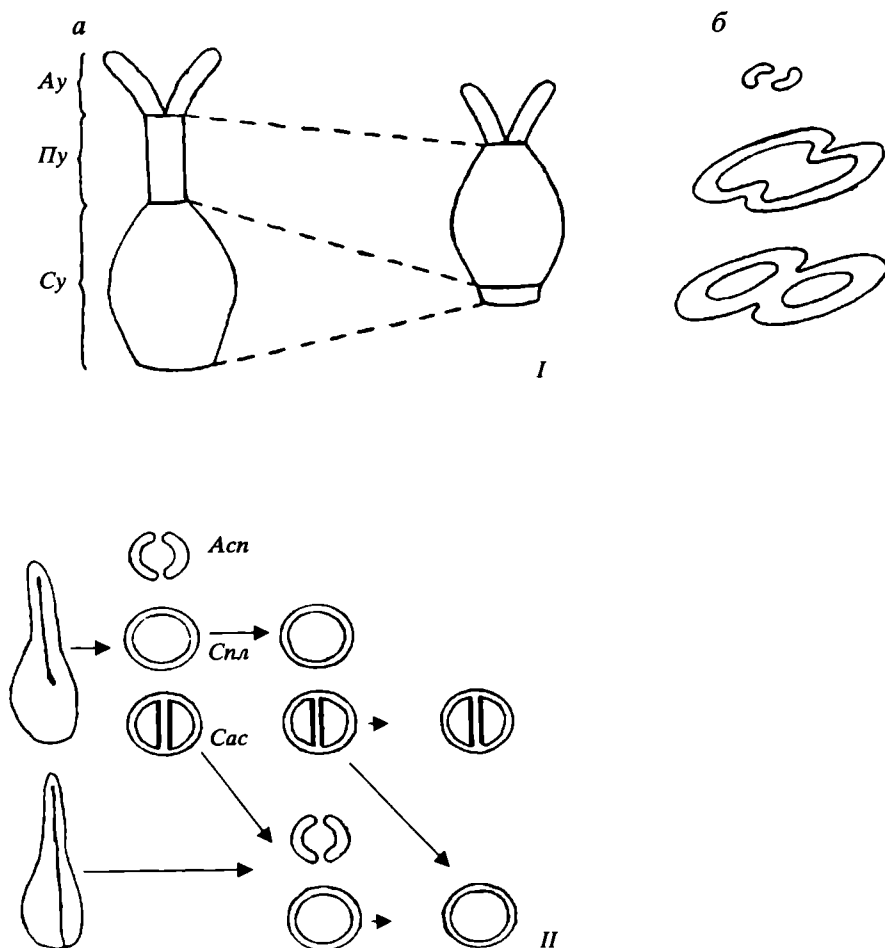


Рис. 264. Зональность ценокарпного гинецея согласно концепции щитовидного плодолистика и его эволюционных преобразований:

*I* – схема ценокарпного гинецея, сочетающего признаки синкарпного, паракарпного и апокарпного (*a* – участки ценокарпного гинецея, *б* – поперечные срезы через различные участки гинецея); *II* – схема возможной взаимосвязи между различными структурными типами синкарпных гинецеев (приведены поперечные срезы 1–5 гинецеев различных типов через все имеющиеся в них зоны); *Ay* – апокарпный; *Py* – паракарпный; *Cy* – синкарпный участки завязи; *Asп* – асимпликатная; *Cnl* – симпликатная; *Cac* – синасцидиатная зона ценокарпного гинецея

**Плacentация.** Места завязи, к которым прикрепляются семязачатки, называются *плацентами*. В зависимости от того, как располагаются плаценты внутри завязи, различают типы плацентации, стоящие в связи с тем или иным типом гинецея. В апокарпных гинецеях (в том числе и в мономерных) отчетливо выражена *сутуральная*,

или красная, плацентация. В этом случае семязачатки располагаются в два ряда вдоль брюшного шва.

В ценокарпных гинецеях часто встречается центрально-угловая (лилейные, колокольчиковые) и постенная (париетальная) плацентация. Она имеется у видов очень многих семейств и порядков (крестоцветные, маковые, фиалковые, ивовые, орхидей и др.).

В ряде случаев плаценты сильно выпячиваются в полость завязи, создавая так называемые ложные перегородки, смыкающиеся или не смыкающиеся в центре завязи. Последний вариант свойствен завязи мака при гинецее, состоящем из 4—20 плодолистиков. Поскольку плацентарные пластинки не соединяются в центре, говорят о *неполномногогнездной завязи*. Многогнездная завязь с постенной плацентацией свойственна тыквенным (рис. 265, поз. 1); двугнездная завязь крестоцветных (рис. 265, поз. 2) близка к маку в том отношении, что и здесь возникает ложная перегородка. Однако последняя полностью перегораживает завязь, а семязачатки возникают лишь на самых пристенных частях плацент. У видов некоторых семейств число семязачатков в завязи уменьшилось до одного (злаки, сложноцветные).

Так называемый *лизикарпный гинецей* обладает центрально-осевой или колончатой плацентацией (рис. 265, поз. 3), иногда называемой свободной центральной. На первый взгляд колонка, расположенная в центре завязи и несущая семязачатки, представляет как бы продолжение оси цветка. Колончатая плацентация характерна для примуловых, центросеменных.

Все рассмотренные варианты представляют, в сущности, случаи сутуральной, или красной, плацентации, так как плаценты располагаются по краям плодолистиков. Однако для примитивных покрытосеменных была характерна ламинальная плацентация; последняя встречается и у некоторых ныне живущих цветковых, и была отчасти упомянута выше.

*Ламинальная плацентация* характеризуется прикреплением семязачатков ко всей внутренней поверхности завязи или в определенных местах ее, но не вдоль брюшного шва. Так, у *Degeneria* семязачатки расположены между средней и боковыми жилка-

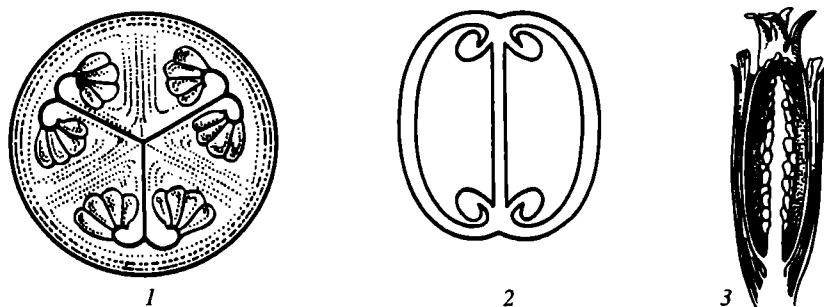


Рис. 265. Поперечные 1, 2 и продольный 3 разрезы через завязи:

1 — тыквенных; 2 — крестоцветных; 3 — гвоздичных

ми плодолистика; у некоторых кувшинковых семязачатки рассеяны по всей внутренней поверхности плодолистика.

Итак, типы плацентиации могут быть классифицированы следующим образом:

- А. Ламинальная, или поверхностная плацентация;
- Б. Сутуральная, или краевая плацентация:
  - а) центрально-угловая плацентация;
  - б) париетальная, или постенная плацентация;
  - в) колончатая, или центрально-осевая плацентация.

**Верхняя и нижняя завязи.** В зависимости от положения завязи по отношению к другим органам цветка она может быть верхней или нижней, а также полунижней. Верхняя завязь располагается свободно на цветоножке, стенки ее образованы только плодолистиками. Цветок в этом случае называют *подпестичным*.

Нижняя завязь (рис. 266) находится как бы под околоцветником и тычинками. В противоположность предыдущей ее нельзя выделить, не нарушая целостности остальных органов. Цветок, обладающий нижней завязью, называют *надпестичным*.

У многих розоцветных одна или несколько завязей сидят на дне кувшинчатого или чашевидного образования — бокальчика, или *гипантия* (рис. 266, поз. 3). Подобную завязь (или завязи) называют средней, а цветок — *околопестичным*.

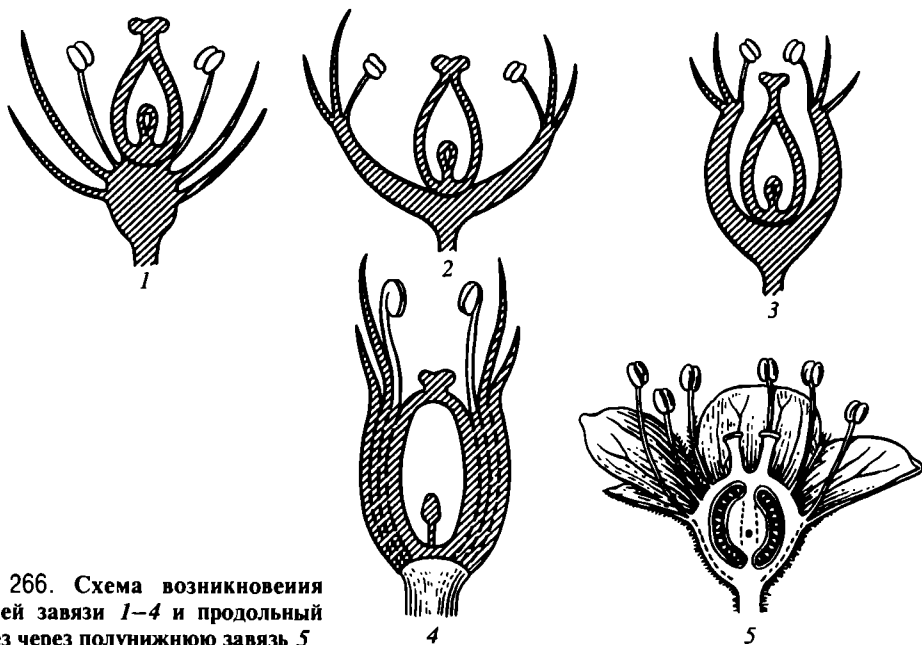


Рис. 266. Схема возникновения нижней завязи 1–4 и продольный разрез через полунижнюю завязь 5

*Полунижняя* завязь свободна лишь в верхней части (рис. 266, поз. 5); околоцветник в этом случае отходит как бы от середины завязи, и цветок называют *полунадпестичным* (бузина, зонтичные, камнеломковые).

Полунижние и средние завязи встречаются довольно редко, верхние и нижние завязи очень обычны. Филогенетически верхняя завязь предшествовала нижней. Представители многих примитивных порядков и семейств обладают верхней завязью, например, почти все многоплодниковые, центросеменные, однако она сохраняется в таких развитых группах, как трубкоцветные, злаки. Нижняя завязь характерна для таких высокоорганизованных семейств, как сложноцветные и орхидеи, однако в то же время наличие нижней завязи у одного из примитивнейших порядков — букоцветных — свидетельствует о появлении нижней завязи на ранних этапах эволюции цветковых.

**Происхождение нижней завязи.** В подавляющем большинстве случаев нижняя завязь произошла в результате срастания гинецея с цветочной трубкой, т.е. имеет филломное (греч. *phyllon* — лист; *phyllom* — листовой орган) происхождение, так как цветочная трубка представляет результат слияния оснований околоцветника и тычинок.

Ранее полагали, а некоторые морфологи и сейчас думают, что нижняя завязь во всех случаях возникает в результате срастания завязи (или завязей) с вогнутым цветоложем, которое видят, например, в гипантии шиповника. Однако работами французского морфолога ван Тигема и его школы, основанными на изучении проводящей системы цветка, сохраняющей свое строение и при срастании его органов, еще в прошлом столетии была установлена истинная природа гипантия. По-видимому, основная часть его представляет цветочную трубку, т.е. является филломным образованием и лишь нижняя часть принадлежит к цветоложу. Тем не менее в некоторых семействах (сандаловые, кактусовые и др.) описаны нижние завязи, образованные цветоложем; они имеют, значит, рецептакулярное (лат. *receptaculum* — цветоложе), осевое происхождение. Из всего сказанного ясно, что нижняя завязь негомологична верхней.

#### 4.2.1.5 Мегаспорогенез и женский гаметофит

**Строение и типы семязачатков.** Семязачаток состоит из *нуцеллуса* (ядра), интегументов (покровов), края которых образуют узкий канал (*микропиле*), через который пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку, а также *фуникулуса* (семяножки), посредством которого семязачаток прикрепляется к плаценте. Место прикрепления семязачатка к семяножке называют *рубчиком*. Противоположную микропиле часть семязачатка, где нуцеллус и интегументы сливаются, называют *халазой*.

Различают пять основных типов семязачатков (рис. 267):

1 — ортотропный, или прямой. Микропиле находится на одной оси с рубчиком и фуникулусом. Последний обычно очень короткий (гречишные, перечные, ароидные);

2 — анатропный, или обращенный. Семязачаток повернут на 180°, так что микропиле и рубчик расположены рядом, причем микропиле обращено к плаценте. Самый

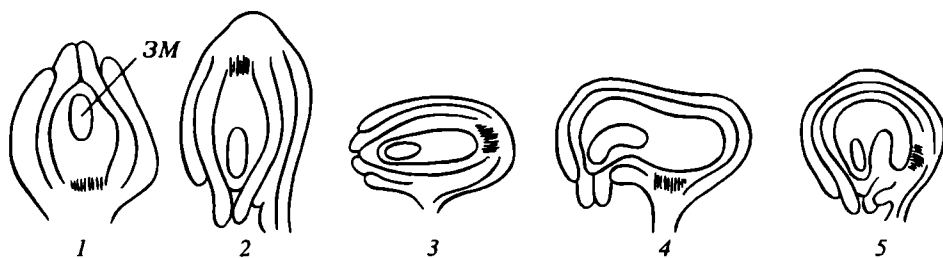


Рис. 267. Основные типы семязачатков:

1 — ортотропный; 2 — анатропный; 3 — гемитропный; 4 — кампилотропный; 5 — амфитропный; ЗМ — зародышевый мешок

распространенный тип семязачатков среди покрытосеменных, характерный для многоплодных и близких к ним групп. Возможно, исходный тип;

3 — гемитропный, или полуповернутый. Нуцеллус с интегументами повернуты на  $90^\circ$  по отношению к плаценте и фуникулюсу. Данный тип семязачатка занимает промежуточное положение между двумя предыдущими типами (отдельные представители норичниковых, примуловых);

4 — кампилотропный, или односторонне изогнутый. Семязачаток характеризуется односторонним разрастанием нуцеллуса интегументов. Встречается у многих центросеменных, бобовых и др.;

5 — амфитропный, или двусторонне изогнутый. Нуцеллус имеет подковообразную форму. Данный тип встречается у отдельных представителей тех семейств, где обычно кампилотропные семязачатки.

По степени развития нуцеллуса различают *крассинуцеллятные* (с массивным многослойным нуцеллусом) и *тениуцеллятные* (с одно-, двуслойным нуцеллусом) (лат. *crassus* — толстый и *tenuis* — тонкий) *семязачатки*.

Количество семязачатков в завязи варьирует от одного до поистине огромного числа. В завязи *Cymbidium* из семейства орхидей обнаружено до 2 000 000 семязачатков.

**Интегументы.** В состав семязачатка покрытосеменных входит один или два интегумента. Морфологическая природа интегументов до сих пор остается неясной. Для большинства семейств характерны два интегумента; в группу с двумя интегументами входит большинство свободнолепестных двудольных и однодольные. По-видимому, это число свойственно более древним и примитивным покрытосеменным. Напротив, сростнолепестные двудольные обладают, как правило, одним интегументом. Впрочем, иногда, несомненно, родственные порядки, семейства или даже более мелкие таксоны различаются в этом отношении. Так, у орешника, как у всех березовых, один интегумент, тогда как у граба — два; у осины — один интегумент, а у многих других видов этого же рода — два. Редукцию или отсутствие интегументов можно рассматривать как вторичный признак. Он свойствен высокоспециализированным полупаразитическим или паразитическим представителям таких порядков, как *Santalales* и *Balanophorales*. В подобных случаях семязачатки называют голыми.





ропиле и способствующие проникновению пыльцевой трубки в зародышевый мешок, ее росту и питанию. Обычно обтуратор представляет вздутие участка плаценты, имеющее вид капюшона над нуцеллусом и играющее роль моста для пыльцевой трубки. В других случаях обтураторы возникают из семяножки, внутреннего интегумента или внутренней стенки завязи. Появляясь на ранних фазах развития семязачатка, обтураторы вскоре после оплодотворения исчезают.

Весьма распространенными образованиями, сыгравшими немаловажную роль в эволюции зоохории (греч. зоон — животное и хорос — место, область), являются *ариллусы* — мясистые выросты, возникающие на семязачатке или на семени и частично или полностью его покрывающие. Особенно часто ариллусы встречаются у тропических растений, что связано с обилием и разнообразием муравьев. Часто ариллусы ярко окрашены. У нас ариллусы более обычны среди лесных растений, например у копытня (*Asarum*), фиалок (*Viola*).

**Развитие семязачатка и мегаспорогенез.** Семязачаток возникает на плаценте в виде полушаровидного бугорка, состоящего из однородных меристематических клеток. Рост осуществляется за счет антиклинального деления наружного слоя — эпидермы нуцеллуса — и преимущественно периклинального деления клеток субэпидермального и следующих за ним слоев. Спустя некоторое время вблизи вершины семязачатка появляется одна или несколько археспориальных клеток, развивающихся из субэпидермального слоя. Приблизительно в это время у основания семязачатка возникают интегументы в виде одного-двух кольцевых валиков.

Археспориальные клетки отличаются энергичным ростом, более крупными размерами, густой цитоплазмой. Пластиды, митохондрии и эндоплазматический ретикулум сосредоточены в их апикальной части, что свидетельствует об их полярности, которая наиболее явственно проявляется в материнской клетке мегаспор. Некоторые семейства покрытосеменных обладают многоклеточным археспорием, что обычно считают примитивным признаком, однако он встречается и в таких развитых семействах, как мареновые и сложноцветные. Более распространен дву- и одноклеточный археспорий. Одна из археспориальных клеток (или единственная, если археспорий одноклеточный) становится непосредственно материнской клеткой мегаспор, иногда же предварительно делится на первичную париетальную (кроющую) и спорогенную клетки, и последняя становится материнской клеткой мегаспор. Обычно кроющие клетки присутствуют в краسينуцеллятных семязачатках, а в тенуинуцеллятных их нет.

У большинства покрытосеменных путем мейоза формируются четыре гаплоидные мегаспоры (рис. 269), из которых чаще нижняя (халазальная) и реже верхняя (микропилярная) дают начало женскому гаметофиту. Параллельно с образованием тетрады мегаспор формируется проводящий пучок, снабжающий семязачаток. У анатропных семязачатков с двумя интегументами ко времени разрастания халазальной мегаспоры интегументы окружают уже более половины поверхности нуцеллуса, а семязачаток повернут почти на 90° по отношению к первоначальной оси; к моменту завершения развития зародышевого мешка семязачаток достигает наибольшего угла поворота.

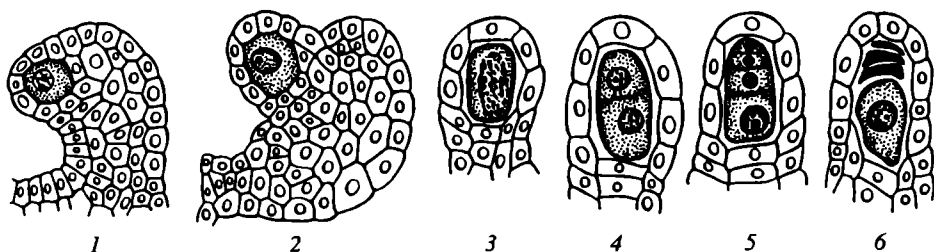


Рис. 269. Последовательные стадии 1–6 развития мегаспоры в семязачатке лобелии (*Lobelia cardinalis*)

Развитие семязачатков часто не совпадает с развитием других органов цветка, в том числе и частей гинецея. У березовых и буковых рыльца функционируют, и происходит опыление, когда семязачатки еще совершенно не развиты. Интересно, что у некоторых орхидей семязачатки не достигают полного развития спустя несколько месяцев после оплодотворения.

**Зародышевый мешок (женский гаметофит).** Как было сказано ранее, начало зародышевому мешку (женскому гаметофиту) дает мегаспора. Процесс ее мейоза сопровождается интенсивным накоплением нуклеопротеидов, крахмала и других включений. В результате первого мейотического деления, как правило, неравного, образуется диада, следующее деление приводит к образованию тетрады мегаспор (см. рис. 269). У большинства покрытосеменных три мегаспоры разрушаются, а из одной развивается женский гаметофит – зародышевый мешок. Выделено 16 типов зародышевых мешков. Наиболее распространенный моноспорический семиклеточный восьмиядерный зародышевый мешок *Polygonum*-типа образуется обычно из халазальной мегаспоры (материнской клетки зародышевого мешка) (рис. 270). Первое деление материнской клетки зародышевого мешка служит началом формирования женского гаметофита. В результате деления образуется двужаберная клетка – ценоцит (от греч. kainos – общий и кyton – клетка), или двужаберный зародышевый мешок. Два последующих деления приводят к образованию восьмиядерного зародышевого мешка (рис. 270, поз. 5, 6), на двух полюсах которого располагаются по четыре ядра. Следовательно, на ранних этапах развития зародышевый мешок имеет не клеточную (ценоцитную) структуру, подобную таковой у сифональных водорослей (см. подразд. 1.1.3). Далее одно из ядер каждой группы двигается в центр зародышевого мешка, после чего начинается процесс заложения клеточных перегородок. Образуется сформированный зародышевый мешок, состоящий из яйцевого аппарата, центральной клетки с двумя ядрами и антиподального аппарата (рис. 270, поз. 7).

**Яйцевой аппарат** в зрелом зародышевом мешке обычно состоит из яйцеклетки и двух синергид (греч. synergos – сотрудничаю). Ядро яйцеклетки как правило более крупное, чем у синергид и располагается в ее апикальной обращенной к микропиле части, в базальной находится крупная вакуоль. В синергидах расположение обратное – ядро в базальной части, а вакуоль в апикальной. В базальной части синергид диффе-





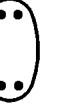





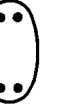







Типы развития зародышевого мешка	Мегаспорогенез			Мегагаметогенез			
	1	2	3	4	5	6	7
Моноспори- ческий							
Биспори- ческий				X			
Тетраспори- ческий				X	X		

Рис. 270. Мегаспорогенез и мегагаметогенез у покрытосеменных:

1 – материнская клетка спор; 2–6 – основные стадии развития зародышевого мешка; 7 – зрелый зародышевый мешок

ренцируются разнообразные выросты (крючкообразные, воронковидные, зубовидные), способствующие проникновению пыльцевой трубки в яйцеклетку. Незрелая яйцеклетка обычно имеет целлюлозную оболочку со всех сторон. Зрелая яйцеклетка, готовая к оплодотворению, у большинства цветковых растений окружена оболочкой только с базального полюса.

**Центральная клетка** – самая большая, сильно вакуолизированная клетка зародышевого мешка. Она как бы охватывает весь яйцевой и антиподальный аппараты. Обычно в ее центре расположены два гаплоидных полярных ядра (при развитии зародышевого мешка по *Polygonum*-типу). Центральная клетка после оплодотворения дает эндосперм.

Количество и форма *антипод* (греч. *anti* – против и *podós* – нога) зависят в определенной степени от типа развития зародышевого мешка. У большинства покрытосеменных они эфемерны, хотя известны случаи (например, у некоторых злаков), когда в процессе развития зародышевого мешка увеличивается их число (иногда до 300) и размеры. Ядра антипод часто имеют высокую степень пloidности. Известны зародышевые мешки (*Oenothera* – тип, *Acalypha* – тип и др.), в которых антиподы не образуются. Зародышевый мешок имеет собственную оболочку на протяжении всего развития, вплоть до образования в нем зрелого зародыша и эндосперма.

Зародышевый мешок покрытосеменных столь своеобразен, что гомологизация его с женским гаметофитом голосеменных вызывает затруднение. Самое раннее толкование принадлежит немецкому ученому Гофмейстеру, в середине XIX в. впервые давшему детальное описание зародышевых мешков. По мнению Гофмейстера, яйце-

клетка с синергидами гомологична архегонию, антиподы — вегетативной ткани женского заростка, а вторичное ядро представляет собой новообразование. Еще в недавнее время большой популярностью пользовалась так называемая «архегониальная гипотеза Порша», согласно которой зародышевый мешок покрытосеменных представляется в виде двух отвернутых друг от друга архегониев, один из них образован яйцеклеткой, синергидами (шейковые канальцевые клетки) и одним из полярных ядер (брюшная канальцевая клетка); во втором антиподы соответствуют яйцеклетке с шейковыми канальцевыми клетками, а второе полярное ядро — брюшной канальцевой клетке. При подобном толковании зародышевый мешок покрытосеменных легко может быть выведен из женского гаметофита, например, сосны, у которой также имеются два архегония. При этом остается только предположить полное исчезновение вегетативной ткани женского гаметофита. Однако существенные соображения заставляют отвергнуть толкование Порша.

По сравнению со всеми голосеменными женский гаметофит покрытосеменных сформирован очень небольшим количеством клеток и отличается крайне ускоренным развитием. Вместо 10 или 11 делений все развитие зародышевого мешка покрытосеменных происходит в результате 3–5 делений (см. рис. 270); время, необходимое для развития зародышевого мешка, чрезвычайно сокращается. Нет сомнения, что скорость развития женских и мужских гаметофитов покрытосеменных входит в число тех признаков, которые обеспечили им господство в растительном мире. В отличие от большинства голосеменных зародышевые мешки покрытосеменных по сути безархегониальные.

С современной точки зрения, безархегониальный гаметофит покрытосеменных (как и их мужской гаметофит) возник в результате резкого ускорения развития. Можно представить себе, что архегоний образовывался на все более ранней стадии, пока, наконец, яйцеклетка не стала возникать ранее, чем стенки архегония. Яйцеклетка покрытосеменных, таким образом, отнюдь не гомолог яйцеклетки голосеменных, а гомолог одной из первых клеток, возникающих в морфогенезе гаметофита голосеменных.

Женский гаметофит покрытосеменных, попросту, не достигает той стадии, на которой возможно формирование архегония у голосеменных.

Исходя из того, что для формирования моноспорического зародышевого мешка необходимо 5 делений, а для формирования тетраспорического — 3, можно было бы думать, что последние характерны для более развитых покрытосеменных, однако это, по-видимому, не подтверждается.

#### 4.2.1.6 Цветение и опыление

**Представление о цветении.** Сущность цветения состоит во вскрытии пыльников и в функционировании рылец пестиков, как органов, воспринимающих пыльцу. У большинства растений предварительно происходит распускание цветков, т.е., собственно, переход от бутонизации к цветению, особенно заметному у цветков

с ярким венчиком. Конец цветения сопровождается увяданием венчика (или всего околоцветника). Однако у конского каштана венчик «отцветших» цветков сохраняет свою привлекательность еще долгое время.

Период цветения отдельных цветков очень различен — от нескольких часов и менее до нескольких недель (у некоторых тропических орхидей).

В обоеполых протерандричных и протерогиничных цветках тычиночная или пестичная фаза может продолжаться довольно долго. Например, у осоковых 3–4 суток функционируют рыльца и лишь затем дружно вскрываются пыльники. При этом рыльца еще способны воспринимать пыльцу и возможно резервированное самоопыление.

**Общая характеристика опыления.** Опылением называется, собственно, перенос пыльцы с тычинок на рыльца пестиков. Различают *самоопыление* (*автогамию*: греч. auto — сам) и *перекрестное опыление* (*аллогамию*: греч. allos — другой). В первом случае пыльца опыляет рыльце того же цветка, во втором — других цветков того же самого (*гейтоногамия*: греч. geiton — сосед) или иных (*ксеногамия*: греч. xenos — чужой) экземпляров. Ксеногамия биологически выгоднее прежде всего потому, что при этом возрастают возможности рекомбинаций генетического материала и это способствует увеличению внутривидового разнообразия и дальнейшей приспособительной эволюции. Однако и самоопыление имеет важное значение для стабилизации признаков вида, а в селекции — при выведении чистых линий и т.п.

Гейтоногамия встречается часто у растений с многоцветковыми соцветиями (например, у сложноцветных — перекрестное опыление цветков в пределах одной корзинки). С генетической точки зрения этот вариант равноценен автогамии, так как не происходит рекомбинаций индивидуальных признаков.

**Дихогамия.** Цветки нередко имеют те или иные приспособления, препятствующие самоопылению. Очень распространена дихогамия. Этим термином обозначают неодновременное созревание пыльников и рыльца. Более раннее вскрывание пыльников, когда рыльце еще не созрело, называют протерандрией, более раннее созревание рыльца — протерогинией.

*Протерандрия* наблюдается у гвоздичных, гераниевых, мальвовых, сложноцветных, многих лилейных и др.; *протерогиния* — у многих крестоцветных, розовых, осоковых и др. Протерандрия распространена шире, чем протерогиния, видимо, вследствие того, что тычинки, расположенные снару́жи от плодолистиков, начинают развиваться раньше них.

**Гетеростилия.** У некоторых растений одни экземпляры имеют цветки с длинными столбиками, другие с короткими, а иногда имеются еще и третьи — со столбиками промежуточной длины. Соответственно, и пыльники расположены у одних ниже, у других — выше, а у третьих на уровне рыльца. Это явление называется гетеростилией (рис. 271) или разностолбчатостью. Гетеростилия, возможно, служит защитой от гейтоногамии.

**Энтомофилия.** Агентами перекрестного опыления (переносчиками пыльцы) чаще всего являются насекомые. Этот способ опыления называется энтомофилией (греч. entomos — насекомое). Огромное количество видов цветковых посещают и опыляют

насекомые. Можно даже сказать, что эволюция многих семейств цветковых и определенных групп насекомых шла совместно и очень часто по пути узкой специализации, тесных приспособлений цветка и насекомого друг к другу. Безусловно, если бы не было насекомых, то в природе не существовало бы такого разнообразия цветков. Иногда связь становится столь тесной, что растение, по существу, оказывается в полной зависимости от своего опылителя, оно не в состоянии, например, занимать территории, где отсутствует опылитель, цвести в то время, когда не летает опылитель, и т.п. Если энтомофилия не была единственной формой опыления на заре существования цветковых, то, во всяком случае, она возникла очень давно.

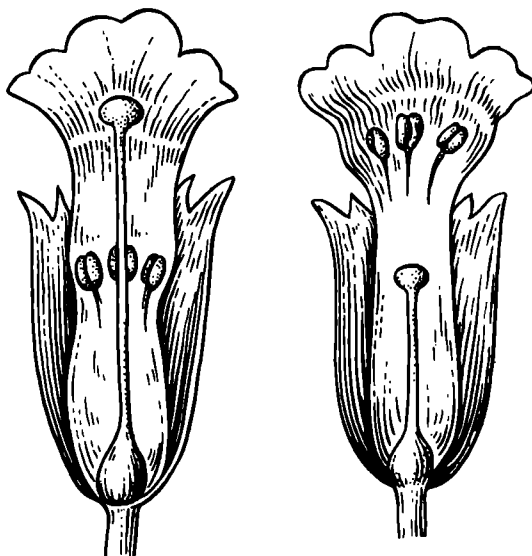


Рис. 271. Гетеростилия у первоцвета

Энтомофильные растения обладают ярко окрашенным венчиком или венчиковидным околоцветником и часто крупными цветками. Цветки *Rafflesia arnoldii* достигают в диаметре 1 м, крупные цветки, диаметром около 10–15 см, имеют некоторые маки и тюльпаны, различные представители кирказоновых, кувшинковых, орхидей и др.

Многие энтомофильные растения обладают мелкими цветками. Однако они собраны в крупные, хорошо заметные соцветия (мареновые, зонтичные, корзинки сложноцветных, имитирующие цветки). Краевые цветки у зонтичных, сложноцветных и некоторых других семейств нередко бывают увеличены, в особенности обращенные к периферии части их венчика. Достигшая высокого уровня дифференциация цветков в соцветиях сложноцветных (например, у подсолнечника краевые ложноязычковые — бесплодные, внутренние трубчатые — обоеполые) и некоторых других семейств, несомненно, возникла в связи с энтомофилией.

Еще большее значение имеют запахи цветков, чрезвычайно разнообразные и привлекающие самых различных насекомых. Кроме таких приятных для нас запахов, как аромат сирени, табака, розы (или шиповника), гвоздики, ночной фиалки (*Platanthera*, из орхидей), существуют цветки с запахом ванили, имбиря, тухлой рыбы, навоза и пр. Это связано, конечно, с тем, что эти, часто неприятные запахи привлекают соответствующих насекомых, и не только мух и жуков, но и определенных бабочек. Для многих насекомых установлено, что путь к цветкам они находят главным образом по запаху; оптические средства привлечения играют для них второстепенную роль.

Систематический состав насекомых, посещающих цветки, чрезвычайно разнообразен. Они принадлежат к четырем крупнейшим отрядам: перепончатокрылых, двукрылых, чешуекрылых и жесткокрылых. Среди перепончатокрылых, помимо пчел и различных ос, посетителями цветков оказываются наездники (*Ichneumonidae* и *Braconidae*); среди двукрылых наиболее заметны мухи-журчалки (*Syrphidae*), особенно разнообразные на соцветиях зонтичных, некоторых розоцветных (*Crataegus*, *Spiraea*) и др. В тропиках некоторые мухи обладают удивительно длинными хоботками — до 47 мм. Из часто посещающих цветки жуков в средних широтах особенно характерны различные представители усачей, бронзовок, а в степной и пустынной зонах — нарывников. Как правило, жуки и двукрылые относятся к неспециализированным опылителям, т.е. обладают широким диапазоном посещаемых растений. Жуки, кроме того, возможно, были филогенетически наиболее древними опылителями. Вероятно, не случайно жуков часто находят на цветках некоторых магнолиевых, жуками, видимо, опыляется *Degeneria* — одно из самых примитивных ныне живущих покрытосеменных. Опыление цветков бабочками более распространено в тропических областях. Это зависит, в частности, от того, что дневных бабочек в Средней и даже Южной Европе сравнительно мало в видовом отношении и к тому же далеко не все из них посещают цветки. Предполагают, что малое количество цветков ярко-красного цвета, хорошо воспринимаемого дневными бабочками, непосредственно связано с этим обстоятельством; пчелы и шмели, по-видимому, не реагируют на красный цвет. Среди ночных и сумеречных бабочек далеко не всех привлекают цветки, в особенности посещают их бражники и многие представители огромного семейства совок. Цветки, опыляемые ночными бабочками, обычно обладают ароматом, особенно ночью. В средней полосе к таковым относятся табак душистый, петуния и сирень, а из дикорастущих растений — мыльнянка, синяк, смолка, жимолость. У некоторых растений цветки раскрываются только на ночь (каперцы). Хоботки тропических бражников достигают колоссальных размеров (до 25 см у южноамериканского *Coccythius cruentus*). Любопытно, что строгая монофагия, т.е. посещение бабочкой исключительно цветков одного вида, неизвестна, тогда как она характерна для некоторых гусениц. Следует подчеркнуть, что нектар в цветках, посещаемых бабочками и пчелами, недоступен большинству мух и других короткохоботковых насекомых.

Некоторые энтомофильные растения насекомые посещают ради пыльцы. В нашей флоре к ним относятся ветреницы, шиповники, а в более южных районах — маки; цветки их крупные, открытые, не поникающие, с большим (до 100 и более) количеством тычинок, часто (но не всегда) лишенные запаха. Конечно, пыльца нередко собирается специализированными опылителями с тех же цветков, что и нектар. Пыльца — очень богатый источник пищи, особенно белковой (15–30% белка). Некоторые насекомые пыльцу поедают, а другие (пчелы, шмели) ее собирают и откладывают в сотах как пищу для личинок.

Надо вообще иметь в виду, что окраска, форма и размеры цветков, а также их запахи служат для насекомых как бы указателями на присутствие в цветках необходимых

для них субстанций, т.е. главным образом нектара и (или) пыльцы. Сами по себе окраска и запахи, конечно, не используются насекомыми. Они называются *вторичными аттрактантами* (англ. attract — привлекать). Напротив, пыльца и нектар являют собой для насекомых *первичные аттрактанты*.

В процессе эволюции систем насекомое — растение выработалось бесчисленное множество разнообразных простых и сложных взаимных приспособлений, содействующих энтомофилии.

**Некоторые случаи специализированного опыления.** Как уже говорилось, во многих эволюционных линиях изменение признаков насекомых и цветков шло длительное время совместно. Несомненно, например, что удлинение трубки венчика у некоторых пасленовых (табак, дурман, особенно тропические виды) шло в тесной связи с увеличением длины хоботка соответствующих бражников. В результате возникли виды дурмана, которые могут опыляться лишь некоторыми видами бражников и по существу попадают в полную зависимость от последних. В ряде случаев возникают, однако, еще более тесные связи, вплоть до приспособления к единственному виду насекомого.

Приведем некоторые интересные примеры.

У орхидей наблюдается поразительная особенность — имитация цветками некоторых видов насекомых-опылителей. Это характерно, например, для средиземноморского рода *Ophrys*, представители которого встречаются в Крыму и некоторых районах Кавказа. Сходство с насекомыми (пчелой, мухой) достигается прежде всего своеобразной формой цветка, ярко окрашенной губой, испещренной полосками или пятнами, и видоизменением других листочков околоцветника (рис. 272). При этом цветение приурочено к периоду, когда самцы летают в поисках самок. Как только самки появляются в большом количестве, самцы перестают интересоваться орхидеями.

Другой пример иллюстрирует крайнюю степень специализации, при которой растение опыляется единственным видом насекомого и полностью зависит от последнего.

У инжира, как и у других видов рода *Ficus*, так называемые в обиходе плоды — фики представляют в действительности крайне своеобразные соцветия-синконии, у которых ось трансформирована в шарообразное или грушевидное тело (рис. 273). Синконии внутри полые и сообщаются с внешней средой узким отверстием. У дикого (или одичавшего) инжира образуются женские синконии, включающие, помимо женских, редуцированные мужские цветки, синконии с мужскими и женскими короткостолбчатыми (так называемыми галловыми) цветками (см. рис. 273). Инжир цветет три раза в году. Опыление осуществляется мелкой

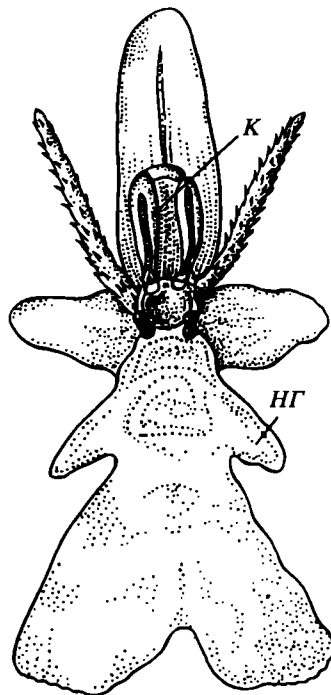


Рис. 272. Цветок офриса (*Ophrys insectifera*), имитирующий насекомое:

НГ — нижняя губа; К — колонка



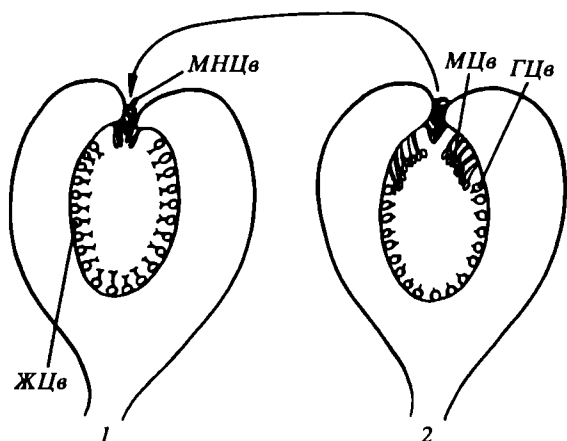


Рис. 273. Схема опыления инжира (*Ficus carica*):

1 — синконии с мужскими недоразвитыми и женскими цветками (фиги); 2 — синконии с мужскими и галловыми цветками (каприфиги); ГЦв — галловые цветки; МЦв — мужские цветки; МНЦв — мужские недоразвитые цветки; ЖЦв — женские цветки

осой *Blastophaga psenes* (Agaonidae). Вылупляющиеся весной осы в период первого цветения проникают в синконии обоих типов, однако синкониев с женскими цветками (съедобные фиги) весной образуется очень мало. В обоеполых синкониях самки откладывают яички в семязачатки галловых короткостолбчатых цветков (по одному в каждый семязачаток). Оплодотворение самок происходит внутри синкония, причем самцы там же и погибают, а самки выходят наружу, обсыпанные пылью с мужских цветков, расположенных у отверстия. В это время обоеполые синконии окончательно превращаются в «плоды» — несъедобные каприфиги, а женские — в съедобные фиги, но, как сказано, последних (так называемые профиги) в раннем урожае очень мало. Поздней весной хорошо заметны уже молодые соцветия второго урожая. Здесь почти не образуются каприфиги; проникшие внутрь синкониев насекомые безуспешно, так как длина столбиков превосходит длину их яйцеклада, пытаются отложить яички в завязи женских цветков. Однако при этом происходит их опыление. Развивающиеся в сентябре из этих синкониев плоды — фиги — съедобны. Пока эти плоды созревают, начинается третье цветение инжира. На этот раз возникают лишь галловые синконии с галловыми цветками, насекомые откладывают в них яички, личинки перезимовывают, а весной превращаются во взрослых ос, которые проникают в синконии первого цветения. В описанном цикле поразительна корреляция системы *Ficus* — *Blastophaga*. В данном случае посещение синкониев диктуется необходимостью отложить яички. Плодоношение культурных сортов инжира, образующего только женские синконии, зависит от дикого инжира, дающего пыльцу, и от blastофаги. Опыление зависит от наличия поблизости каприфиг, образующихся на дикорастущих экземплярах, поэтому приемы, связанные с их доставкой, называют *капрификацией*.

Чрезвычайное биоразнообразие в роде *Ficus* (известно не менее 700 видов), по-видимому, обусловлено сопряженной эволюцией с фиговыми осами (Agaonidae). Род *Ficus* возник, как полагают, более 80 млн лет назад и примерно тогда же стали формироваться мутуалистические отношения с осами, хотя механизм их возникновения остается неизвестным.

**Другие виды зоофилии.** В тропиках распространено опыление цветков различными позвоночными животными, особенно птицами и летучими мышами, посещающими цветки главным образом из-за нектара. Из них наиболее значимы в этом отношении — колибри и цветочницы в Америке, медососы в Австралии, нектарницы в

Африке. Для орнитофильных цветков характерны яркая окраска, прочная эластичная структура и обилие водянистого нектара; аромат отсутствует. В особенности привлекает птиц, по-видимому, ярко-красный цвет.

Довольно большую роль в тропиках играет опыление растений летучими мышами — хироптерофилия. Для хироптерофильных цветков характерны ночное цветение или выделение нектара, неприятный запах, крупные размеры, обильное выделение нектара, содержащего слизи, и массовая продукция пыльцы, а также сильно выступающие из кроны соцветия.

**Гидрофилия.** Вода играет роль опыляющего агента не только для растений, цветки которых целиком погружены в воду, но и для таких, чьи цветки расположены выше поверхности воды. К первым принадлежат роголистники (*Ceratophyllum*), морская трава (*Zostera*), наяда (*Najas*) и др. У них в пыльниках редуцирован или отсутствует эндотей. Пыльца не имеет экзины, предохраняющей содержимое от высыхания. Пыльники часто нитевидной формы (у *Zostera* —  $200 \times 8$  мкм), червеобразные; тем самым повышается возможность парения в воде и облегчается опыление. У некоторых растений с женскими цветками, расположенными ниже мужских, пыльца тяжелее воды и при медленном опускании может случайно попасть на рыльца. Возможность повторного опыления цветка весьма мала, и, вероятно, в связи с этим в завязи часто содержится лишь один семязачаток.

Ко второй группе растений относятся, например, водяная чума (*Elodea canadensis*), водяная звездочка (*Callitriche*), водяная спираль (*Vallisneria spiralis*). Однако опыление многих типично водных растений совсем не связано с водой. Все рдесты, колосовидные соцветия которых поднимаются над водой, ветроопыляемы. У водяной лобелии (*Lobelia dortmanna*) энтомофильные по облику цветки полностью перешли к самоопылению. Тычиночный аппарат модифицирован таким образом, что попадание воды внутрь цветка исключено.

**Анемофилия.** В полосе лесов умеренного климата приблизительно 20% всех видов анемофильны (греч. anemos — ветер). Этот процент возрастает в полярных районах, а также в районах, где господствуют травянистые сообщества с большим числом злаков (степи, саванны), и в целом снижается в тропиках. К анемофильным, или ветроопыляемым, растениям относятся злаки, осоки, ситниковые, сложноцветные, полыни, хмель, конопля, крапива, а из деревьев — березы, ольхи, осины, вязы, дубы, буки, грецкий орех, орешник, шелковицы, платаны и многие другие. Цветки их обычно мелкие, невзрачные, голые или с чашечковидным околоцветником, лишенные запаха. Пыльца очень мелкая, развивающаяся в огромных количествах. Все эти особенности являются определенными приспособлениями к ветроопылению. Анемофильные растения обладают часто раздельнополыми соцветиями. Пыльники сидят на длинных легко раскачивающихся тычиночных нитях (однако длинные нити характерны и для некоторых энтомофильных видов). Очень характерны длинные волосистые перистые рыльца, особой сложности и разнообразия достигающие в семействе крапивных. Легкая пыльца анемофильных растений может переноситься ветром на расстояние до нескольких сотен километров.

Успеху опыления многих злаков способствует то, что пыльники многих видов вскрываются в определенное время суток. Есть виды, цветущие только утром, иногда в очень ранние часы; другие — после полудня и даже к вечеру. Однако не все злаки имеют четкую суточную приуроченность цветения.

Тростник цветет с 4 ч утра до полуночи, т.е. 20 ч, хотя пик цветения приходится на 16–18 ч. Этому злаку свойственна так называемая *мужская однодомность*, т.е. сочетание обоеполых и мужских цветков. Интересно, что последние зацветают в среднем позже обоеполых цветков. По-видимому, повышенное продуцирование пыльцы в конце цветения растений увеличивает шансы перекрестного опыления.

Биологический смысл такого явления, как и мужской однодомности (см. далее), заключается в увеличении возможностей перекрестного опыления.

**Особенности и значение автогамии (самоопыления).** Несмотря на то что при автогамии отсутствует возможность новых генных рекомбинаций, значение ее в природе достаточно велико. У многих растений вырабатываются специальные приспособления, резервирующие возможность автогамии. Следует подчеркнуть, что у громадного большинства дикорастущих видов автогамия не присутствует исключительно, а сочетается с аллогамией (перекрестным опылением), причем относительная роль каждой у разных видов или в разных условиях весьма различна.

Автогамия распространена у многих по строению цветка энтомофильных растений, которые растут в неблагоприятных климатических условиях, например в высоких горах, арктических или пустынных областях, где насекомых-опылителей недостаточно. Для пустынных областей Южной Африки отмечалось, что ввиду высоких температур поверхности почвы (70...80 °C) насекомые опыляют лишь небольшие деревца и кустарники. У обитающих в арктических и альпийских областях вересковых (*Phyllodoce*, *Cassiope* и др.) мелкие колокольчатые цветки устроены таким образом, что при сотрясании растения от дуновения ветра пыльца попадает на рыльце собственно го цветка, чему способствуют особые придатки пыльников — рожки.

Дождливая погода, при которой в средней полосе цветки некоторых видов вообще не раскрываются, весьма способствует автогамии. Но и в открытых цветках многих лютиков дождевая вода способствует самоопылению, так как плавающая в цветке пыльца легко достигает рылец. Более или менее случайное самоопыление обеспечивается иногда и мелкими мало летающими насекомыми. У одного вида трипсов, обитающего на вереске (*Erica tetralix*), бескрылые самцы осуществляют автогамию, а крылатые самки — аллогамию. Иногда самоопыление происходит случайно. В других случаях имеются специальные резервные приспособления, связанные с ростом тычиночных нитей или столбиков в период цветения. Так, у некоторых крестоцветных и гвоздичных пыльники сначала расположены под рыльцами, что способствует аллогамии, но затем благодаря росту тычиночных нитей приходят в соприкосновение с последними.

Наконец, у некоторых растений наряду с нормальными, *хазмогамными* (греч. *chasma* — трещина, зев) цветками образуются закрытые, *клеистогамные* (греч. *kleistos* — закрытый) цветки, расположенные в основном около поверхности почвы и принося-

шие семена, конечно, только благодаря самоопылению. Клейстогамия встречается в самых различных систематических группах. В некоторых случаях, как у фиалок *Viola mirabilis*, *Viola hirta* (рис. 274), клейстогамные цветки образуются и дают семена в течение всего лета, до глубокой осени, тогда как крупные и красивые хазмогамные цветки появляются только рано весной. Одна из овсяниц (*Festuca danthonii*) цветет лишь клейстогамно.

У некоторых культурных (рожь, кукуруза, капуста) и дикорастущих растений при опылении собственной пылью семян никогда не образуется. Это явление называют самостерильностью. Оно основано на гене самостерильности  $S$  с многими аллелями  $Si$ ,  $S_2$ ,  $S_3$  и т.д. Например, в ткани столбика системы  $Si S_2$  прораствание пыльца  $Si S_2$  тормозится, а пыльца  $S_3 S_4$  прорастает.

На основании изложенного можно видеть, что опыление покрытосеменных исключительно разнообразно. В то же время у одного и того же вида аллогамия часто сочетается с автогамией. Существуют растения, которые могут опыляться при помощи ветра и насекомыми (например, благородный каштан). Их цветки совмещают в себе признаки анемо- и энтомофилии. Вероятно, такой лабильностью опыления обладали и первые цветковые растения.

По-видимому, большинство растительных сообществ — лесных, луговых, болотных, тундровых — состоит из видов различных по способам опыления — так называемых *антэкологических групп*. Например, в одном из тундровых сообществ Полярного Урала обнаружены: 1) облигатные энтомофилы; 2) преимущественные энтомофилы; 3) энтомофильно-автогамные растения; 4) преимущественно автогамные энтомофилы; 5) преимущественные анемофилы; 6) анемофильно-автогамные растения. Растения 6-й группы, в свою очередь, составляют две антэкологические подгруппы: а) утреннего цветения и опыления и б) круглосуточного ритма. Подобная ситуация ведет к наилучшему использованию биотических и абиотических факторов среды.



Рис. 274. Фиалка (*Viola hirta*):

1 — растение с плодами, развивающимися из клейстогамных цветков; 2 — клейстогамный цветок; Пл — плод; КлЦ — клейстогамный цветок

## 4.2.1.7 Оплодотворение

**Развитие пыльцевой трубки.** Пылинка, попав на рыльце пестика, при отсутствии тормозящих факторов (см. ранее) прорастает; при этом ее содержимое, одетое интиной, выпячивается через поры в экзине и образует пыльцевую трубку.

Между опылением и оплодотворением у разных растений проходит весьма разное время. Так, у некоторых дубов этот период достигает 12–14 месяцев, у ольхи и орешника – 3–4 месяцев, у орхидей – обычно несколько недель. У большинства растений данный период не превышает 1–2 суток, а у портулака он длится всего 3–4 ч, у недотроги – менее 1 ч, а у кок-сагыза – 15–45 мин. Скорость роста пыльцевой трубки составляет примерно 35 мм/ч. Повышение температуры, как правило, ускоряет рост. Так, у дурмана при 33 °С скорость роста была в 3 раза выше, чем при 11 °С.

Ядро клетки пыльцевой трубки и генеративное ядро (или образовавшиеся из него два спермия) находятся на растущем конце пыльцевой трубки. Достигнув завязи, пыльцевая трубка направляется к семязачатку и проникает в него чаще всего через микропиле. Это явление носит название *порогамии*. Оболочка зародышевого мешка растворяется, соприкасаясь с кончиком пыльцевой трубки. В зародышевом мешке пыльцевая трубка растет по направлению к яйцеклетке. Оболочка на кончике пыльцевой трубки разрывается, и оттуда выходят два спермия, из которых один сливается с яйцеклеткой.

Процесс двойного оплодотворения был детально изучен Е.Н. Гераимовой-Навашиной у скерды, Т.Б. Батыгиной у пшеницы, С.Н. Коробовой у кукурузы, О.А. Долговой у ячменя.

Подробно изучены рост пыльцевых трубок и слияние гамет у пшеницы. Через 15 мин после попадания пыльцы на рыльце видны многочисленные пыльцевые трубки в тканях пестика, которые достигают зародышевого мешка через 20–25 мин. Пыльцевая трубка изливает свое содержимое в одну либо в обе синергиды. Через 25–30 мин спермии попадают в экстрацеллюлярное пространство («щель») между яйцеклеткой и центральной клеткой зародышевого мешка. Затем один из них проникает в яйцеклетку, в цитоплазме которой находится около 1 ч, претерпевая дальнейшие преобразования. По мере приближения к ядру яйцеклетки спермий разрыхляется, при этом отчетливо видна структура его ядра в виде хроматиновых нитей. Он имеет характерную форму: один конец его узкий, плотный, другой – широкий и рыхлый. Спермий начинает контактировать с ядром яйцеклетки обычно широким концом и постепенно погружается в него. В течение 3–5 ч после опыления происходят деспирализация ядра спермия и деконденсация хроматина. В это время хроматиновые нити теряют непрерывность, и через 3 ч после опыления появляется ядрышко. Весь процесс от контакта ядра спермия с ядром яйцеклетки до выделения одного (или двух) ядрышек занимает 5–6 ч.

Другой спермий сливается с ядром центральной клетки зародышевого мешка (или с одним из центральных ядер). Происходит так называемое *двойное оплодотворение* – процесс объединения одного спермия с яйцеклеткой (сингамия), а другого спермия

(той же пары) — с центральной клеткой зародышевого мешка (тройное слияние). В результате двойного оплодотворения возникают диплоидный зародыш (из зиготы — оплодотворенной яйцеклетки) и обычно триплоидный эндосперм (из оплодотворенной центральной клетки зародышевого мешка). Эндосперм покрытосеменных в противоположность голосеменным возникает, стало быть, лишь после оплодотворения. Сингамия включает слияние ядер — *кариогамия* (греч. *karion* — ядро и *gamos* — брак), и слияние цитоплазмы гамет — *плазмोगамия* (греч. *plasma*, *plasmata* — плазма). Плазмोगамия и кариогамия — ключевые моменты двойного оплодотворения. Правда, до сих пор дискутируется вопрос о том, как проникают в женские клетки мужские гаметы: целиком или только их ядра.

Общая продолжительность сингамии у голосеменных растений — месяц и более, у покрытосеменных она варьирует от нескольких минут до нескольких суток.

Двойное оплодотворение открыл в 1898 г. русский ботаник Сергей Гаврилович Навашин на двух растениях семейства лилейные *Lilium martagon* и *Fritillaria tenella*. Впервые термин «двойное оплодотворение» появился в 1900 г., после опубликования С.Г. Навашиним статьи об оплодотворении сложноцветных и лилейных. Двойное оплодотворение изучено у более чем 300 видов из разных семейств покрытосеменных и относится к числу характернейших их особенностей. Долгое время думали, что двойное оплодотворение присуще исключительно покрытосеменным и не встречается у других групп растений. Однако сейчас известны архаичные формы двойного оплодотворения у родов *Ephedra* и *Gnetum* — голосеменных растений.

Детальное изучение процесса оплодотворения, проведенное Е.Н. Герасимовой-Навашиной (1947 — 1990) и ее учениками, позволило выделить три его типа по темпу объединения мужских и женских ядер:

1. *Премитотический* — ядра спермия и яйцеклетки объединяются до их вступления в митоз; ядро спермия завершает свой митотический цикл после слияния с ядром яйцеклетки.

2. *Постмитотический* — ядро спермия заканчивает митотический цикл до объединения с ядром яйцеклетки, но уже находясь с ним в контакте, слияние ядер происходит после окончания митоза в них.

3. *Промежуточный* — характеризуется кариогамией во время митоза.

Таким образом, полное слияние ядер спермия и яйцеклетки может происходить до, после или во время митоза гамет. В зависимости от типа оплодотворения незрелая (только что образовавшаяся) зигота будет находиться в разных периодах клеточного цикла и может быть морфологически различной, а именно, с полностью слившимися ядрами (премитотический тип оплодотворения) и частично слившимися ядрами (постмитотический и промежуточный типы оплодотворения). Это указывает на таксоноспецифичность зигот и объясняет противоречивость данных об их строении.

По форме спермии различны. Часто они палочковидные и даже червеобразные. С.Г. Навашин, наблюдая подобную форму спермиев на своих объектах, предположил, что спермии обладают способностью к самостоятельному движению, несмотря

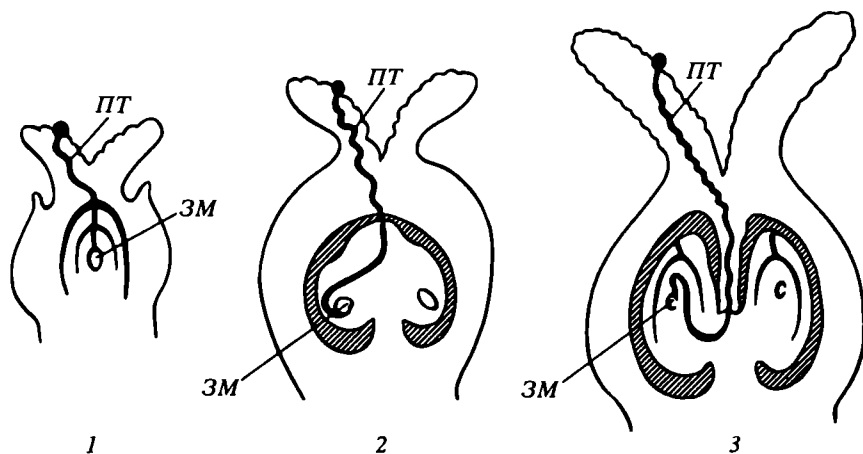


Рис. 275. Схемы порогамии (1) и халазогамии (2, 3):  
ПТ – путь пыльцевой трубки; ЗМ – зародышевый мешок

на отсутствие жгутиков. Некоторые данные как будто бы подтверждают это предположение. В то время как спермии движутся в пыльцевой трубке всегда вперед, некоторые плазматические течи трубочки передвигаются в обратном направлении. Это возможно лишь в случае самостоятельного движения спермиев.

Кроме обычного способа проникновения пыльцевой трубки через микропиле – порогамии (рис. 275, поз. 1), известны иные варианты. Проникновение через халазу называют *халазогамией*. Впервые она была обнаружена в 1894 г. Трейбом у своеобразного австралийского рода *Casuarina*, а вскоре после этого – С.Г. Навашиным у березы. При халазогамии пыльцевая трубка растет через ткани рыльца и столбика до семяножки, а затем в ее тканях до середины семязачатка и далее по ткани интегументов она поворачивает к верхушке нуцеллуса, минуя микропиле и полость между интегументами (рис. 275, поз. 2, 3). Предположили, что у халазогамных покрытосеменных пыльцевая трубка, как и у голосеменных, не способна к росту через полость завязи, и, стало быть, береза, казуарина и другие относятся к наиболее примитивным цветковым.

В настоящее время, как правило, придерживаются иной точки зрения, рассматривая халазогамию более с физиологической, чем с филогенетической, точки зрения. Следует учитывать, что халазогамия известна и у сравнительно эволюционно развитых растений, например у крестоцветных, манжеток и др. Кроме того, у некоторых видов имеются как порогамия, так и халазогамия.

## 4.2.1.8 Зигота. Зародыш. Развитие семени

Зигота (от греч. *zygotes* — соединенный, вместе) — клетка, образующаяся в результате слияния мужской и женской гамет. Зигота представляет собой начальную фазу онтогенеза нового организма. Как и большинство растительных клеток зигота тотипотентна и подчиняется общим законам клеточной дифференциации. Однако, особое по сравнению с другими клетками происхождение (образуется в результате слияния двух гамет) придает зиготе ряд специфических особенностей: автономность, морфологическую и физиологическую полярности, особое строение клеточной оболочки, специфический характер клеточного цикла (в особенности его интерфазы). Эти особенности зиготы связаны с асинхронностью процессов митоза в мужских и женских гаметах, т.е. типами оплодотворения (см. подразд. 4.2.1.7).

Свою полярность зигота наследует от яйцеклетки (см. подразд. 4.2.1.5). От нее же зигота получает и клеточную оболочку. Как известно, на первых этапах развития незрелая яйцеклетка окружена со всех сторон оболочкой. Однако у зрелой яйцеклетки оболочка закрывает лишь базальный полюс, апикальный же отграничен от центральной клетки зародышевого мешка только плазмалеммой. Зигота в период интерфазы восстанавливает полную клеточную оболочку, которая обеспечивает относительную изолированность, автономность зиготы от соседних клеток.

Однако несмотря на свою автономность на всех этапах развития зигота имеет тесные физиологические связи с другими клетками зародышевого мешка и семязачатка. В своем развитии зигота проходит следующие этапы:

**инициальная зигота** — зрелая яйцеклетка, в которую вошел спермий. На этом этапе зигота еще не обладает свойством тотипотентности, хотя у нее уже выражены полярность, определенный тип симметрии, имеется много органелл;

**незрелая зигота** — от начала кариогамии до полного слияния мужского и женского ядер. На этой фазе восстанавливается тотипотентность, ядро становится диплоидным, мужские и женские ядрышки могут начать слияние;

**зрелая зигота** — от окончательного слияния мужского и женского ядрышек до начала кариокинеза. Тотипотентная клетка, способная делиться, имеет диплоидное ядро с множеством ядрышек, возникающих в результате амплификации.

**Формирование зародыша.** Деление зрелой зиготы означает начало эмбриогенеза. Первое деление зиготы, как правило, неравное, что объясняется её полярностью. Апикальная клетка гораздо меньше и менее вакуолизирована по сравнению с базальной. Из апикальной клетки и ее производных, где сосредотачивается активный синтез белков, формируется в дальнейшем зародыш, а из базальной клетки — *подвесок*, или *суспензор*. По признакам ориентации первых клеточных делений и степени участия апикальной клетки в формировании зародыша различают несколько типов его развития (рис. 276). У крестоцветных, например, базальная клетка делится поперек (рис. 277, поз. 1, 2), а апикальная вдоль (рис. 277, поз. 3), что ведет к формированию предзародыша (проэмбрио) *Opagrad*-типа (см. рис. 276). Каждая из производных терминальной клетки затем делится стенкой, перпендикулярной к первой (т.е. парал-



**Onagrad-тип**  
(=Cruciferae=  
Onagraceae=  
Onagraceen)



**Chenopodiad-тип**  
(=Chenopodiaceae=  
Chenopodiaceen)



**Asterad-тип**  
(=Asteraceae=  
Asteraceen)



**Piperad-тип**



**Caryophyllad-тип**  
(=Caryophyllaceae=  
Caryophyllaceen)



**Raconiad-тип**  
(=Raconiaceae)



**Solanad-тип**  
(=Solanaceae=  
Solanaceen)



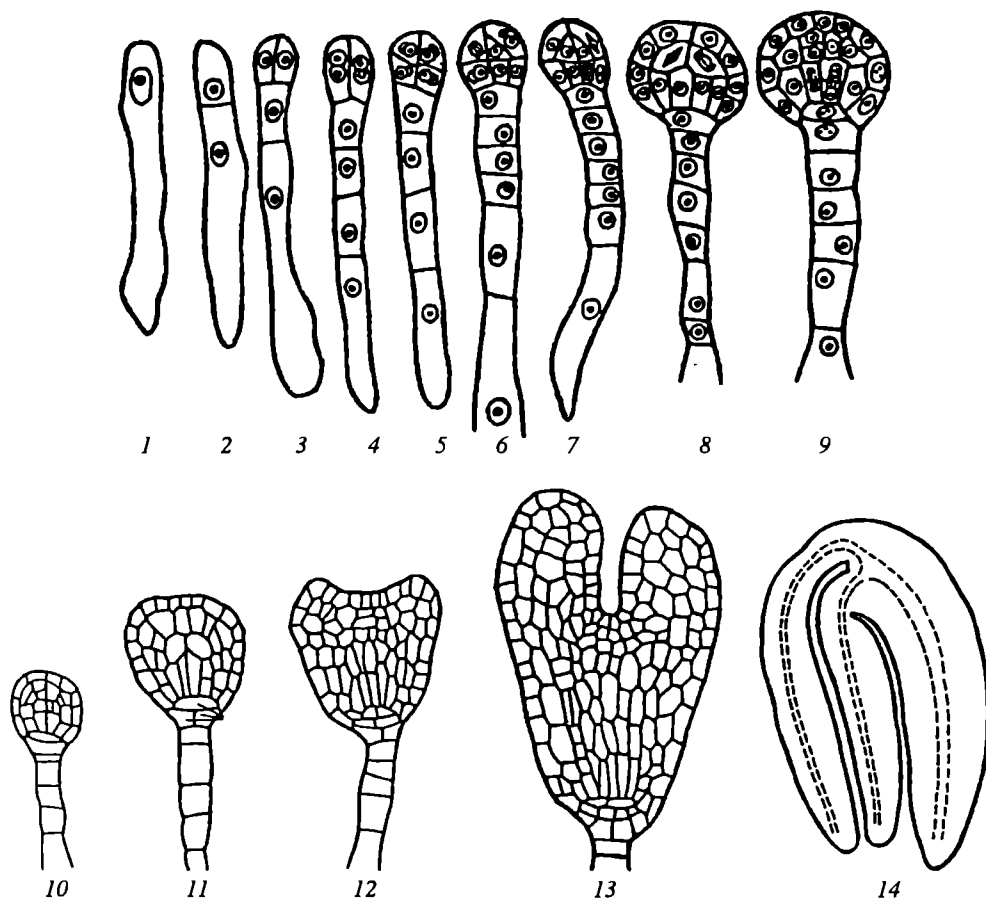
**Graminad-тип**  
(=Gramineae=  
Poaceae)



Рис. 276. Основные типы развития зародышей цветковых растений. Штриховкой показана степень участия апикальной и базальной клеток в построении проэмбрио

лельной плоскости рисунка), — возникает *стадия квадрантов* (рис. 277, поз. 4, 5). Затем каждая из клеток квадранта делится поперечной перегородкой, образуя *стадию октантов* (рис. 277, поз. 6, 7). Одновременно клетки, возникшие из базальной клетки, делятся поперечными перегородками (рис. 277, поз. 3–7), формируя подвесок, который вдвигает производное терминальной клетки, т.е. собственно зародыш, в полость зародышевого мешка, заполняемую эндоспермом. Самая верхняя клетка подвеска разрастается в пузыревидное образование и, видимо, играет роль гаустории.

Процесс эмбриогенеза разделяют обычно на несколько стадий, отражающих изменения морфогенеза: *проэмбриональную* (от зиготы до дифференциации протодермы на предзародыше), *глобулярную* (от дифференциации протодермы до инициации семядолей) (рис. 277, поз. 8–11), *сердечковидную* (первые этапы формирования семядолей) (рис. 277, поз. 12–13), *торпедовидную* (активный рост оси зародыша и формирование первичных специализированных меристем (гистогенов) в гипокотиле и зародышевом корне), *стадию сформированного и зрелого зародышей* (отражающую степень развития его анатомических структур в зрелом семени) (рис. 277, поз. 14). Самая длительная стадия развития зародыша — глобулярная, во время которой происходит и гистогенез, и подготовка к органогенезу.

Рис. 277. Эмбриогенез *Onagrad*-типа:1–12 – *Capsella bursa-pastoris*; 13–14 – *Arabidopsis thaliana*

Таким образом, в процессе эмбриогенеза у двудольных, как правило, из верхних производных апикальной клетки образуются семядоли и апекс побега (иногда почечка с несколькими зачаточными листьями), а из нижних – апекс корня зародыша. Возможны и другие варианты образования зародыша (см. подразд. 3.1.1, рис. 70).

У однодольных образуется лишь одна семядоля, а апекс побега, как и у двудольных, занимает терминальное положение. Боковое его положение в зрелом семени вторичное.

У многих орхидей, а также у паразитических и сапрофитных растений зародыш остается на проэмбриональной стадии и состоит только из группы клеток (см. подразд. 3.1.1, рис. 80).

**Формирование эндосперма.** Обычно триполидное ядро зародышевого мешка начинает делиться раньше зиготы. По способу формирования различают два основных типа эндосперма: *нуклеарный* и *целлюлярный*. При нуклеарном типе сначала происходит кариокинез и образуются многочисленные ядра, свободно располагающиеся в цитоплазме, т.е. возникает многоядерная структура. Эта ценоцитная фаза позже сменяется клеточной. Клетки формируются центробежно: сначала возникают периферические, а затем внутренние клетки эндосперма. При целлюлярном типе эндосперма карио- и цитокинез происходят согласованно и каждое деление ядра сопровождается образованием клеточной оболочки. Зрелый сформированный эндосperm состоит из крупных паренхимных клеток, которые независимо от способа их происхождения накапливают запасные вещества в виде крахмала, жиров, белков (aleurоновые зерна) и гемицеллюлоз (см. подробнее подразд. 3.1.1).

У некоторых растений из эндосперма возникают особые, часто многоклеточные выросты — гаустории, выходящие за пределы зародышевого мешка; они разрастаются в тканях интегументов, нуцеллуса и, очевидно, способствуют улучшению питания зародыша. Гаустории характерны для эволюционно развитых групп растений (*Veronica*, *Impatiens*, *Acanthaceae*).

Семязачаток постепенно превращается в семя. Кожура образуется из интегументов, отчасти из нуцеллуса. Из нуцеллуса в некоторых случаях формируется перисперм, который, как и эндосперм, является запасной питательной тканью (см. также подразд. 3.1.1).

Завязь превращается в плод после оплодотворения, а стенка завязи образует околоплодник, окружающий семена. У очень многих растений в образовании плода принимают участие и другие части цветка (подробнее см. подразд. 4.2.2.1).

#### 4.2.1.9 Апомиксис

Образование зародыша без слияния гамет называют апомиксисом (греч. *apo* — без и *mixis* — смешение). Впервые этот термин был введен В. Хааком (1893) для животных. Апомиксис широко распространен в природе. Он встречается в разных группах растений, у мохообразных и папоротникообразных, но особенно часто у покрытосеменных. У них апомиксис обнаружен в 300 родах из 80 семейств.

Более ста лет в литературе обсуждается апомиксис в различных аспектах, и это понятие используется либо в широком, либо в узком смысле слова. Х. Винклер (1908, 1934), рассматривая апомиксис у различных групп растений, определил его как образование спорофита из клеток гаметофита без слияния половых ядер, включив в это понятие и вивипарию. Такую интерпретацию термина «апомиксис» (все способы воспроизведения и размножения, не связанные с половым процессом) приняли большинство авторов). Широкое понимание апомиксиса, включающего ряд разнородных явлений, требовало уточнения некоторых положений. Чтобы отличить случаи образования семян без оплодотворения от тех, где зародыш образуется за счет сингамии, было введено понятие «агамоспермия». Ф. Фагерлинд (1940) и

Дж.Л. Стеббинс (1941) разделяли апомиксис на агамоспермию и вегетативный апомиксис. О. Густафсон (1947) включал в агамоспермию: диплоспорию – партеногенез, апоспорию – партеногенез и адвентивную эмбрионию. В. Грант (1984) считает, что адвентивная эмбриония (нуцеллярная и интегументальная) представляет собой тот тип агамоспермии, который в наибольшей степени приближается к живорождению как одной из форм вегетативного размножения.

Апомиксис в широком смысле слова некоторые авторы подразделяют на четыре типа (см. Махешвари, 1954):

1) *нерегулярный апомиксис*, при котором нормально протекает мейоз, образуется гаплоидный зародышевый мешок, но зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки (*гаплоидный партеногенез*) либо из других клеток гаметофита (синергид или антипод – *гаплоидная апогамия*); растения, возникающие таким путем, содержат один набор хромосом ( $n$ ), обычно стерильны; процесс апомиксиса не повторяется в следующих поколениях;

2) *регулярный апомиксис*, при котором образуется диплоидный зародышевый мешок либо из клетки археспория (*генеративная апоспория* = диплоспория), либо из клеток нуцеллуса (*соматическая апоспория* = апоспория); зародыш может возникать из яйцеклетки (*диплоидный партеногенез*) или из иной клетки гаметофита (*диплоидная апогамия*);

3) *адвентивная эмбриония* – зародыши образуются из спорофита – соматических клеток нуцеллуса и интегумента независимо от способа возникновения и пloidности гаметофита;

4) *тип апомиксиса*, когда цветки заменены луковичками или другими образованиями, обеспечивающими вегетативное размножение и часто прорастающими на материнском растении (один из типов *живорождения* – *вивипария*).

Однако при такой интерпретации термина «апомиксис» не выявляются различия между гетерофазной репродукцией – с чередованием поколений, и гомофазной репродукцией – без чередования поколений. Итальянский ученый Е. Батталья (1963) впервые предложил рассматривать понятие апомиксис в узком смысле, только как процесс гетерофазного воспроизведения (см. подразд. 4.1.1), но без участия амфимиксиса, т.е. слияния мужской и женской гамет (греч. *amphi* – с обеих сторон и *mixis* – смешение). Соответственно явление адвентивной (спорофитной) эмбрионии, которое он относит к категории гомофазной репродукции, и вегетативное размножение исключаются из понятия апомиксиса.

Позднее было выделено понятие *гаметофитный апомиксис*; в этом случае женский гаметофит как морфологическое образование существует, но обычно отсутствуют мейоз и оплодотворение. Установлены несколько разновидностей гаметофитного апомиксиса, например автономный и стимулятивный. *Автономный (гаметофитный) апомиксис* без опыления наблюдается при сочетании трех элементов: образования зародышевого мешка без редукции числа хромосом, автономного развития зародыша без оплодотворения и образования нормальных апомиктических зародышей. *Стимуля-*

тивный апомиксис (псевдогамия) с опылением, при котором зародышевый мешок также образуется без редукции (диплоспория) и яйцеклетка развивается автономно. Однако в отличие от автономного апомиксиса для нормального развития апомиктического зародыша необходим эндосперм, который развивается лишь после оплодотворения вторичного ядра центральной клетки. Слияние одного из спермиев с ядром центральной клетки зародышевого мешка без сингамии, т.е. слияние гамет, называют *ложным оплодотворением*, или *псевдогамией*. Псевдогамия обеспечивает фертильность потомства, сохраняющего свойства материнского организма в течение многих поколений. При гаметофитном апомиксисе возможны два пути образования женского гаметофита: апоспория и диплоспория, которые позволяют сохранить чередование поколений и в отсутствие чередования ядерных фаз. При *апоспории* зародышевый мешок образуется посредством митоза из соматических клеток нуцеллуса или халазы семязачатка, при *диплоспории* — непосредственно из археспория или материнской клетки зародышевого мешка обычно без участия мейоза. В обоих случаях зародышевые мешки развиваются относительно нормально и клетки женского гаметофита способны образовывать партеногенетические зародыши.

Таким образом, возникают два направления развития: *диплоспория-партеногенез* и *апоспория-партеногенез*. Каждая из этих последовательностей встречается в четко выраженной форме, иногда они отмечаются одновременно. Диплоспория и апоспория не всегда исключают мейоз и оплодотворение. Крайне редко образуется редуцированный зародышевый мешок, и может происходить оплодотворение как редуцированных (гаплоидных), так и нередуцированных (диплоидных) яйцеклеток.

Клетки синергид или антипод также могут образовывать диплоидные партеногенетические зародыши, реже гаплоидные. Апогамное развитие зародышей описано у ряда цветковых растений: из синергид у *Taraxacum*, *Hieracium*, *Alchemilla*, *Alnus*, *Lilium* и *Poa*, из антипод у *Hieracium*, *Elatostema* и *Allium*.

Итак, агамоспермное растение производит семена, в которых зародыши или эмбриоиды образуются только бесполом путем, но иногда может давать потомство в результате полового процесса. В первом случае имеется облигатный, а во втором факультативный апомиксис. Например, у *Hieracium aurantiacum* в Карпатах (Польша) образуются жизнеспособные семязачатки двух типов в одном соцветии. Некоторые семязачатки содержат редуцированные зародышевые мешки, образовавшиеся в результате нормального мейоза, тогда как другие — нередуцированные, возникшие в результате апоспории. В последних зародыш и эндосперм развиваются автономно, а в первых им необходимо оплодотворение как предпосылка к дальнейшему развитию. Вследствие этого в одном соцветии зародыши образуются не только половым, но и бесполом путем. Соотношение семян с зародышами двух типов варьирует у разных растений.

Различные формы гаметофитного апомиксиса и сексуальность (половой процесс) не являются альтернативными (в формальном смысле), все они представляют собой независимые способы образования нового спорофита, которые могут сосуществовать у одного вида одновременно. Гаметофитный апомиксис не подавляет амфимик-

сис и не приводит к полной утрате сексуальности, как предполагалось ранее. У всех изученных апомиктов отмечена частичная гетерозиготность.

Кроме того, следует отметить, что растения с нормальным половым процессом имеют потенциальные возможности образовать нередуцированный зародышевый мешок, что при определенных условиях может стать реальным.

Скрещивание апомиктов возможно, поскольку почти все они образуют определенное количество жизнеспособной пыльцы, т.е. при апомиксисе в принципе существует возможность ограниченной рекомбинации генов и, следовательно, изменчивости в определенных пределах.

Вероятно, у большинства растений половой процесс и формирование женского гаметофита — это единый (неразрывный) процесс, а у апомиктов эта связь, вероятно, разорвана, что и объясняет своеобразие формирования партеногенетических (гаметофитных) зародышей. Отдавая дань широкому представлению о феномене агамоспермии как о некоем «едином» процессе (осуществляемом посредством семян, но без слияния гамет), используют компромиссное понятие «семенной апомиксис», объединяющее процессы гаметофитного апомиксиса и адвентивной (нуцеллярной) эмбрионии.

Однако, соматические зародыши (эмбриониды), образующиеся при адвентивной эмбрионии, нельзя объединять с гаметофитными зародышами и включать их в одно понятие апомиксиса (семенного апомиксиса), вследствие разных механизмов их развития (гомофазной и гетерофазной репродукции соответственно), хотя оба эти типа зародыша и развиваются в семени. Вероятно, правы те исследователи, которые выделяли гаметофитный апомиксис, а отдельные формы спорофитного апомиксиса (в том числе и нуцеллярную эмбрионию) включали в особый тип вегетативного размножения. К особому типу вегетативного размножения следует отнести и явления *монозиготической кливажной* (от англ. cleave — раскалывать, рассекать) *эмбрионии* (образование однойяйцевых близнецов — двоен, троен и т.д.), а также интегументальную эмбрионию. По непонятным причинам многие авторы игнорируют эти явления, хотя они часто встречаются у различных видов цветковых. Многие вышеуказанные противоречия связаны, вероятно, с неправильной трактовкой роли различных форм эмбрионидогении (нуцеллярной, интегументальной и монозиготической кливажной) в системах репродукции.

#### 4.2.1.10 Эмбрионидогения — новый тип вегетативного размножения

**Определение.** *Эмбрионид* — зачаток индивидуума, образующийся асексуально in situ, in vivo и in vitro. Эмбрионид называют также соматическим зародышем, зародышеподобной структурой, адвентивным зародышем. Он формируется экзогенно или эндогенно, обычно из одной соматической клетки, реже из эмбрионального клеточного комплекса.

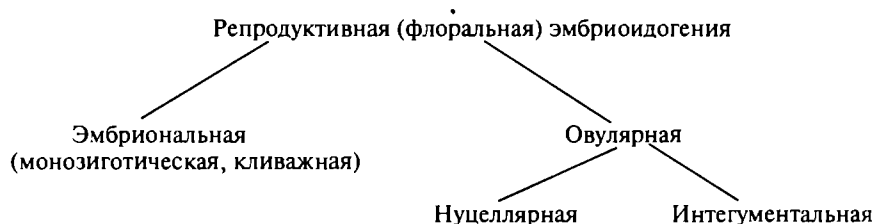
Основные отличительные признаки эмбриоида — наличие новой оси (по отношению к материнскому организму), соединяющей его полярно формирующиеся апек-

сы побега и корня, и, как правило, отсутствие васкулярной связи с материнским организмом. Генезис эмбриоида, его форма и размеры, таксоноспецифичны. Эмбриоиду, как и половому зародышу, присущи полярность, симметрия, клеточная и гистогенная дифференциации, автономность и др. Оба типа зародышей — биполярные структуры, представляющие собой зачатки нового индивидуума (а не его часть, как в случае почки). Их роль в системе репродукции также сходна: это элементарные структурные единицы размножения — семенного и вегетативного.

Главное различие между половым и соматическим зародышем заключается в их происхождении: первый возникает из зиготы (гетерофазная репродукция), второй — из соматической клетки или клеток (гомофазная репродукция) (см. подразд. 4.1.4).

**Формы эмбриоидогении.** *Эмбриоидогения* (греч. *embryon* — зародыш, *oidos* — вид и *genus* — происхождение) — один из двух типов гомофазной репродукции семенных растений *in situ*, *in vivo* и *in vitro*, элементарной структурной единицей которой является эмбриоид. Впервые понятие «эмбриоидогения» в качестве новой категории вегетативного размножения было предложено Т.Б. Батыгиной (1978). Основной тезис этой концепции состоит в универсальности морфогенеза соматических и половых зародышей, образующихся в естественных условиях и в экспериментальных, т.е. в культуре *in vitro*. При выделении эмбриоидогении в особый тип воспроизведения и размножения использованы два критерия: онтогенетический (гомофазная репродукция, унипарентальное наследование) и морфологический (биполярная организация структуры с апексами побега и корня и новой полярной осью). Эмбриоидогения известна у растений разных таксонов и произрастающих в разных экологических условиях. В зависимости от происхождения и положения эмбриоидов на материнском растении можно выделить две основные формы эмбриоидогении: *репродуктивную*, или *флоральную* — образование эмбриоидов в цветке и в семени, и *вегетативную* — образование эмбриоидов на вегетативных органах.

**Репродуктивная (флоральная) эмбриоидогения** представлена несколькими вариантами:



Название *эмбриональная* подчеркивает, что эмбриоиды возникают из соматических клеток половых зародышей на ранних (эмбриональных) этапах 1–6 их развития (рис. 278). Другими словами, кливажный эмбриоид формируется из клеток полового зародыша, например, из клеток его суспензора. Таким образом, одна зигота дает на-

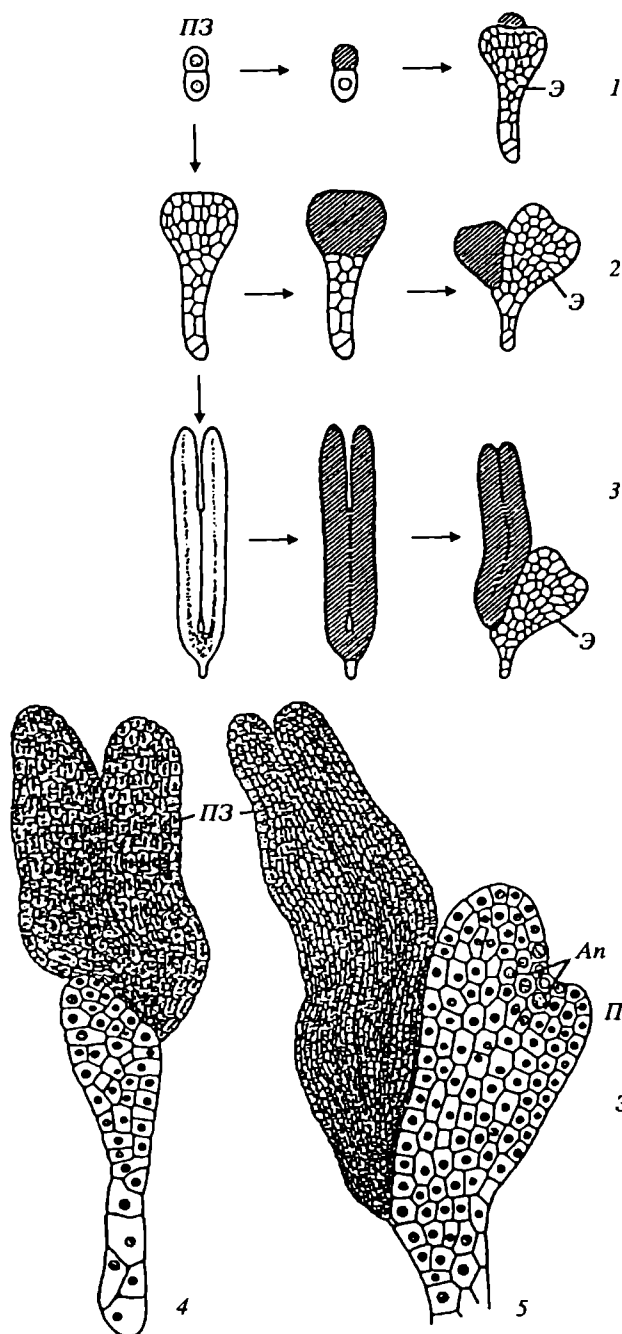


Рис. 278. Образование соматического зародыша (эмбриона) из клеток суспензора полового зародыша у *Eranthis hiemalis* в культуре in vitro:

1-6 — этапы развития; *Ап* — апекс побега; *ПЗ* — половой зародыш; *Э* — эмбрион



чало двум однойяйцовым близнецам, один из которых — эмбрион (половой зародыш), другой — эмбрионид (соматический зародыш).

В случае *овулярной* эмбриоидогении соматические зародыши развиваются из клеток материнского спорофита, а именно из клеток интегумента или нуцеллуса семязачатка.

Эмбриональная эмбриоидогения встречается у представителей различных семейств цветковых растений как однодольных (*Orchidaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*), так и двудольных (*Loranthaceae*, *Lobeliaceae*, *Papaveraceae*). Это явление присуще также голосеменным *Sequoia*, *Cupressus*, *Cryptomeria*, *Chamaecyparis*, *Sciadopitys*, *Juniperus* и *Saxegothea*.

Особый вид кливажной эмбриоидогении наблюдается при развитии зародыша у представителей рода пион (рис. 279). Согласно концепции М.С. Яковлева (1951), зародыш пиона еще на ценоцитноклеточной стадии развития образует путем «почкования» множество зародышеподобных структур, одна из которых преобразуется в половой зародыш. С точки зрения концепции эмбриоидогении, морфогенез полового зародыша пионов характеризуется незавершенностью: он заканчивается на ценоцитноклеточной стадии и не проходит свойственных большинству половых зародышей цветковых стадий двуклеточного проэмбрио, тетрады, квадрантов и т.д. После образования на поверхности ценоцитноклеточного зародыша протодермы, из нее формируются инициали будущих соматических зародышей, т.е. эмбрионидов. Их число может достигать 25–27, однако в семени сохраняется только один из них, остальные гибнут. Таким образом при формировании семени пиона эмбриогенез (гестерофазная репродукция) сменяется эмбриоидогенезом (гомофазная репродукция).

*Овулярная — нуцеллярная и интегументальная эмбриоидогения*, отмеченная у более чем 250 видов растений, наиболее подробно изучена у плодовых: *Citrus*, *Mangifera*, *Eugenia* и др. Семена этих растений имеют множество зародышей (*полиэмбриония*). Число зародышей может меняться от вида к виду. Так, у *Citrus microcarpa* семя дает обычно 21 проросток, тогда как у *C. unshiu* около 40. Нуцеллярная и интегументальная эмбриоидогении наблюдаются также у некоторых видов орхидей (*Nigritella nigra*, *Spiranthes cernua* и др.).

Эмбриониды могут образовываться из соматических клеток нуцеллуса и интегументов различными способами и на разных этапах развития семязачатка. Так, у мятлика лугового эмбриониды образуются либо из одной клетки нуцеллуса, либо из эмбрионального клеточного комплекса, формирующегося в результате деления клеток нуцеллуса. Независимо от способа образования эмбриоида в зрелой зерновке мятлика при нуцеллярной и интегументальной эмбриоидогении мы имеем дело с клоном материнского растения, представленного соматическими зародышами.

Встречаются случаи, когда в одном семени образование эмбрионидов может протекать параллельно эмбриогенезу (например, у цитрусовых). Для эмбрионидов и проростков, образующихся из них, мы также используем понятие «клон». Следует отметить, что у некоторых представителей цветковых (*Citroideae*, *Orchidaceae* и др.) в одном семени могут образовываться два разных клона — два поколения: клон мате-

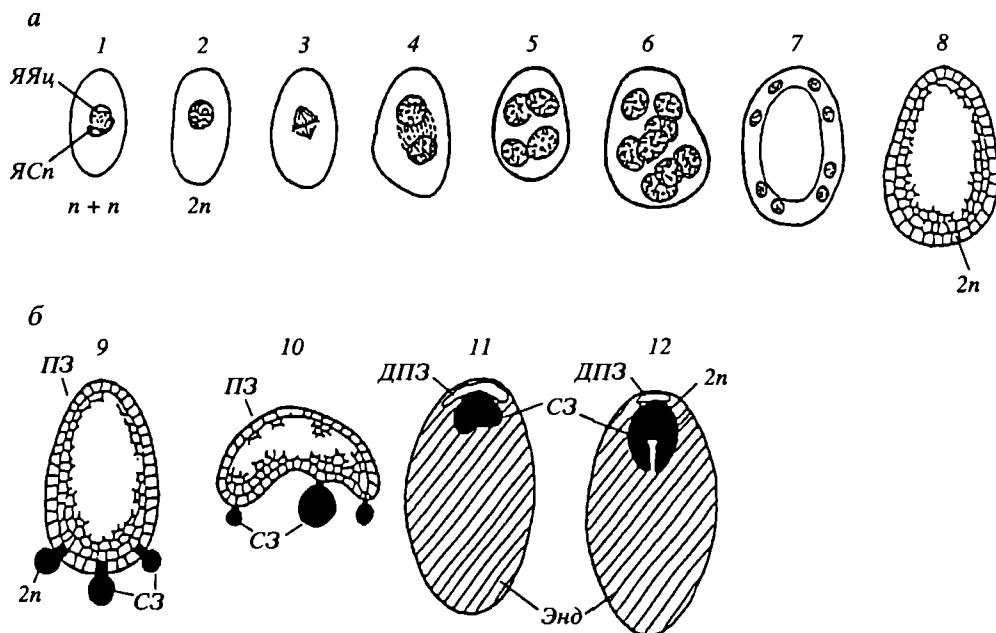


Рис. 279. Переключение программы развития с гетерофазией на гомофазную репродукцию в семени *Paeonia*:

*a* – развитие полового зародыша от зиготы до ценоцитноклеточной стадии (гетерофазный этап репродукции); *б* – образование соматических зародышей и дегенерация полового зародыша (гомофазный этап репродукции); 1 – оплодотворение; 2 – зигота; 3–7 – развитие ценоцитного зародыша; 8 – образование эпидермы на ценоцитноклеточной стадии; 9, 10 – несколько эмбрионидов на половом зародыше; 11 – один соматический зародыш на сердцевидной стадии, видны остатки полового зародыша; 12 – зрелое семя с соматическим зародышем; ДПЗ – дегенерирующий половой зародыш; ПЗ – половой зародыш; СЗ – соматический зародыш; Энд – эндосперм; ЯСп – ядро спермия; ЯЯц – ядро яйцеклетки

ринского организма (за счет нуцеллярной и интегументальной эмбриоидогении) и клон дочерней особи (за счет кливажной эмбриоидогении).

В том случае, когда в одном семени имеются эмбриониды разного происхождения: материнского (овулярные) и нового, дочернего (эмбриональные), из них будут развиваться растения двух генотипов. Это служит базой для появления *генетической гетерогенности семян*, которые в совокупности с вегетативной эмбриоидогенией в конечном счете, обуславливают генетическую гетерогенность популяции.

**Вегетативная эмбриоидогения** представлена тремя вариантами: *фолиарной* (эмбриониды развиваются на листе), *каулигенной* (на стебле) и *ризогенной* (на корне). Фолиарные, каулигенные и ризогенные эмбриониды и соответственно проростки представляют собой клоны материнских организмов на более позднем этапе онтогенеза по сравнению с монозиготическими эмбриоидами. Вариант вегетативной эмбриоидогении таксоноспецифичен.

При фоллиарной эмбриоидогении структуры, образующиеся на листе, называют по-разному: почками, зародышами или листовыми зародышами, листовыми псевдолуковичками, эмбриоидами. В пользу последнего термина свидетельствуют результаты исследования *Bryophyllum pinnatum*. Эмбриониды формируются по краям листовых пластинок на зубцах выемок. Они закладываются эндогенно, из спящих, или покоящихся меристем и на ранних этапах не имеют контактов с проводящими пучками материнского листа. Как и половые зародыши, фоллиарные эмбриониды проходят глобулярную, сердцевидную, торпедовидную стадии, и только после этого достигают зрелости. Однако, в отличие от половых зародышей они на поздней стадии развития имеют связь с проводящей системой материнского листа. Проростки легко отделяются от материнского растения благодаря образованию отделительного слоя, часть клеток которого заполнена танинами. Такие проростки иногда сравнивают с семенами.

Каулигенная эмбриоидогения впервые детально описана у лютика ядовитого (рис. 280). Эмбриониды формируются экзогенно из клеток эпидермы, развитие их сходно с развитием половых зародышей и в отличие от фоллиарных эмбрионидов *Bryophyllum* и *Crassula* они не связаны с проводящей системой материнского растения.

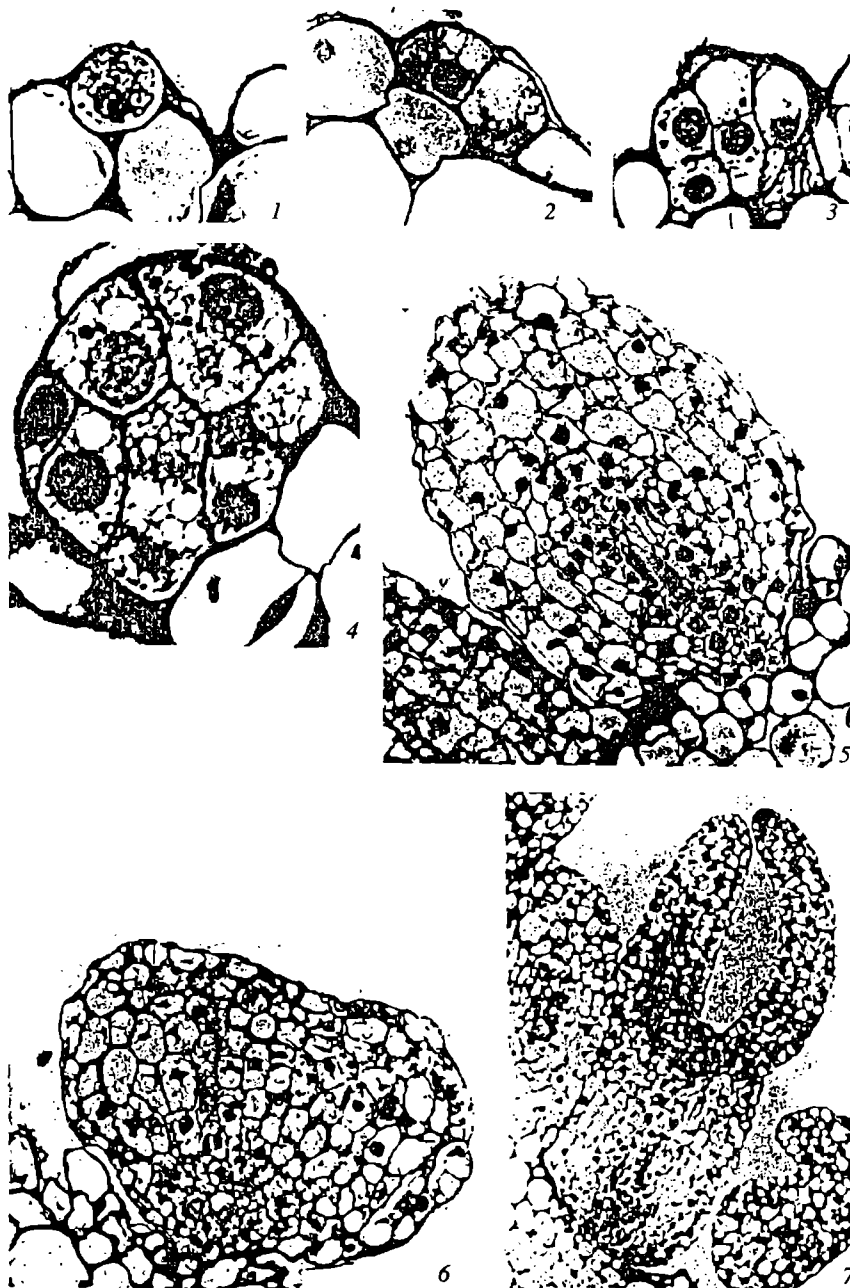
В концепции эмбриоидогении онтогенетический и морфологический критерии выделения эмбрионидов позволяют рассматривать их как особый класс «зачатков» новых индивидуумов, а эмбриоидогенез как особый, бесполой способ образования нового индивидуума (т.е. без участия гамет и оплодотворения), который нельзя сводить к партеногенезу. Размножение при эмбриоидогении осуществляется либо самими эмбриоидами, либо миниатюрными проростками, формирующимися на растениях, развившихся из эмбрионидов, либо семенами, в которых образуются эмбриониды разного происхождения (монозиготические кливажные, интегументальные и нуцеллярные). Следовательно, эмбриоидогению нельзя отнести ни к одной из традиционных категорий вегетативного размножения, а следует рассматривать как особую его форму, включающую также адвентивную эмбрионию и вивипарию.

**Биологическое значение эмбриоидогении.** Адаптивное значение эмбриоидогении для цветковых велико. К ее преимуществам относится более короткий и, следовательно, энергетически более выгодный путь образования множества зачатков новых особей с унипарентальной наследственностью. Очевидно, образование разных вегетативных и генеративных диаспор, особенно семян, содержащих зачатки спорофитов нового дочернего полового поколения (бипарентальное, или двуродительское наследование) и «старого» материнского поколения (унипарентальное наследование), существенно расширяет возможности «борьбы за существование». Вероятно, эти процессы были подхвачены естественным отбором и оказались центральным звеном в



Рис. 280. Развитие соматических зародышей (эмбрионидов) из клеток эпидермы стебля лютика ядовитого (*Ranunculus sceleratus*):

1 – две клетки эпидермы, которые дадут эмбриониды; 2–4 – двух-, четырех-, восьмиклеточные эмбриониды; 5 – более продвинутая стадия развития эмбриоида; 6 – многоклеточный эмбрионид; 7 – соматический зародыш с зачатками семядолей



сохранении биологического разнообразия растений. Кроме того, при эмбриоидогении единицей размножения выступает зачаток целого организма, образующийся в семени или на вегетативном органе, а не часть организма (или его отдельные органы — почка, лист, корень), как это бывает при черенковании. В последнем случае необходимы определенные условия и время для регенерации недостающих частей организма до целой особи. Полноценный биполярный организм, формирующийся при эмбриоидогении, способен у некоторых видов растений не только сразу укореняться, но и разноситься, подобно семенам, ветром, водой на малые и большие расстояния.

Таким образом, при разработке концепции эмбриоидогении был сформирован нетрадиционный взгляд на систему размножения цветковых растений, что позволило объединить ранее казавшиеся разрозненными явления монозиготической, кливажной, нуцеллярной, интегументальной и фоллиарной эмбриоидогении. Вопрос о месте этих явлений в системе размножения растений и их эволюционной роли многие десятилетия оставался дискуссионным.

**Полиэмбриония и генетическая гетерогенность семян.** Обычно семя содержит один половой (зиготический) зародыш (см. подразд. 3.1.1). Однако новое поколение может развиваться и из семян, в которых зародыши образуются без оплодотворения (агамоспермия).

Один из важнейших признаков семян — их генетическая гетерогенность, в основе которой лежат разные способы формирования зародышей. Генетически разнокачественные семена, как правило, внешне (фенотипически) неразличимы. Лишь в тех случаях, когда родительские растения имеют четкие отличия по фенотипу (например, по окраске эндосперма зерновок, как у кукурузы) гено- и фенотипическая гетерогенность семян становятся явными. Проблема генетической гетерогенности семян далеко не нова. Достаточно вспомнить, что Г. Мендель в опытах с ястребинками (*Hieracium*) не смог подтвердить закономерность расщепления наследуемых признаков в пропорции 3:1, выявленную им у гороха (*Pisum sativum*). Много лет спустя стало понятно, почему это так: оказалось, что семена ястребинок формируются без оплодотворения, путем апомиксиса.

Основываясь на происхождении зародышей, можно выделить следующие категории семян:

- с половыми (зиготическими) зародышами (бипарентальное наследование);
- с мозаичными химерными зародышами (бипарентальное или унипарентальное наследование), формирующимися путем семигамии (незавершенного оплодотворения) (подробнее см. подразд. 4.2.1.9);
- с партеногенетическими зародышами (унипарентальное — материнское или отцовское наследование), в том числе диплоидными (нередуцированный партеногенез), гаплоидными (редуцированный партеногенез или редуцированный андрогенез);
- с эмбриоидами нуцеллярными, интегументальными, монозиготическими (унипарентальное — материнское наследование).

В одном семени может сформироваться несколько зародышей, часто разного происхождения. Образование в одном семени нескольких зародышей традиционно называется *полиэмбрионией*, а семена — *полиэмбрионными* (многозародышевыми). Таким образом, в семени могут находиться зачатки организмов с разной наследственностью, которые способны дать новое поколение.

Половые и партеногенетические зародыши несут в себе значительные источники генетической изменчивости для новых популяций. Апомиктические зародыши, образующиеся при апоспории и некоторых формах диплоспории, хранят материнский генотип и не способны (или слабо способны) к поддержанию генетического разнообразия в популяциях. С этих позиций способ их образования соответствует вегетативному размножению, хотя они и заключены в семени.

В настоящее время неизвестно, каковы морфофизиологические и генетические причины полиэмбрионии. По-видимому, одна из них — нарушение организации зародыша и окружающих его структур. Дополнительные зародыши могут развиваться автономно или под воздействием гибридизации, опыления, физических, химических и других факторов. Иногда полиэмбрионию рассматривают как рецессивный признак, контролируемый группой генов. Некоторые авторы расценивают ее как аномалию, с чем вряд ли стоит согласиться.

Наличие в одном семени половых зародышей и эмбриоидов разного происхождения создает генетическую гетерогенность семян (не путать с гетероспермией, см. подразд. 3.1.1), которая во многом обеспечивает устойчивость популяций и видов.

Очень важная проблема генетической разнокачественности семян и популяций недостаточно изучена. Дальнейшая разработка этой проблемы представляет интерес как для теоретических исследований, так и для практики (создание новых форм, сортов растений и т.п.). Несомненно, она имеет прямое отношение к общей проблеме сохранения биологического разнообразия на нашей планете.

**Практическое использование явления эмбриондогении.** Нуцеллярная эмбриондогения привлекает внимание исследователей по разным причинам. Одна из них — возможность получения растений, свободных от вирусов. При обычном вегетативном размножении черенки часто бывают инфицированы различными патогенами, тогда как нуцеллярные зародыши и проростки, выращенные из них, свободны от вирусов. Некоторые авторы объясняют этот факт тем, что нуцеллус и соседствующие с ним ткани не связаны между собой сосудистой системой.

Генетики и селекционеры используют высокую способность некоторых видов растений (*Mangifera*, *Citrus*) образовывать нуцеллярные зародыши как основной критерий отбора генотипов для скрещивания, обеспечивая тем самым разнообразие в потомстве. Из нуцеллярных эмбриоидов развиваются «омоложенные» сеянцы, которые напоминают проростки, возникшие из половых зародышей. Так, сеянцы *Citrus*, образующиеся из вегетативных почек, развиваются без колючек, тогда как сеянцы из нуцеллярных зародышей развиваются в растения с колючками, подобно сеянцам из зиготических зародышей. Клоны *Citrus*, постоянно размножаемые вегетативно (черенками), в конце концов, становятся ослабленными и стерильными. Примечатель-

но, что садоводы обновляют клоны *Citrus*, используя нуцеллярные сеянцы, развивающиеся лучше, чем растения, получаемые из черенков.

Использование эмбриокультуры особенно перспективно при отдаленной гибридизации. Известно, что гибридные зародыши часто гибнут еще в зародышевом мешке, поэтому для дальнейшего успешного развития необходимо извлекать зародыши из зародышевых мешков и высаживать на искусственную питательную среду. Этот прием был использован при скрещивании двух видов ячменя *Hordeum vulgare* и *H. bulbosum*. Скрещивание этих видов вызывает элиминацию хромосом у *H. bulbosum*, в результате чего получают гаплоидные зародыши *H. vulgare*, которые впоследствии диплоидируются. Своевременная изоляция зародышей из зерновок, их культивирование и успешная диплоидизация полученных растений дают возможность быстро создать гомозиготные линии. Такие методики позволяют значительно сокращать сроки выведения новых сортов ценных сельскохозяйственных растений.

#### 4.2.1.11 Происхождение цветка

**Псевдантовая теория.** Огромное разнообразие цветков покрытосеменных и их резкое отличие от соответствующих органов голосеменных порождают значительные трудности в объяснении происхождения цветка. В то же время, поскольку цветок — характернейший орган покрытосеменных, проблема его возникновения по сути — проблема происхождения цветковых растений.

Одна из известнейших теорий происхождения цветка — *псевдантовая теория* Веттштейна.

Веттштейн полагал, что среди всех покрытосеменных простейшими и наиболее примитивными цветками обладают так называемые однопокровные (*Monochlamydeae*), куда относятся буковые, берзовые, вязовые и другие семейства. Здесь сохраняется раздельнополость цветков, характерная для стробилов голосеменных. В особенности близки цветки однопокровных к стробилам своеобразного голосеменного — эфедры, располагающимися в собраниях, «соцветиях» (рис. 281, поз. 1). Каждое собрание состоит из короткой оси, несущей 2–8 супротивных пар чешуевидных кроющих листьев, в пазухах которых (за исключением самых нижних) сидит по одному просто устроенному микростробилу. Последний (рис. 281, поз. 2) состоит из покрова, часто называемого околоцветником, двух супротивных чешуевидных листьев и так называемого *антерофора* — центральной колонки, несущей (в простейших случаях) 2–8 двух- или трехгнездных пыльников. Предполагается, что антерофор произошел в результате срастания двух тычинок. Диаграмма собрания микростробилов эфедры (с четырьмя микростробилами) представлена на рис. 281, поз. 3.

Мужской цветок австралийских казуарин (рис. 281, поз. 4) можно вывести из собраний микростробилов эфедры, если предположить некоторые модификации в покровах цветков.

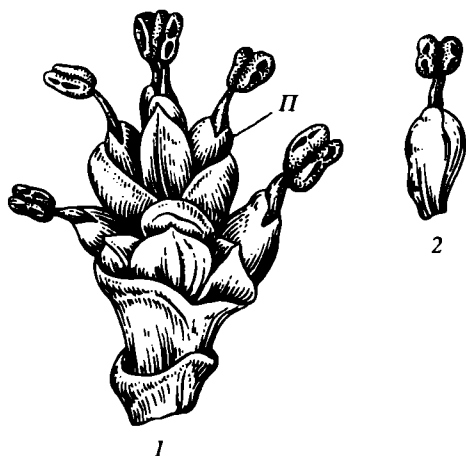
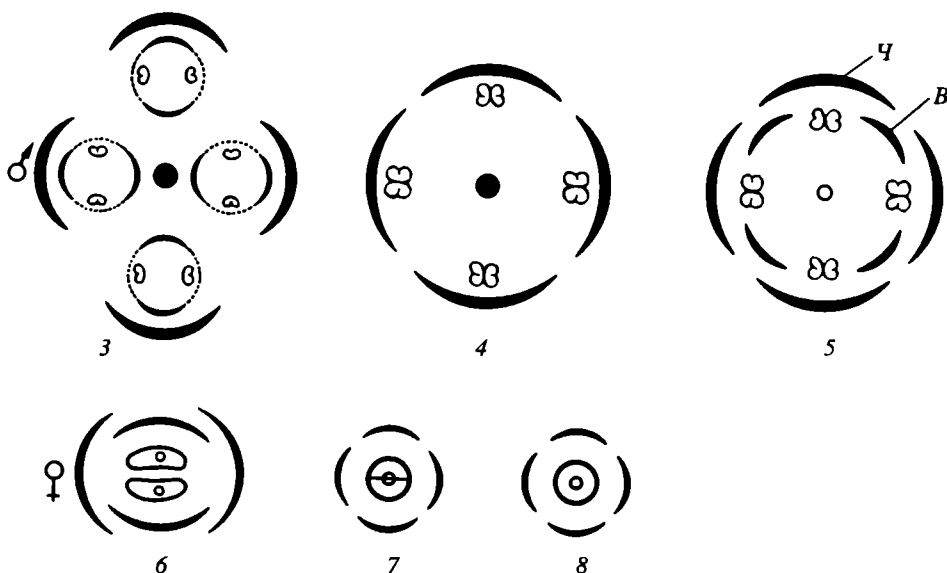


Рис. 281. Схема происхождения цветка:

1 – собрание микростробилов эфедры (*Ephedra altissima*); 2 – отдельный микростробил; 3 – диаграмма собрания микростробилов; 4 – диаграмма мужского цветка казуарины, происшедшего из 3; 5 – появление венчика; 6–8 – возникновение женского цветка из мегастробилов эфедры; П – покров; В – венчик; Ч – чашечка



Следует подчеркнуть, что у казуарин тычиночные нити раздвоенные, что как будто бы говорит, как и чешуевидный покров цветков, о близости эфедры и казуарины. Далее предполагается, что в результате полной редукции покровов и срастания тычинок возник типичный для однопокровных мужской цветок. Последний, стало быть, происходит из соцветия, т.е. представляет *псевданций* (греч. pseudo – ложный и anthos – цветок); околоцветник цветка однопокровных по своему происхождению не что иное, как кроющиеся листья микростробилов. При таком толковании понятно, почему



тычинки у однопокровных располагаются против листочков околоцветника, а не между ними. Описанное преобразование мужского «соцветия» эфедры в мужской цветок казуарины представляет первую ступень в развитии цветка покрытосеменных.

Вторая ступень характеризуется увеличением числа тычинок, и тогда, конечно, не может уже полностью сохраниться положение тычинок против листочков околоцветника.

На третьей ступени возникает венчик из андроеца (рис. 281, поз. 5), а существовавший до того околоцветник становится чашечкой.

Пестичные цветки покрытосеменных возникли из женских «соцветий» или «цветков» (мегастробилов) голосеменных, как показано на рис. 281, поз. 6–8, причем имело место срастание двух открытых плодолистиков в один замкнутый пестик и редукция покровов.

Весьма существенным положением теории Веттштейна является то, что на третьей ступени мужской цветок превращался в обоеполый. Поскольку посещение насекомых только тогда полезно растению, когда они соприкасаются не только с тычинками, но и с рыльцем, отбор фиксировал случаи, когда в одном цветке появлялись и тычинки и плодолистики. Если бы, полагает Веттштейн, мужской цветок однопокровных развился из стробила, а не из «соцветия» голосеменных, трудно было бы объяснить появление в нем гинецея. Обоеполый цветок является, таким образом, сложным синтетическим образованием.

Из всего сказанного вытекает, что наиболее примитивные покрытосеменные, с точки зрения Веттштейна, имеют просто устроенные цветки с простым околоцветником или вовсе без околоцветника, часто раздельнополые.

**Стробилярная теория.** Фактом, вызвавшим к жизни появление стробилярной теории Арбера и Паркина, явилось открытие замечательной группы мезозойских голосеменных — беннетитов с обоеполыми «цветками» — стробилами.

Общим обликом, прямыми неветвящимися стволами и перистыми листьями беннетитовые несколько напоминали пальмы, а еще больше — ныне живущие голосеменные — саговники. Однако у саговников раздельнополые стробилы. Весьма различного размера стробилы беннетитов обладали хорошо выраженной конической осью, на которой располагались различные листовые органы. Снизу вверх шли покроволистки — «околоцветник», микроспорофиллы и «гинецей». Микроспорофиллы чаще перистые (рис. 282), напоминающие спорофиллы некоторых папоротников, например страусопера. Микроспорангии срастались, образуя более сложные образования — микросинангии. «Гинецей» заметен лишь в тех стробилах, где микроспорофиллы уже сброшены (протерандрия). Семязачатки сидели на верхушках ножек и обладала интегументами. Хорошо сохранились двусемядольные зародыши. Эндосперма, по-видимому, не было, что совершенно необычно для голосеменных. Семязачатки защищены особыми стерильными расширяющимися кверху чешуями.

Некоторые особенности беннетитовых — обоеполость их стробилов, расположение частей, форма оси — заставили предполагать их родство с многоплодниковыми.

Согласно стробилийной теории, исходным и для цветка покрытосеменных, и для стробила беннетитовых был архаический обоеполый стробил, которым обладали не дошедшие до нас голосеменные, обитавшие в глубине мезозоя. Подобный стробил Арбер и Паркин назвали проантостробилом (рис. 283). Он состоял из оси, покроволистиков, микроспорофиллов и мегаспорофиллов. Как видно из рис. 283, проантостроби́л значительно отличается от цветка покрытосеменных строением всех частей, в особенности микро- и мегаспорофиллов. В микроспорофиллах обращает внимание большое количество микросинангиев и расширенный участок над самыми верхними из них. «Гинецей» проантостроби́ла резко отличался от гинецея беннетитов и покрытосеменных. Он обладал открытыми зубчатыми плодолистиками с несколькими семязачатками по краям.

Предполагается, что в процессе эволюции редуцируются микроспорофиллы и число микроспорангиев сокращается до четырех. Открытые мегаспорофиллы, смы-



Рис. 282. Реконструкция продольного разреза стробила беннетита *Cycadeoidea dacotensis*

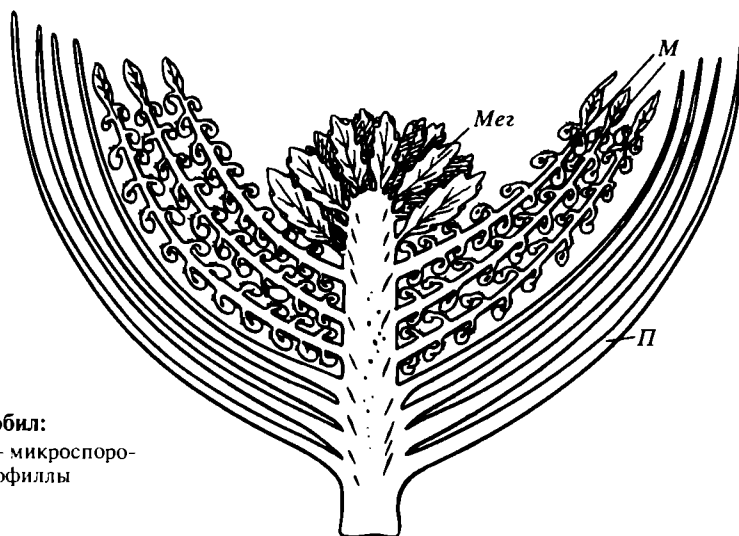


Рис. 283. Проантостроби́л:

П — покроволистик; М — микроспорофиллы; Меz — мегаспорофиллы

каясь краями и срастаясь, превращаются в замкнутые плодолистнки с расположенными внутри семязачатками, и пыльца начинает улавливаться плодолистниками (у голосеменных — интегументами), возникает антостробил, т.е. образование, которое уже является цветком, но в то же время ясно обнаруживает стробильную природу.

Из предыдущего изложения очевидно, что среди современных покрытосеменных встречаются растения, обладающие теми примитивными чертами, что и гипотетическая модель Арбера и Паркина, а в некоторых случаях и еще более примитивными.

Само собой разумеется, вряд ли может быть обнаружен как среди ныне живущих, так и среди ископаемых растений цветок, полностью соответствующий арберовскому прототипу, ибо стадии развития различных органов не совпадают во времени.

Во многих современных цветках можно обнаружить черты как примитивной, так и развитой организации. Это явление носит название *гетеробатмии*.

Гипотетическому антостробилу наиболее близки цветки магнолиевых, кувшинковых и некоторых однодольных. Идеи примитивности цветка многоплодниковых в свое время оказали революционизирующее воздействие на систематику и вызвали прежде всего появление систем Галлира и Бесси с многоплодниковыми как первичной группой, от которой производятся все остальные.

В настоящее время положение беннетитов как близких родственников цветковых растений по меньшей мере поколеблено. Трудно объяснить некоторые особенности стробиллов беннетитовых, если придерживаться изложенной выше трактовки. По-видимому, преобладали все же раздельнополые стробилы, а вдоль сложенные микроспорофиллы оказались микросинангиями.

Однако нельзя считать, что основы стробильной гипотезы оказываются окончательно отброшенными. В ее основе лежат представления о цветке как стробиле, обладающем осью — цветоносом и различными органами листового происхождения. Эти представления сложились еще в конце XVIII в., развернутые впервые Гёте, у которого мы встречаем учение о цветке как побеге с ограниченным ростом. Но, с современной точки зрения, плодолистники и тычинки не являются видоизмененными вегетативными листьями, а происходят от соответствующих мега- и микроспорофиллов древних голосеменных — предков покрытосеменных, а те, в свою очередь, от спорофиллов папоротникообразных. Черты сходства в строении споролистников и вегетативных листьев объясняются параллелизмом развития. Упрощенное, буквальное понимание гётевской теории метаморфоза органов вызвало острую реакцию, возражения против классической морфологии со стороны так называемой теломной морфологии (теломной теории).

**Теломная морфология.** Теломная теория возражает против основных понятий классической морфологии о природе частей цветка как метаморфизированных листьев. Возражения настолько значительны, что говорят даже о новой морфологии и о полном крушении старой, хотя сходные взгляды высказывались и ранее. Предпосылками для обоснования теломной теории явилось открытие в 1917–1920 гг. псилофитовых (риниофитов) как особой группы наиболее примитивных высших растений, по-видимому давшей начало папоротникообразным, а через последних, стало быть,

голо- и покрытосеменным. Обитавшая в девоне *Rhynia* (рис. 284, поз. 5) представляла небольшое растение, высотой до 50 см; как показывают анатомические особенности (эпидерма, стела), она была, несомненно, сухопутным растением, но обладала удивительно простым внешним и внутренним строением. От подземных горизонтальных «корневищ» с одноклеточными ризоидами отходили прямые, слабо дихотомически ветвящиеся стебли, на вершине часто несущие спорангии длиной до 12 мм. Никаких листьев или листовидных органов у *Rhynia* вообще не было.

Знакомство с риниофитами сделало очевидным, что лист не является исходным органом высшего растения, а выработался в процессе длительной эволюции. Спорангий же филогенетически старше.

Один из апологетов теломных взглядов, немецкий ботаник Циммерман, полагает, что все органы высших растений развились из простых органов — теломов, представляющих конечные веточки дихотомической системы ветвления псилофитовых. В процессе эволюции теломы срастаются в синтеломы, стерильные и фертильные. В дальнейшем стерильные синтеломы дифференцируются на листья и оси побега (см. подразд. 1.3, рис. 11), а фертильные преобразуются в спорофиллы. Процесс образования цветка, по Циммерману, шел параллельно процессу формирования вегетативного побега. Нетрудно видеть, что при такой трактовке исчезает принципиальное различие между листом и стеблем, по крайней мере с филогенетической точки зрения. Действительно, как листовые, так и осевые органы, вегетативные и генеративные, исторически развились из недифференцированной системы теломов; они имеют, стало быть, теломное происхождение.

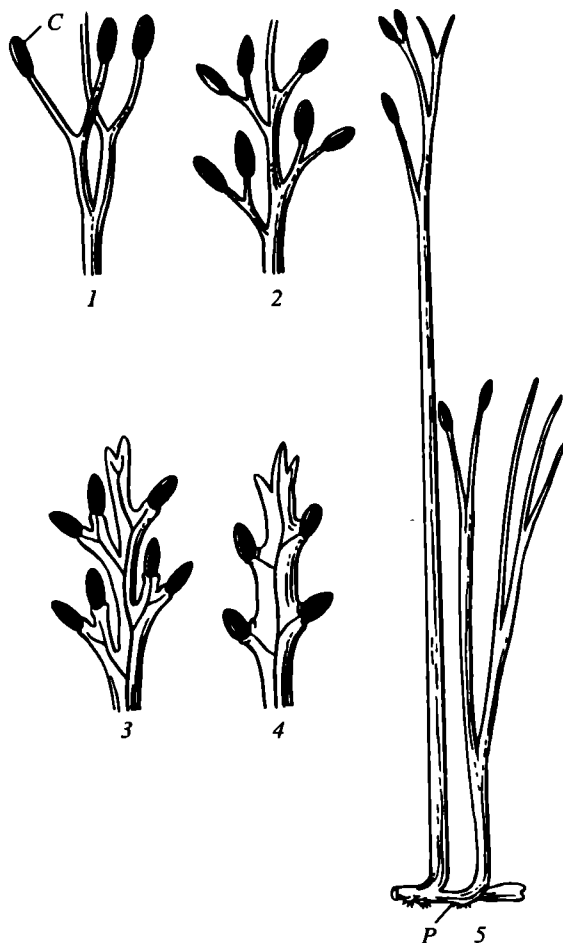


Рис. 284. Схема возникновения спорофилла папоротника из теломов типа ринии:

1—4 — формирование спорофилла; 5 — псилофит риния (*Rhynia major*); C — спорангий; P — ризоид

Взгляды Циммермана и близких к нему ученых на природу цветка вполне согласуются со стробилиарной теорией и могут быть приняты ей. Следует подчеркнуть, что, согласно изложенному взгляду, еще у предков голосеменных, т.е. у папоротникообразных, оказываются сформированными листовые органы — вегетативные листья и спорофиллы, в процессе эволюции подвергающиеся (у голо- и покрытосеменных) далеко идущей трансформации. Предполагаемый путь формирования спорофилла папоротников показан на рис. 284, поз. 1–4.

Взгляды других «теломистов», однако, часто существенно отличаются от взглядов Циммермана. Общим для многих ученых является отрицание спорофильной природы тычинок и плодолистиков. По мнению этих авторов, последние возникли в результате редукции и срастания из дихотомически ветвящихся осей с конечными спорангиями, т.е. непосредственно из системы ветвления псилофитовых предков (рис. 284, поз. 5). С этой точки зрения, тычинки покрытосеменных оказываются непосредственным производным спорангиеносной системы форм, подобных *Rhynia*, и никогда не имели филлоного (листового) облика. Свой вывод эти авторы основывают главным образом на специализированных, ветвящихся тычинках мальвовых, некоторых молочайных и других растений, игнорируя ярко выраженный листовой характер тычинок различных многоплодниковых.

**Комбинированные представления о происхождении цветка покрытосеменных.** Многие авторы считают цветок и даже его отдельные элементы за сложные образования, включающие осевые и листовые части. Согласно взглядам английского ученого Х. Томаса, открывшего и описавшего загадочную вымершую группу кейтониювых, плодолистик покрытосеменных — орган сложной природы: стенки плодолистика образованы двумя сросшимися купулами, между которыми заметны следы осевой ткани; плаценты же — верхушки фертильных ветвей. Близкие взгляды высказывались, впрочем, некоторыми морфологами еще в прошлом столетии относительно интерпретации, например, завязи маковых и крестоцветных и других семейств.

С 60-х годов прошлого столетия начала выходить серия работ английского ботаника Р. Мелвилла, обосновывающая выдвинутую им теорию гонофилла. Согласно последней, каждый цветок является гонофиллом или собранием нескольких гонофиллов. Гонофиллы представляют собой листовые органы, несущие дихотомически ветвящиеся фертильные ветви. Мужские, женские и обоеполые гонофиллы называют соответственно андрофиллами, гинофиллами и андрогинофиллами. Стерильные гонофиллы называют тегофиллами. Завязь возникает в результате ассоциации ветвей, несущих семязачатки, со стерильными гонофиллами. Основания для распознавания в цветке различного типа гонофиллов дает Мелвиллу детальное исследование сосудистой анатомии цветка — ход сосудистых пучков и связи между ними. Согласно Мелвиллу, цветок крестоцветного, например, представляет комбинацию двух андрогинофиллов, двух андрофиллов и четырех тегофиллов (рис. 285, поз. 1). Мужской цветок орешника представляет результат срастания трех андрофиллов и т.д.

Филогенетически в качестве исходной формы для гонофиллов предполагается дихотомическая система с конечными спорангиями риниофитового типа, из которой

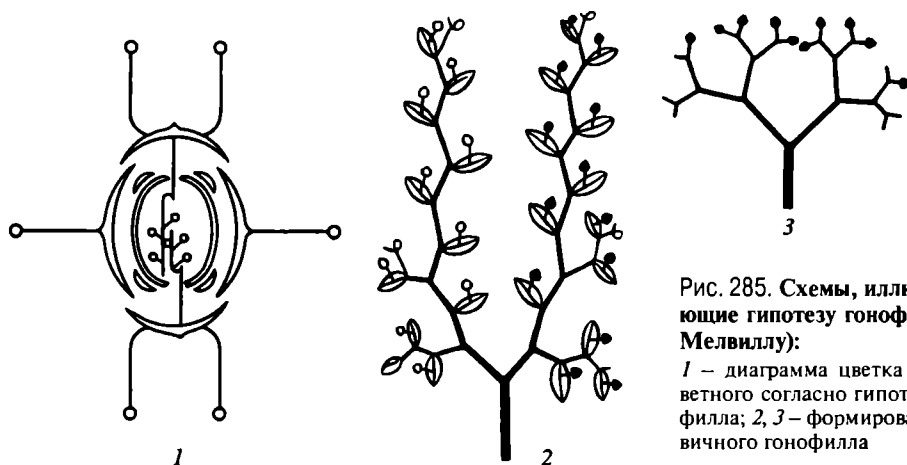


Рис. 285. Схемы, иллюстрирующие гипотезу гонофилла (по Мелвиллу):

1 — диаграмма цветка крестоцветного согласно гипотезе гонофилла; 2, 3 — формирование первичного гонофилла

далее формируется так называемый первичный гонофилл, включающий и осевые и листовые образования (рис. 285, поз. 2, 3). Мелвилл намечает далее эволюцию андроея и гинецея у покрытосеменных и родственные отношения семейств, исходя из отношений их гонофиллов. При этом многоплодниковые с их большим числом органов цветка обладают, естественно, наиболее сложными комбинациями гонофиллов и должны рассматриваться как развитая группа, а цветки орешника, ивы и крушины — как весьма простые. С этим нельзя согласиться, как и с установлением родственных отношений исходя из чисто формальных морфологических оснований.

В заключение следует подчеркнуть, что на данном этапе к строению цветка подходят весьма по-разному. Изложенные гипотезы представляют зачастую односторонние представления, отражающие крайние взгляды авторов, однако они свидетельствуют о том, что далеко не все факты удовлетворительно объяснены с позиций стробиллярной теории и раналиевой доктрины (т.е. исключительной примитивности многоплодниковых).

Во всяком случае, некоторые основные положения последней, как первичность обоеполых цветков и насекомоопыления, наличие околоцветника у анцестральных форм оказываются в настоящее время поколебленными. В ряде филогенетических исследований с использованием молекулярно-генетических методов констатирована первичная раздельнополость цветков и даже двудомность в крупных и древних семействах тутовых и молочайных. Может быть, правы и те ученые, которые считают, что цветки могут иметь разную сущность. Так, цветки магнолиевых и лютиковых более отвечают стробиллярному происхождению, березовых и молочайных — теломному.

## 4.2.2 Плоды

### 4.2.2.1 Общая характеристика плода

**Определение.** Плод — характернейший орган покрытосеменных растений. Он образуется в результате тех изменений, которые происходят в цветке после оплодотворения. Иногда определяют плод как *зрелый цветок*. Другие ученые полагают, что более точно определять плод как пестик в фазе семеношения. Но тогда, в случае апокарпного гинецея, в одном цветке может возникнуть столько плодов, сколько в нем содержится пестиков. Ученые же, придерживающиеся первой точки зрения, говорят здесь не о плодах, а о *плодиках* (например, орешки лютика или лапчатки), понимая под плодом всю их совокупность. У очень многих растений, главным образом обладающих нижней завязью, в образовании плодов принимают участие, помимо плодолистиков, и другие части цветка, прежде всего цветоложе и цветоножка, а иногда и части соцветия. Плод в основном сохраняет признаки тех частей цветка, из которых он возникает, однако первоначальные структуры часто подвергаются глубоким изменениям. Поэтому в строении плода наряду с признаками гинецея и других частей цветка выступают признаки самого плода, отличающие плод от соответствующих частей цветка весьма значительно. Лишь в простейших случаях (лютиковые, бобовые) зрелые плоды отличаются от гинецея только размерами, зачастую они принимают столь своеобразные черты, что трудно установить, из какого гинецея они возникли.

Разнообразие плодов определяется тремя группами признаков:

- 1) строением околоплодника;
- 2) способом вскрывания или распадаения;
- 3) особенностями, связанными с распространением.

**Околоплодник.** Околоплодник представляет собой разросшуюся и часто сильно видоизмененную стенку завязи, вместе с другими органами цветка вошедшую в состав плода. В околоплоднике различают наружный слой — *экзокарпий* и внутренний — *эндокарпий*, а иногда еще средний слой — *мезокарпий*. Далеко не всегда зоны эти легко разграничить. Наиболее четко все три зоны можно различить в плодах типа костянки — тонкий кожистый экзокарпий, мясистый мезокарпий и твердый эндокарпий. У типичных ягод весь околоплодник сочный и отдельные слои выделить трудно. Также в сухих плодах в одних случаях можно обнаружить слои различно дифференцировавшихся клеток (подсолнечник), в других околоплодник совершенно гомогенен (орешник).

В процессе созревания околоплодник претерпевает весьма существенные биохимические изменения. В сочном околоплоднике происходит накопление сахаров, витаминов, различных ароматических веществ, жиров, на чем основано использование плодов человеком и животными. Околоплодник зрелых плодов, как правило, уже не содержит хлорофиллоносных слоев. Плоды становятся бурыми либо приобретают яркую окраску благодаря образованию каротиноидов, антоцианов и т.п. Ярko окрашены бывают не только сочные, но и сухие плоды, например у некоторых кленов.

**Принципы классификации плодов.** Определяющим морфологическим признаком плода является тип гинецея, из которого он развивается. В связи с апокарпным и ценокарпным типами гинецея различают плоды *апокарпии* и *ценокарпии*. В каждом из названных типов выделяют подчиненные группы, также в связи с основными направлениями эволюции гинецея. Среди апокарпиев различают *полимерные* (т.е. возникшие из нескольких или многих плодолистиков) и *мономерные* многосемянные и односемянные плоды. В ценокарпном типе можно различать *верхние* и *нижние* многосемянные и односемянные варианты. Наконец, в каждом из последних могут существовать плоды, различные по способу вскрывания и распространения.

Возможна в некоторых случаях и искусственная классификация плодов, основанная главным образом на признаках внешней морфологии. Все плоды делятся при этом на *сочные* и *сухие*. Последние подразделяют на *вскрывающиеся* и *невскрывающиеся* и т.д. Границы между этими вариантами не всегда четкие, особенно в тропиках, где разнообразие плодов особенно велико. Иногда (в семействах клюзиевых, флакуртиевых) происходит вскрывание сочных плодов.

**Вскрывание плодов.** Под вскрыванием понимают освобождение семян до их прорастания. При этом в определенных участках перикарпия образуются специальные разделительные ткани. В огромном большинстве случаев, понятно, вскрывание характерно для сухих многосемянных плодов. В других случаях околоплодники постепенно разрушаются в результате механических воздействий, деятельности микроорганизмов и т.п. Такие плоды называют *невскрывающимися*.

Чаше всего вскрывание происходит продольными щелями. При этом щели возникают по брюшному шву (*вентрицидное вскрывание*), по средней жилке плодолистика (*дорсицидное вскрывание*) или по боковой поверхности плодолистика (*ламинальное вскрывание*). В многогнездных плодах может происходить разрыв по перегородкам, т.е. в плоскости срастания плодолистиков. В этом случае говорят о *септицидных* плодах, в отличие от *локулицидных*, вскрывающихся по гнездам (рис. 286). В плодах, возникших из одногнездной завязи вскрывание может происходить по местам срастания плодолистиков (крестоцветные, маковые, гвоздичные) или по средней жилке плодолистиков (фиалки, ивовые). Продольное вскрывание плодов может быть полным — створками, или неполным, например зубчиками, что особенно характерно для гвоздичных. К неполному вскрыванию можно отнести также вскрывание дырочками (маки). Обычно неполное вскрывание представляет более прогрессивный способ, чем полное вскрывание, и может быть выведено из последнего. Иногда происходит весьма своеобразное поперечно-кольцевое вскрывание (белена, амарант). Оно сопровождается обычно образованием крышечки (рис. 287).

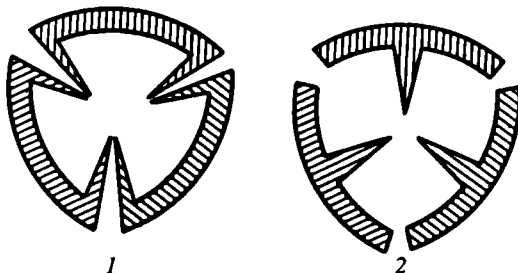


Рис. 286. Схема, показывающая септицидное 1 и локулицидное 2 вскрывание плодов



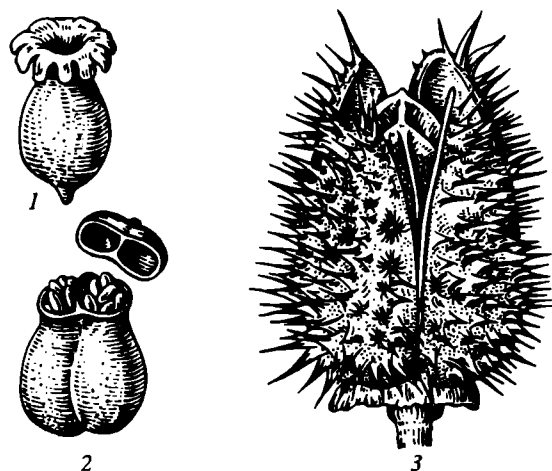


Рис. 287. Различное вскрывание ко́робочек:

1 – зубчиками (примула); 2 – крышечкой (белена); 3 – створками (дурман)

*Распадающиеся* плоды по сравнению с вскрывающимися также, как правило, более эволюционно развитые. Они делятся на две группы.

Относящиеся к первой, так называемые *дробные плоды*, распадаются продольно, в плоскости срастания плодолистиков. При этом образуются замкнутые односемянные *мерикарпии*, например в числе двух, как в обширном семействе зонтичных. У молочаев таким же образом распадаются их плоды, образованные тремя плодолистиками, — «трехорешки», но у них околоплодник разрывается, и мерикарпий оказывается открытым с брюшной стороны.

Особого типа распадающиеся плоды из четырех эремов (так называемых «орешков») свойственны губоцветным и бурачниковым при гинсцес, образованном двумя плодолистиками. Упомянутые варианты первой группы включают ценокарпные плоды.

Ко второй группе относятся так называемые *членистые плоды*, включающие как апокарпные, так и ценокарпные варианты. Они распадаются поперечно в плоскостях, перпендикулярных продольной оси плодолистика. При этом членики обычно остаются замкнутыми благодаря формированию поперечных перегородок между ними. Членистые плоды особенно характерны для растений, населяющих районы с засушливым климатом.

#### 4.2.2.2 Апокарпные плоды

Апокарпные плоды представлены главным образом среди многоплодниковых, а также в таких крупных группах, как розоцветные и бобовые, у некоторых примитивных однодольных. Примитивным, по-видимому, одним из исходных для покрытосемянных типом плода является *многолистовка*, представляющая собрание листовок.

*Листовкой* называют сухой многосемянный плод, образованный одним плодолистиком и вскрывающийся с одной стороны. Сколько плодолистиков в цветке, столь-

ко и листовок может образоваться. Примитивность листовки подтверждается изучением сосудистой системы, сохранением вентральных пучков, а также преимущественно спиральным расположением этих плодиков. Вскрытие листовок осуществляется вентрицидно или дорсицидно, причем трудно сказать, какой способ первичен.

В семействе лютиковых, по-видимому, имелась тенденция к уменьшению числа пестиков, а стало быть, и листовок до одной (у однолетних живокостей). Однолистовки<sup>1</sup> известны и в семействах гораздо более примитивных, чем лютиковые, например у уже упоминавшейся *Degeneria*. Правда, листовки последней сочные, невскрывающиеся.

Уменьшение количества семян в каждом плодике до одного ведет к образованию *многоорешка*, характерного для многих лютиковых, розоцветных (например, лапчатки) и некоторых однодольных (частуха). У лютика, обладающего выпуклым цветоложем, орешки покрывают приблизительно половину поверхности последнего. Размещение большого количества орешков оказывается возможным благодаря их узким основаниям.

Важно отметить, что, тогда как листовки остаются на цветоложе, орешки по созревании отделяются. Таким образом, уменьшение количества семян привело и к изменениям в других отношениях. У некоторых южных видов лютиковых сохраняющиеся при плодах стилодии служат прицепками, способствующими зоохории (см. далее). Более сложны аналогичные приспособления у наших гравилатов (рис. 288, поз. 1).

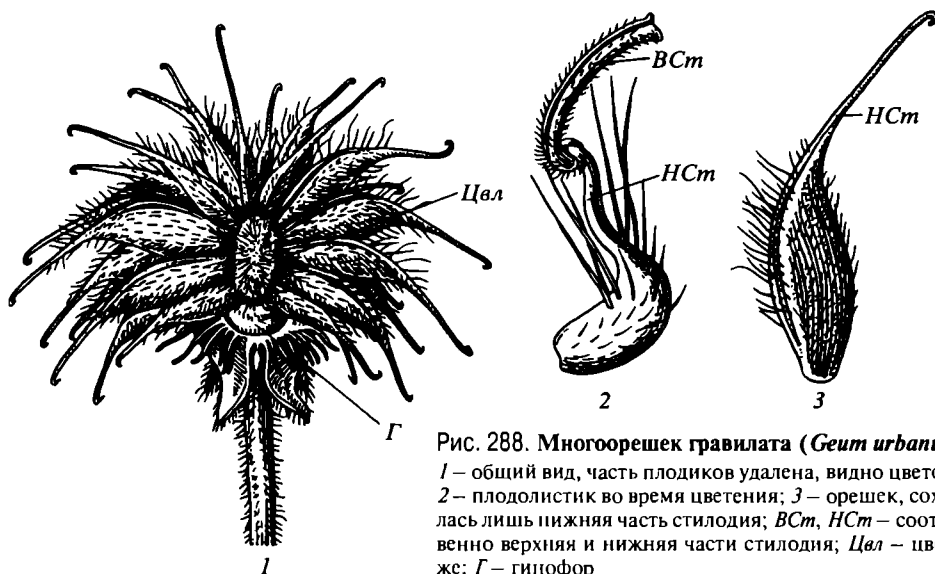


Рис. 288. Многоорешек гравилата (*Geum urbanum*):

1 — общий вид, часть плодиков удалена, видно цветоложе; 2 — плодолистик во время цветения; 3 — орешек, сохранилась лишь нижняя часть стилодия; BCm, HCm — соответственно верхняя и нижняя части стилодия; Цел — цветоложе; Г — гинофор

<sup>1</sup> С точки зрения русского языка термины «многолистовка», «однолистовка», «многоорешек», крайне неудачны. Лучше: «плод состоит из трех листовок» и т.п.

Стилодий здесь состоит из двух частей; гипостиля и эпистиля, причем первый образует хорошо выраженный крючок, выше которого образуется слой отделительной ткани (рис. 288, поз. 2, 3). После отделения эпистиля гипостиль обладает прицепкой. Хорошо заметный на орешках гравилата, как и у других розоцветных, брюшной шов свидетельствует об относительной примитивности плодиков этого типа. У некоторых лютиковых и розоцветных столбики, покрытые длинными густыми волосками, способствуют анемохории.

К многоорешкам следует относить также плоды земляники. Их легко можно сопоставить с плодами гравилата, если представить себе разрастание цветоложа при уменьшении размеров плодиков; как и у гравилата, замечен гиофор, т.е. удлинившееся цветоложе (рис. 289, поз. 1).

Плодикам земляники свойственна *базистилия* (рис. 289, поз. 3), причем столбики располагаются между верхними частями завязей и осью цветка. Базистилия возникает в результате неравномерного роста завязи. В противоположность громадному большинству плодов рост плодиков земляники в постфлоральный период незначителен, столбики же рано отмирают и отваливаются. Цветоложе, напротив, сильно разрастается и становится сочным, что видно на рис. 289, поз. 1. В отличие от гравилата, именно оно вместе с орешками представляет собой единицу распространения. Поэтому плод здесь носит название *фрага* (от лат. названия земляники — *Fragaria*) или земляничина.

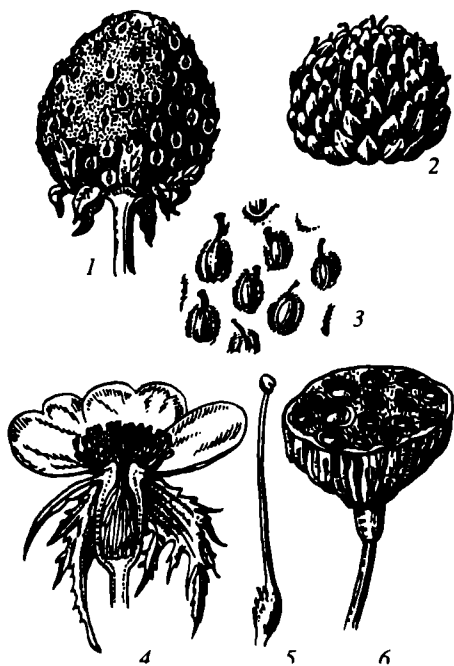


Рис. 289. Многоорешек земляники (*Fragaria vesca*) 1–3, шиповника (*Rosa*) 4, 5 и лотоса (*Nelumbium*) 6:

1 — земляничина; 2 — плодолистики во время цветения; 3 — разрастающееся между плодолистиками цветоложе; 4 — продольный разрез через цветок шиповника; 5 — пестик шиповника; 6 — плод лотоса

Несмотря на внешнее различие, к плодам земляники довольно близок по существу плод шиповника (*Rosa*), носящий название *цинарродия*. Главное различие состоит в том, что вместо выпуклой оси здесь имеется бокаловидный смешанного происхождения гипантий, в нижней части которого прикреплены орешки; длинные стилодии высовываются через узкое отверстие гипантия наружу (рис. 289, поз. 4, 5).

Оригинальный тип многоорешка у индийского лотоса, образующего густые заросли, например, в дельте Волги. У лотоса сильно разрастается цветоложе и каждый плодик оказывается погруженным в особое углубление (рис. 289, поз. 6).

*Многокостянки* и *костянки* также нередко встречаются среди апокарпных сочных плодов. Многокостянками обладают различные представители рода *Rubus* (малина, ежевика и др.), образующего особую трибу среди розоцветных. Плод у этих растений состоит из многих мелких костянок, располагающихся на общем цветоложе. Каждая костяночка обладает сочным мясистым мезокарпием и каменистым эндокарпием, внутри которого заключено единственное семя. Число костянок варьирует от 3–6 у костяники до нескольких десятков у малины и ежевики. При созревании многокостянки малины легко отделяются от выпуклого цветоложа, имеющего вид белого «пенька». Плоды видов ежевик, особенно многочисленных в Средиземноморье, где они образуют часто непроходимые заросли, отделяются вместе с той частью цветоложа, к которой прикреплены плодики. Однокостянки хорошо известны, поскольку ими обладают все представители подсемейства сливовых семейства розоцветных, очень широко распространенные в культуре (так называемые косточковые). У костянок особенно четко проявляется дифференциация слоев околоплодника. Особенно разнообразно строение косточек, включая и скульптуру их поверхности. У черешни и вишни дифференциация на мезокарпий и эндокарпий начинается еще в стадии цветения, когда хорошо заметны оба семязачатка, из которых один затем отмирает (рис. 290, поз. 1). Уже в молодом плодике семязачаток заполняет все пространство внутри эндокарпия (рис. 290, поз. 1, 2). В это время последний полностью отвердевает, тогда как мезокарпий еще развит далеко не совсем. Брюшной шов хорошо заметен в виде бороздки (рис. 290, поз. 3). Другое направление эволюции листовки привело к возникновению *боба*. Боб отличается от листовки главным образом тем, что он вскрывается и по брюшному шву, и по средней жилке плодолистика, т.е. *дорсовентрицидно*. Кроме того, боб возникает всегда из мономерного гинецея. Специализация по сравнению с листовкой заключается в том, что по созревании боба створки могут мгновенно закручиваться и разбрасывать семена, чему способствуют особые тяжи механических волокон в мезокарпии. Вскрывающийся двумя створками сухой многосемянный боб свойствен большинству мотыльковых (астргалы, горошки, люпин, дрок и др.).

У некоторых мотыльковых, а также у близких семейств мимозовых и цезальпиниевых бобы специализированы в связи со способом распространения. Так, у обитающей в пустынных районах верблюжьей колючки бобы распадаются на членики (рис. 291, поз. 1). Необычайно своеобразны спирально закрученные и часто еще снабженные шипиками плоды некоторых люцерн (рис. 291, поз. 2), обитающих в су-

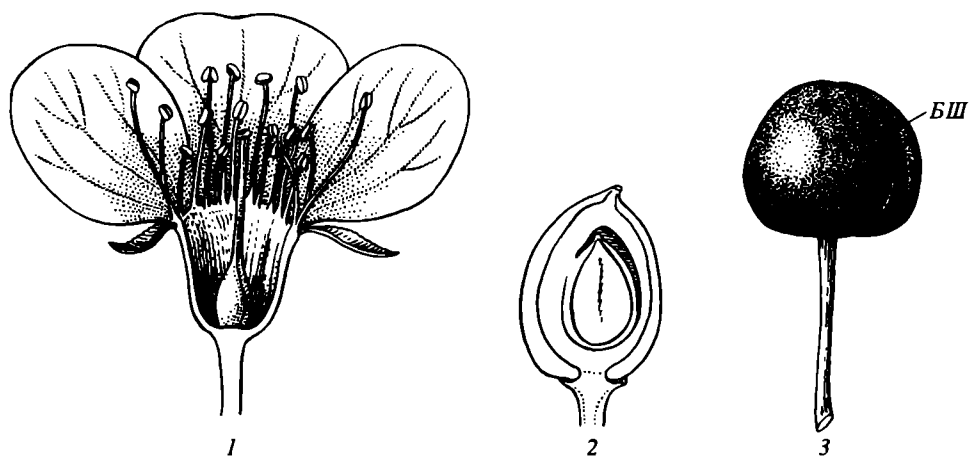


Рис. 290. Черешня (*Prunus avium*):

1 – продольный разрез через цветок; 2 – незрелый плод в продольном разрезе; 3 – зрелый плод; БШ – брюшной шов

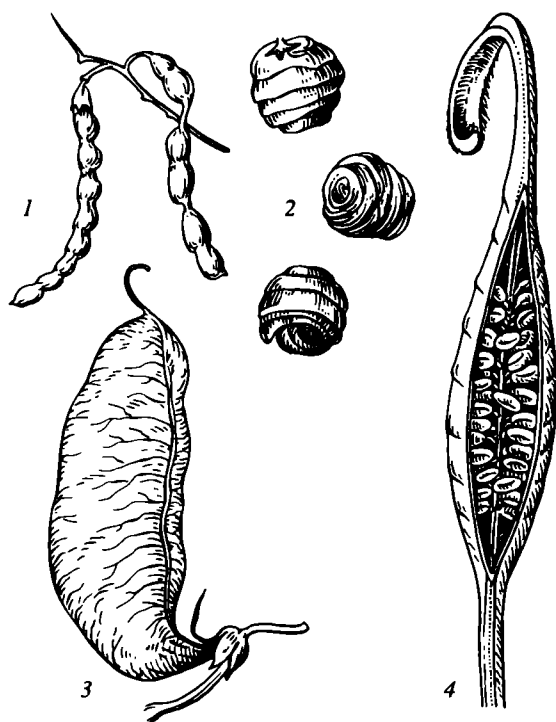


Рис. 291. Разнообразие бобов и плодolistик бобовых:

1 – верблюжья колючка; 2 – люцерна (*Medicago scutellata*); 3 – пузырник (*Colutea buhsei*); 4 – плодolistик пузырника после цветения, вскрытый на спинной стороне

хих районах Средиземноморья и Средней Азии. В тех же местах встречается и кустарник *Colutea* с ярко-желтыми или оранжевыми цветами, крупными пузыревидно вздутыми бобами (рис. 291, поз. 3) и очень большим количеством семязачатков (рис. 291, поз. 4). Хорошо заметны боковые ответвления вентральных пучков. Следует отметить еще своеобразие клеверов, у которых бобы и в зрелом состоянии окружены околоцветником; вскрывание у них, очевидно, рудиментарная функция. Относящаяся к мимозовым тропическая лиана *Entada* обладает самыми длинными в растительном царстве плодами. Ее бобы шириной 10–15 см достигают полутора метров длины.

Редукция числа семязачатков приводит к возникновению односемянных, не вскрывающихся подобно орешкам бобов (некоторые дроки, люцерны, эспарцеты).

#### 4.2.2.3 Ценокарпные плоды

Наиболее примитивные из ценокарпных плодов – *ценокарпные многолистники* – характеризуются вскрыванием в области верхних свободных участков плодолистиков. Они еще очень близки к апокарпным плодам, поскольку возникли из гинецея, недалеко ушедшего от апокарпного. Подобные плоды свойственны, например, чернушке (*Nigella*) из лютиковых. При полном срастании плодолистиков, число которых часто невозможно установить по внешнему виду плода, возникает плод – *коробочка*, обладающая несколькими гнездами, соответствующими числу плодолистиков, участвовавших в образовании гинецея. Коробочки имеются у видов самых различных семейств двудольных и однодольных, но возникают преимущественно из верхней завязи, реже – из нижней (колокольчиковые, мареновые). Способы вскрывания коробочек довольно разнообразны.

Хорошим примером коробочки может служить плод тюльпана (рис. 292). Аналогичным образом вскрываются и сплюснутые с боков коробочки вероник.

Как уже отмечалось, плоды некоторых растений вскрываются не по гнездам, а по перегородкам (септицидно). Для иллюстрации менее обычных способов вскрывания можно указать на коробочки

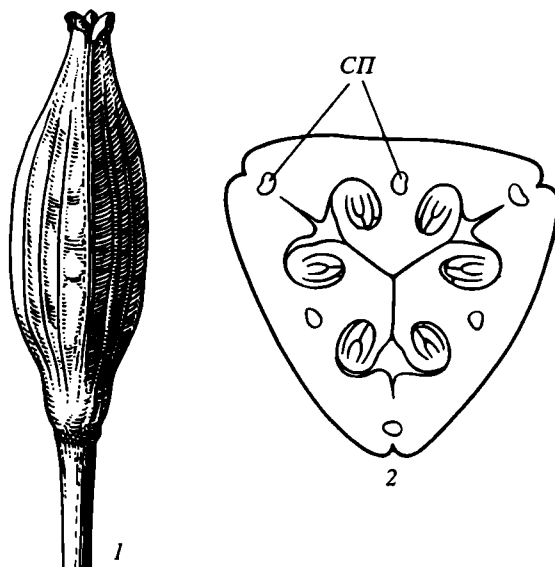


Рис. 292. Синкарпная коробочка тюльпана (*Tulipa gesneriana*):

1 – общий вид незадолго до вскрывания; 2 – поперечный разрез через завязь; СП – сосудистые пучки

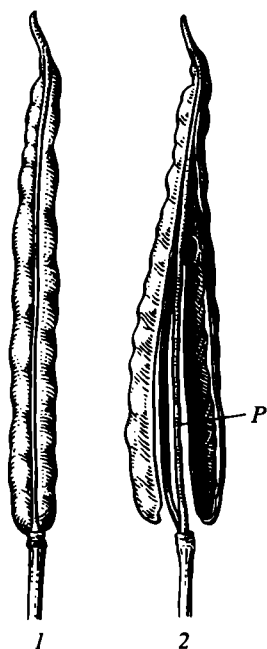


Рис. 293. Паракарпная коробочка чистотела (*Chelidonium majus*):

1 — незрелый плод;  
2 — вскрывающийся плод;  
P — рамка

гераней с колонкой из разрастающихся брюшных участков плодолистиков, недотрогу и так называемые кузовки — вскрывающиеся крышечками коробочки подорожника, амарантов и белены (см. рис. 287, поз. 2). В некоторых семействах (гвоздичные, примуловые) встречаются коробочки с центральной колонкой в центре, несущей семена. Вскрываются такие коробочки чаще всего зубчиками. При редукции числа семязачатков и колонки образуются ореховидные плоды (маревые).

Своеобразные коробочки характерны для семейства маковых. В качестве примера рассмотрим плод чистотела. Чистотел обладает димерным гинецеем со многими семязачатками в завязи. Существенно, что плацентарные бороздки заметны и снаружи в виде ребрышек (рис. 293, поз. 1); при созревании плода они отделяются от створок, образуя так называемую «рамку», реплюм; при этом освобождаются семена (рис. 293, поз. 2). Если представить себе, что створки отделяются лишь в верхней части, а число плодолистиков увеличивается, то приходим к коробочкам маков. Здесь уже закрепилось вскрывание дырочками.

Стручки и стручочки крестоцветных близки к димерным плодам маковых. От последних они отличаются, собственно, наличием перегородки. Исходным плодом в этом семействе является плод типа сердечника или сурепки — вскрывающийся многосемянный цилиндрический или 4-гранный линейный стручок. От такого плода возникли различные производные варианты, приведшие к удивительному разнообразию плодов в этом семействе. У целого ряда родов верхняя часть плода преобразуется в носик, не несущий семязачатков. Количество последних сокращается вплоть до одного, и плод превращается в односемянный орех.

Чрезвычайно разнообразны среди ценокарпных плодов так называемые *дробные* распадающиеся по перегородкам на *мерикарпии*, соответствующие отдельным плодолистикам. В простейших случаях они еще близки к вскрывающимся плодам (у молочаев). Хорошо известны и распадающиеся на незамкнутые односемянные доли плоды — лепешечки мальвовых. При этом вскрывания, как такового, часто не происходит.

К дробным плодам принадлежит и двукрылатка клена, снабженная двумя направленными в стороны крыльями (рис. 294, поз. 1). Дробные плоды образуются и из нижних и полунижних завязей. Так у подмаренников и ясенников из семейства мареновых плоды распадаются на два более или менее шаровидных мерикарпия, гладких или с прицепками (рис. 294, поз. 2, 3).

Своеобразные и характерные плоды, так называемые *вислоплодники*, образуют представители многочисленного семейства зонтичных (рис. 294, поз. 4).

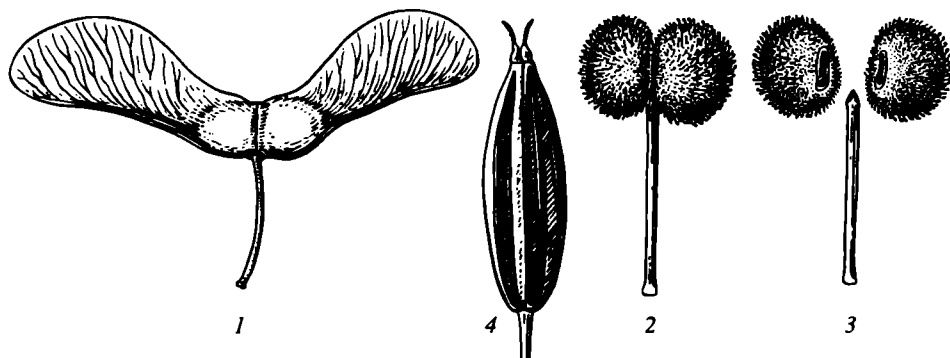


Рис. 294. Дробные плоды:

1 — двукрылатка клена (*Acer platanoides*); 2 — подмаренник (*Galium aparine*); 3 — то же после отделения мерикарпиев; 4 — вислоплодник зонтичного *Myrrhis odorata* сбоку

Наконец, особый тип распадающегося плода представляют *ценобии*, характерные для богатых видами бурачниковых и губоцветных. В возникающих из верхней завязи ценобиях распадение происходит не только по перегородке между двумя плодолистиками, но и по дополнительной перегородке, перпендикулярной к последней. Единица распространения соответствует таким образом не плодолистiku, как в вышеописанных вариантах, а его половине; из завязи, состоящей из двух плодолистиков, образуются четыре эрема, так называемые «орешки». Отгибющиеся доли чашечки и разнообразные прицепки также способствуют распространению плодов многих видов бурачниковых.

Существует немало растений, образующих *сочные плоды*. Верхняя ценокарпная ягода известна, например, у винограда, вороньего глаза, картофеля, помидоров и др. Здесь, в отличие от костянок, весь околоплодник сочный, а семенная кожура твердая, содержащая каменистые клетки.

Особо следует упомянуть плод помидоров. Как и у других пасленовых, завязь здесь двугнездная, образованная двумя плодолистиками с большим числом семязачатков. Но для культурных сортов, как хорошо известно, характерна многокамерность плода, возникающая в результате увеличения числа плодолистиков, благодаря срастанию нескольких цветков. В процессе созревания плоды теряют хлорофилл и обогащаются каротиноидом — ликопином. В образовании сочной мякоти плода — пульпы — участвует не только околоплодник, но и в значительной степени плаценты, разрастающиеся до такой степени, что семена погружаются в их массу. Существенные изменения претерпевает и кожура семян, подвергающаяся ослизнению.

Весьма своеобразны также возникающие из верхней завязи верхние сочные плоды цитрусовых, так называемые *гесперидии*. Завязь апельсина (рис. 295, поз. 1) многогнездная, ценокарпная, с центрально-угловой плацентацией. Обращает внимание толщина стенки завязи при сравнительно тонких перегородках. Развивающийся из стенки завязи околоплодник дифференцирован на плотный кожистый экзокарпий,



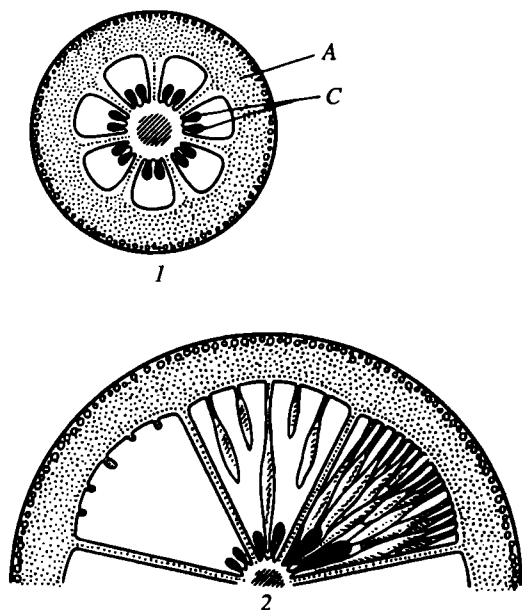


Рис. 295. Плод апельсина:

1 — схема поперечного разреза через завязь; 2 — сектор плода в поперечном разрезе; А — альbedo; С — семена

с большим количеством эфирного масла, окрашенный в желтый цвет каротиноидами, и губчатый белый мезокарпий — альbedo. Съедобная мякоть плодов — пульпа — представляет замечательным образом возникающее новообразование, получающееся в результате того, что на внутренней стороне перикарпия начинают появляться выросты, развивающиеся в сочные мешочки, постепенно заполняющие гнезда завязи и врастающие между семенами (рис. 295, поз. 2). Альbedo представляет собой дегенерирующую ткань, и поэтому в зрелом плоде перикарпий легко отделяется от пульпы.

Сочные ценокарпные плоды, возникающие из нижних завязей, обычны у видов семейств брусничных, жимолостных, кактусовых и крыжовниковых. У брусни-

ки, черники, жимолости (иногда называемой волчьими ягодами) образуются *ягоды*, а у бузины — *многокосточковые костянки*. Очень своеобразны ягоды крыжовниковых (рис. 296). Как и у всех представителей семейства, завязь образована двумя плодолистиками. В ходе развития плода околоплодник значительно утолщается, но при этом остается почти прозрачным, так что сквозь него просвечивают семена. Последние в зрелом плоде заключены в сравнительно узком пространстве. Весьма своеобразным здесь оказывается развитие мощных ариллусов, развивающихся из семяножек. Сильно ослизняясь, они участвуют в составе пульпы мякоти плода. Кожура семян несет хлорофиллоносный слой, перекрывающийся внешним гиалиновым слоем. К этой же группе плодов относятся и широко известные плоды кофейного дерева и бананы. Кофейное дерево принадлежит к семейству мареновых. Все представители семейства характеризуются нижней завязью. Однако, в отличие от большинства наших мареновых с сухими плодами, плоды кофе представляют костянки. Плоды банана относятся также к нижним ценокарпным ягодам, хотя они мало похожи на ягоды в обычном понимании (рис. 297, поз. 1, 2). Экзокарпий у них кожистый и относительно толстый, внутренние слои образуют сочную мучнистую мякоть. Известные всем бананы — культивируемые бессемянные формы. Как видно из схем (см. рис. 292, поз. 2 и 297, поз. 3), завязь дикорастущего банана очень похожа на верхнюю завязь тюльпана.

Особое место занимает плод *яблоко*, представляющий пример специализации на довольно низком эволюционном уровне. Плоды этого типа характерны для подсемейства яблоневых семейства розоцветных, в частности для яблони, груши и айвы. На поперечном разрезе через яблоко видны пять односемянных гнезд (рис. 298, поз. 1). Пергаментообразная стенка каждого гнезда соответствует плодолистнику, которых, стало быть, также пять (рис. 298, поз. 2). Поскольку плодолистики не срастаются друг с другом, некоторые ученые яблоко относят к апокарпным плодам, однако другие считают, что пергаментообразная часть представляет собой лишь эндокарпий, а наружные ткани плодолистника становятся мясистыми и совершенно сливаются с тканями цветочной трубки.

Особого типа нижние ценокарпные плоды образуются у видов семейства тыквенных. Плод *тыквина* характеризуется твердым, часто очень проч-

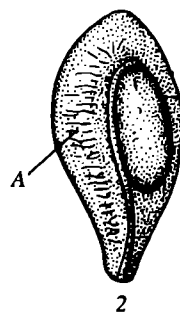
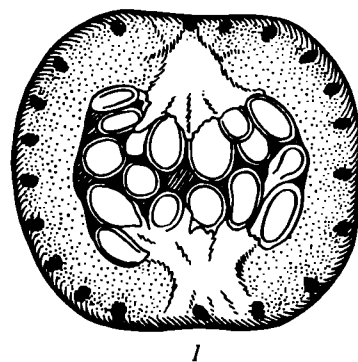


Рис. 296. Нижняя паракарпная ягода крыжовника (*Ribes grossularia*):

1 — поперечный разрез через незрелый плод; 2 — семя со слизистым ариллусом А

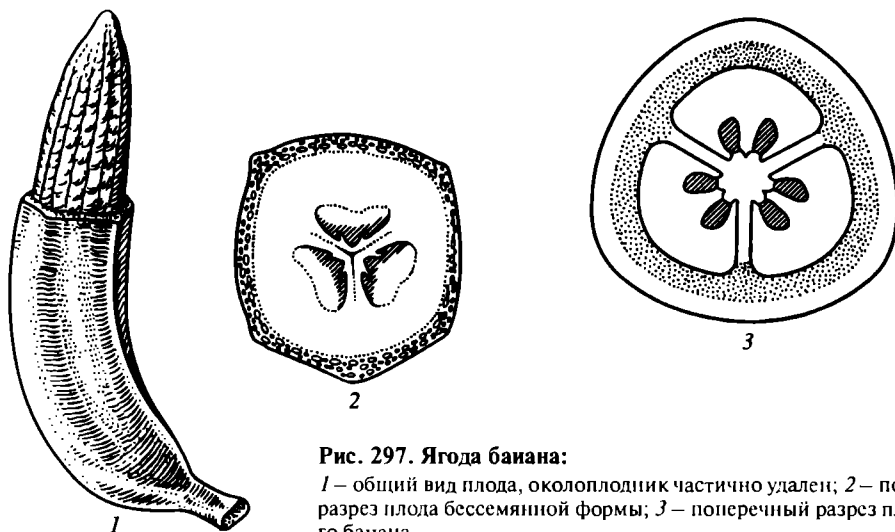


Рис. 297. Ягода банана:

1 — общий вид плода, околоплодник частично удален; 2 — поперечный разрез плода бессемянной формы; 3 — поперечный разрез плода дикого банана

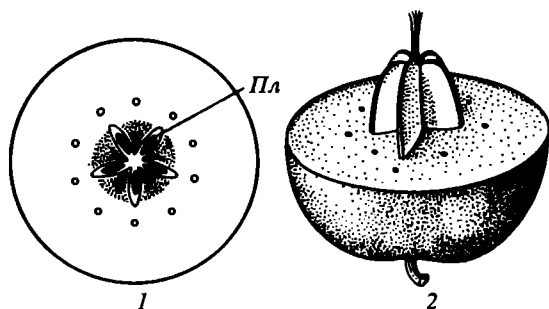


Рис. 298. Яблоко яблони (*Malus domestica*):

1 — поперечный разрез; 2 — яблоко с отпрепарированными плодолистиками; Пл — граница плодолистиков

ным экзокарпием и мясистым мезокарпием. Полость плода заполнена плацентами, нередко очень сочными. У некоторых тыквенных в клетках внутренних слоев околоплодника при созревании возникает высокое осмотическое давление, вызывающее вскрытие плодов и разбрасывание семян на довольно значительное расстояние (на несколько метров у бешеного огурца *Ecballium elaterium*).

Очень специфичны, наконец, плоды граната — единственного вида семейства. Плод *гранатина* развивается из нижней завязи, имеет сухой кожистый околоплодник, раскрывающийся при созревании неправильными трещинами. Гнезда заполнены крупными семенами с ярко-красной, гранатового цвета очень сочной кожурой; последнее, как уже говорилось, представляет очень редкий случай.

Рассмотренные ценокарпные плоды представляют собой многосемянные образования. Далее речь пойдет об односемянных ценокарпных плодах. Они также довольно многочисленны и развиваются как из верхних, так и из нижних завязей. К первым относится, например, «кокосовый орех», достигающий в длину 30 см, и в ширину 20 см. Семя — одно из самых крупных вообще — обладает в начале жидким эндоспермом, который употребляется как так называемое «кокосовое молоко».

Среди нижних односемянных ценокарпиев наиболее известны плоды различных сережкоцветных (называемых часто орешками, что, конечно, неверно, так как орешек — апокарпный плод). Весьма специализированным плодом является *орех* — плод орешника, или лещины. Поскольку завязь здесь обладает двумя рыльцами, можно предположить, что она образована таким же числом плодолистиков. Она двугнездная, ценокарпная, с одним семязачатком в гнезде (рис. 299, поз. 1); в процессе развития плода, однако, перегородка преобразуется в колонку (рис. 299, поз. 2) и развивается лишь один семязачаток. Молодой орех обладает мощным околоплодником (рис. 299, поз. 3), причем экзокарпий склерифицирован, а мезокарпий представляет собой губчатую ткань, заполняющую почти все внутреннее пространство. Впоследствии она дегенерирует, и освобождающееся место заполняется единственным развивающимся семенем.

Желудь дуба отличается от ореха кожистым недеревенеющим околоплодником и иным происхождением плюски. Последняя на ранних этапах развития почти полностью окружает завязь (рис. 300, поз. 1). Впоследствии плюска отстает в росте от пло-

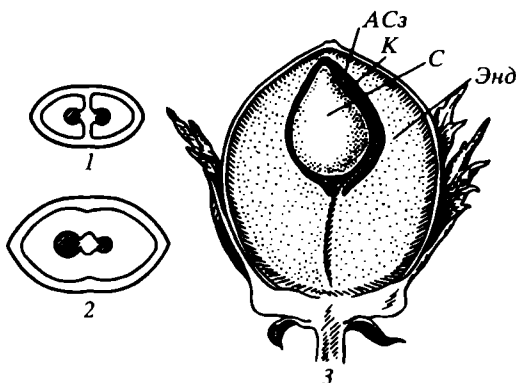


Рис. 299. Орех лещины (*Corylus avellana*):

1 – диаграмма завязи; 2 – то же на более поздней стадии; 3 – продольный разрез через незрелый плод; С – семя; К – колонка; АСз – абортрованный семязачаток; Энд – эндокарпий

да, который в зрелом состоянии значительно выдается над краем плюски (рис. 300, поз. 2). Три рыльца указывают на то, что плод образован тремя плодолистиками. В каждом плодолистике закладывается по два семязачатка, но, кроме одного, все остальные редуцируются. После удаления околоплодника в нижней части зрелого плода можно заметить шесть редуцированных семязачатков (рис. 300, поз. 3).

К типу ореха иногда относят и плод осоковых.

К ценокарпным плодам относится и зерновка злаков. Она представляет собой не вскрывающийся односемянный плод, у которого тонкий околоплодник настолько тесно прилегает к семенной кожуре, что кажется сросшимся с ней. У большинства видов зерновка опадает вместе с окружающими ее чешуями. Голые зерновки лишь изредка встречаются у дикорастущих злаков, но весьма обычны у культурных сортов. На цветковых чешуях часто образуются различного рода придатки, облегчающие рас-

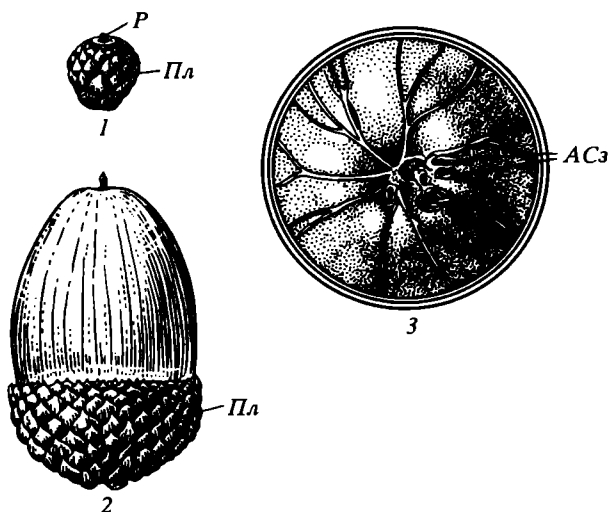


Рис. 300. Желудь дуба:

1 – плод на ранней стадии развития; 2 – зрелый плод; 3 – плод снизу после удаления околоплодника; АСз – абортрованные семязачатки; Р – рыльца; Пл – плюска

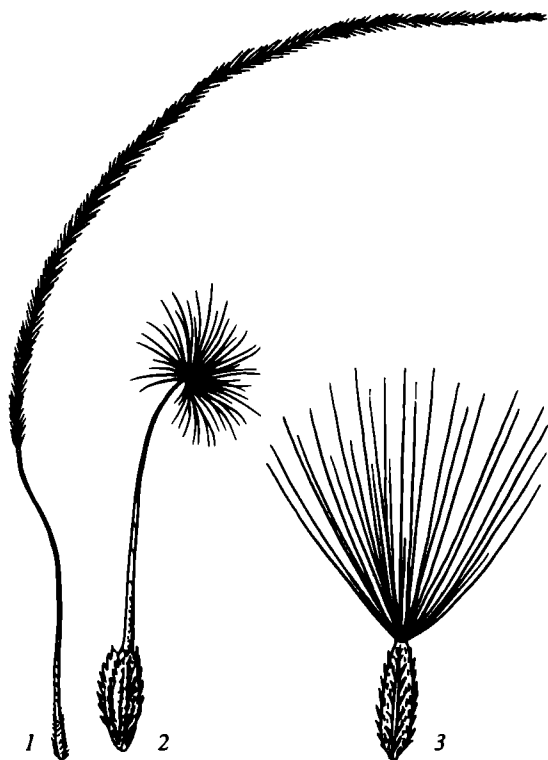


Рис. 301. Плоды, распространяемые ветром:

1 – зерновка ковыля (*Stipa*) с длинной перистой остью; 2 – семянка одуванчика (*Taraxacum erythrospermum*); 3 – семянка василька (*Centaurea nigra*)

пространение плодов. Особенно гигроскопичны перистые ости ковылей, в несколько раз превышающие по длине саму зерновку (рис. 301, поз. 1). У некоторых злаков из группы бамбуков образуются ягодообразные зерновки.

Наконец, к нижним ценокарпным плодам принадлежат плоды сложноцветных и ворсянковых. Семянки сложноцветных развиваются из нижней завязи, образованной двумя плодолистиками, с единственным семязачатком. Семенная кожура сильно редуцирована. Семянки несут различные придатки, способствующие распространению. У многих видов развивается хохолок волосков, сидящий непосредственно на верхушке семянки или на особом, иногда сильно вытянутом носике (рис. 301, поз. 2, 3). Относительно морфологической сущности хохолка существуют различные мнения.

**Соплодия.** Под соплодием понимают результат срастания и превращения как бы в один плод нескольких плодов, возникших из отдельных цветков одного соцветия. Например, так называемая тутовая ягода у шелковицы представляет собой соплодие, образованное сросшимися плодами, съедобная окрашенная часть которых представляет разросшиеся околоцветники. Как соплодие, однако, рассматривают нередко и винную ягоду, или инжир, хотя плоды-семянки здесь остаются свободными, находясь в полномместище, мясистые стенки которого образованы осями соцветия. Из

этого примера ясно, что понятие соплодия применяют в широком смысле. Многие рассматривают поэтому соплодие как всякое соцветие в фазе плодоношения, при этом структура соцветий часто повторяется в соплодиях (например, у платана, ежеголовника, сложноцветных). Однако если период цветения сильно растянут, а плоды опадают или раскрываются по мере созревания, то соплодие не образуется.

Весьма полное срастание плодов происходит у ананаса из семейства бромелиевых. Здесь ось соцветия срастается с многочисленными завязями и основаниями кроющих листьев в мясистую сочную ткань. На верхушке соплодия всегда имеется побег с пучком зеленых листьев (пролификация оси). Культурные формы с бессемянными плодами дают соплодия массой до 15 кг. Сходные соплодия образуются у хлебного дерева (*Artocarpus*).

**Гетерокарпия и гетероспермия.** Под гетерокарпией и гетероспермией понимают образование на одной и той же особи неоднородных плодов и семян, что дает возможность приспособления к более широкому комплексу условий. У некоторых крестоцветных, например, плоды имеют более или менее существенные морфологические отличия. У *Diptchocarpus*, обитающего, например, в Закавказье и Средней Азии, стручки диморфны: верхние раскрывающиеся, с ширококрылатыми семенами, нижние нераскрывающиеся, с узкоокаймленными семенами. Гетероспермия наблюдается иногда даже в пределах одного плода. Например, у некоторых видов рода торичник (рис. 302) в одной коробочке развиваются и крылатые и бескрылые семена.

У обычной у нас мари белой существуют даже три типа семян (они подробно описаны в подразд. 3.1.2.). Различные варианты гетерокарпии и гетероспермии особенно распространены среди маревых, крестоцветных, зонтичных, злаков и др. С каждым годом появляются все новые факты, показывающие, что гетерокарпия и гетероспермия распространены в гораздо большей степени, чем полагали недавно, и, по-видимому, имеют большое адаптивное значение.

Особой формой гетероспермии можно считать физиологическую неоднородность семян. У многих мотыльковых, например, на одном и том же растении развиваются легко набухающие, быстро прорастающие и не набухающие семена. Последние могут существовать в жизнеспособном состоянии десятки лет.

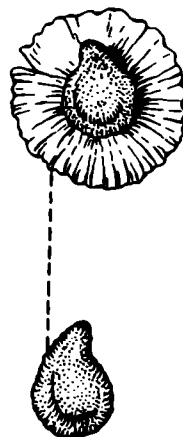


Рис. 302. Гетероспермия у торичника (*Spergularia*)

#### 4.2.2.4 Распространение плодов и семян. Их значение в природе и хозяйстве человека

Плоды и семена распространяются воздушными течениями (анемохория), водой (гидрохория), животными (зоохория) и человеком (антропохория). Кроме того, некоторые плоды обладают способностью активно разбрасывать семена: недотрога, бешеный огурец. Некоторые соответствующие примеры приведены выше. Остается добавить следующее.

Даже слабые воздушные течения (конвекционные токи и пр.) способны переносить столь мелкие семена, как у орхидей и заразиховых, масса которых составляет тысячные доли миллиграмма. Более крупные анемохорные семена имеют волоски или различные выросты, облегчающие парение в воздухе. Волоски развиты на семенах, например различных ивовых (ив, тополей, осины) и кипрейных (иван-чая). Аналогичны (но не гомологичны!) волоски на плодах многих сложноцветных, представляющие собой паппус (см. рис. 301, поз. 2), иногда (как у одуванчика) превращенный в подобие парашюта. Сходную роль играют остающиеся при плодах перистые столбики некоторых розоцветных, лютиковых, гераниевых, перистые ости (способствующие также благодаря своей гигроскопичности зарыванию зерновки) ковылей, достигающие длины 20 см.

Крылатые выросты образуются на плодах вязов, ясеней, кленов, берез и других, главным образом, древесных растений. Крылатыми нередко бывают и семена, например, у некоторых гвоздичных. Следует отметить, что анемохория сравнительно редко встречается у травянистых растений лесов.

Водой распространяются плоды и семена гидро- и гидрофильных растений, способных выносить длительное пребывание в ней. Хороший пример представляют более или менее вздутые мешочки осок, заключающие внутри плоды.

Многие плоды распространяются с помощью животных и человека. Они чрезвычайно разнообразны по внешнему виду и строению, бывают как сухими, так и сочными. Сухие зоохорные плоды обладают различными крючками, щетинками и т.п. Они развиваются на самих плодах у различных бурачниковых (липучка, чернокорень, рис. 303, поз. 1), зонтичных (дикая морковь, прицепник — *Caucalis*, рис. 303, поз. 2, 3), сложноцветных (череда). Аналогичные образования у лопуха возникают на листочках обертки и способствуют распространению целых корзинок. Той же цели служат вонзающиеся в одежду и шерсть длинные и крепкие ости на цветковых чешуях многих злаков (костры, эгилопсы), у которых этот способ распространения связан с чрезвычайной ломкостью оси всего соцветия и колосков. Зоохорны и почти все сочные плоды. Большинство их поедается птицами (орнитохория), которые выбрасывают вместе с пометом непереважившиеся семена. Семена защищены от переваривания либо каменистым эндокарпием, либо твердой семенной кожурой.

Семена многих растений, главным образом лесных, разносятся муравьями (мирмекохория). Такие семена обладают, как правило, различными выростами (карункулами), которые и привлекают муравьев. Из наших растений мирмекохорны фиалки, хохлатки, ожики, гусиные луки, чистотел и др.

Наконец, с распространением плодов связано возникновение жизненной формы перекати-поле, характеризующейся обильным ветвлением, начинающимся недалеко от поверхности земли, и шарообразной кроной. Такие растения, отламываясь от своих подземных частей, гоняются ветром по степи, покрывая значительные расстояния и образуя настоящие завалы в понижениях. Любопытно, что виды перекати-поля возникли в таких разных семействах, как мотыльковые, солянковые, кермекковые, сложноцветные, зонтичные.

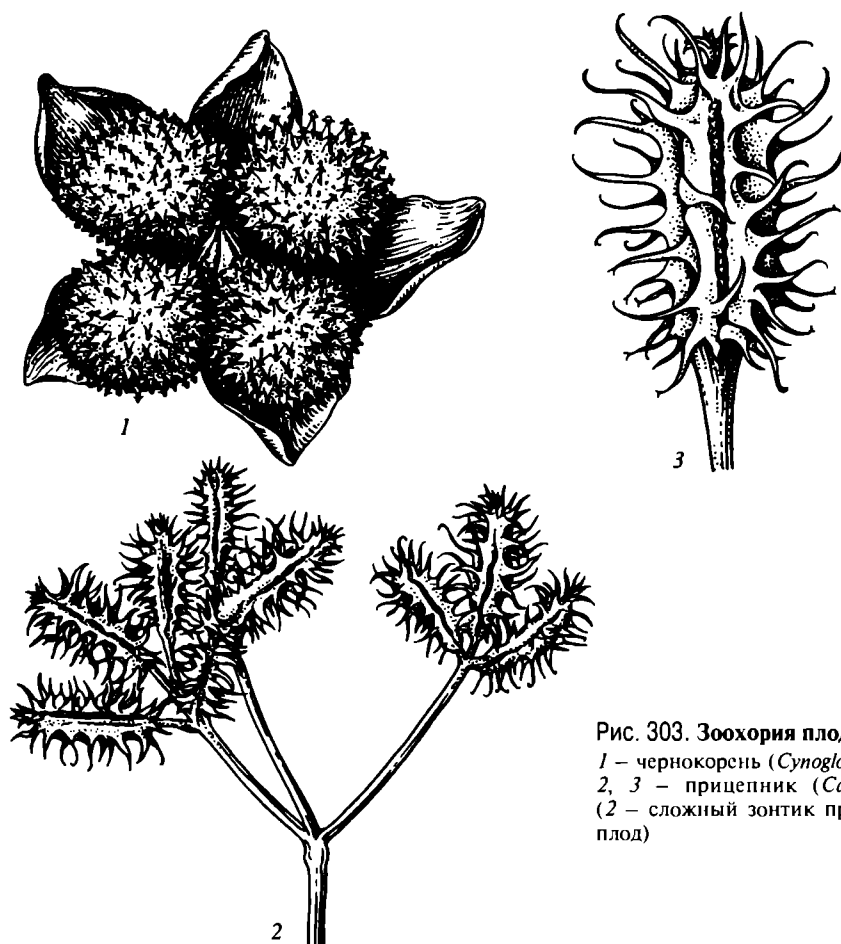


Рис. 303. Зоохория плодов:

1 – чернокорень (*Cynoglossum officinale*);  
 2, 3 – прицепник (*Caulocalis lappula*)  
 (2 – сложный зонтик при плодах, 3 – плод)

Значение плодов и семян в пищевых цепях биоценозов и в хозяйстве человека чрезвычайно велико. Плоды составляют весьма существенную часть пищевого рациона европейцев, а во многих странах Азии и Африки их роль еще больше. В пищу идут плоды хлебных злаков (пшеница, кукуруза, рис, сорго, рожь, просо, ячмень, овес и др.), других пищевых крахмалоносных растений (гречиха, хлебное дерево), богатых белками мотыльковых (горох, фасоль, соя, нут, бобы, чечевица), сочные плоды различных розовых (яблоня, груша, айва, слива, абрикос, персик, вишня, малина, ежевика, земляника и др.), смородиновых (смородина и крыжовник), кизиловых (кизил), лоховых (облепиха), тутовых (шелковица), рутовых (различные цитрусовые), эбеновых (хурма), гранатовых (гранат), пальм (финиковая пальма), банановых (банан), бромелиевых (ананас), тыквенных (арбуз, дыня, огурцы), пасленовых (томат,



баклажан), виноградных (виноград). Последнему принадлежит исключительная роль в мировой экономике в связи с виноделием.

Для приготовления напитков используют плоды кофе и какао. Последние употребляют и в кондитерском производстве. Плоды многих растений используют для получения масел (клещевина, подсолнечник, сафлор, горчица, тунг, масличная пальма, кунжут). Особое значение имеют хлопчатник как волокнистое растение (используют волоски на семенах) и мак опийный как наркотическое растение (используют млечный сок незрелых коробочек). Из плодов различных растений получают огромное количество лекарств растительного происхождения.

### ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БОТАНИКА

---

---

#### 5.1 ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ФОРМУ РАСТЕНИЙ

**Определение понятий.** *Экология растений* — наука о взаимоотношениях растений со средой, в частности о влиянии отдельных факторов и их совокупности на формирование. В предыдущих главах много раз обращалось внимание на зависимость тех или иных особенностей внешнего и внутреннего строения органов от условий обитания растений. В данной главе мы подведем некоторые итоги, рассмотрев специально основные экологические группы и жизненные формы растений. *Экологические группы* обычно выделяют по отношению к какому-либо одному фактору среды, имеющему важное формообразовательное и физиологическое значение и вызывающему приспособительные реакции. Наиболее существенные экологические факторы, влияющие на структуру растений, — *влажность* почвы, воздуха и *свет*, хотя большое значение имеют также *тепло*, особенности почв, конкурентные отношения в сообществе и ряд других условий. К сходным условиям растения могут приспосабливаться по-разному, вырабатывая разную «стратегию» использования имеющихся и компенсации недостающих жизненных факторов. Поэтому в пределах многих экологических групп, например ксерофитов или сциофитов, обычно можно найти растения, резко отличающиеся друг от друга по внешнему облику — *габитусу* (лат. *habitus* — облик, внешность) и по анатомической структуре органов. Иными словами, растения, относящиеся к одной экологической группе, могут иметь разные жизненные формы.

Под *жизненной формой*, или *биоморфой* (греч. *bios* — жизнь и *morphe* — форма), понимают своеобразный внешний облик (габитус) растения, который возникает в онтогенезе в результате роста в определенных экологических условиях и отражает совокупность основных приспособительных черт ко всем факторам среды обитания. Понятно, что габитус зависит в первую очередь от особенностей роста и строения вегетативных органов, надземных и подземных.

Жизненная форма, характерная для особей того или иного вида, есть результат длительной эволюции и закреплена наследственно. Тем не менее в определенных пределах жизненная форма вида обладает лабильностью и в зависимости от конкретных условий может варьировать довольно широко. Так, например, обыкновенная липа относится к древесным жизненным формам и ни при каких условиях не станет

травянистым растением. Однако конкретные особи этого вида могут представлять собой не только стройные одноствольные деревья (как в старом липняке, в парках, на улицах), но и «кустовидные» многоствольные деревья (в разреженных лесах, на опушках) и стелющиеся кустарники (в условиях сильного угнетения от недостатка света и других неблагоприятных факторов).

Другими словами, в пределах «нормы реакции» особь каждого вида приобретает в онтогенезе жизненную форму, наилучшим образом приспособленную ко всему комплексу факторов в данной конкретной ситуации.

Экологические группы и жизненные формы тесно связаны между собой, и поэтому мы рассмотрим их в одном подразделе.

## 5.2 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ РАСТЕНИЙ

**Группы растений по отношению к влаге.** По отношению к влажности издавна различают следующие основные группы растений.

1. *Ксерофиты* (греч. *xeros* — сухой и *phyton* — растение) — растения, приспособившиеся к значительному постоянному или временному недостатку влаги в почве или в воздухе.

2. *Мезофиты* (греч. *mesos* — средний) — растения, живущие в условиях достаточно умеренного увлажнения.

3. *Гигрофиты* (греч. *hydra* — влага) — растения, обитающие при повышенной влажности, преимущественно атмосферной.

4. *Гидрофиты* (греч. *hydro* — вода) — растения, приспособившиеся к водному образу жизни. В узком смысле гидрофитами называют только полупогруженные в воду растения, имеющие подводную и надводную части или плавающие, т.е. живущие и в водной и в воздушной среде. Полностью погруженные в воду растения называют *гидатофитами* (греч. *hydratos* — вода).

Рассматривая типичные «средние» черты структуры листьев, стеблей и корней, мы, как правило, имеем в виду органы мезофитов, которые служат как бы эталоном.

Приспособление к крайним условиям — недостатку или избытку влаги — вызывает те или иные отклонения от средней нормы.

**Гидатофиты, гидрофиты и гигрофиты.** Начнем с описания *гидатофитов*, так как у них структурные приспособительные признаки выражены наиболее отчетливо.

Примерами гидатофитов могут служить элодея, валлиснерия, многие рдесты, водные лютики, уруть, роголистник. Одни из них укореняются в грунте водоема, другие свободно взвешены в толще воды и только во время цветения соцветия выдвигаются над водой.

Строение гидатофитов определяется условиями жизни. Эти растения испытывают сильное затруднение с газообменом, так как в воде очень мало растворенного кислорода, причем его тем меньше, чем выше температура воды. Поэтому для гидатофитов характерна большая поверхность их органов по сравнению с общей массой. Листья у них тонкие, например у элодеи составлены всего двумя слоями клеток, и ча-

сто рассечены на нитевидные доли. Ботаники дали им меткое название — «листья-жабры», что подчеркивает глубокое сходство рассеченных листьев с жаберными лепестками рыб, приспособленными к газообмену в водной среде.

К погруженным в воду растениям доходит ослабленный свет, так как часть лучей поглощается или отражается водой, и поэтому гидатофиты обладают некоторыми свойствами тенелюбов. В частности, в эпидерме присутствуют нормальные, фотосинтезирующие хлоропласты.

На поверхности эпидермы отсутствует кутикула, или она настолько тонка, что не представляет препятствия для прохождения воды, поэтому водные растения, вынутые из воды, полностью теряют воду и высыхают через несколько минут.

Вода гораздо плотнее воздуха и поэтому поддерживает погруженные в нее растения. К этому надо прибавить, что в тканях водных растений имеется много крупных межклетников, заполненных газами и образующих хорошо выраженную аэренхиму (рис. 304). Поэтому водные растения свободно взвешены в толще воды и не нуждаются в наличии особых механических тканей. Плохо развиты или совсем отсутствуют сосуды, так как растения воспринимают воду всей поверхностью тела.

Межклетники не только увеличивают плавучесть, но и способствуют регуляции газообмена. Днем, в процессе фотосинтеза, они заполняются кислородом, который в темное время суток используется для дыхания тканей; выделяющийся в процессе дыхания углекислый газ накапливается ночью в межклетниках, а днем используется в процессе фотосинтеза.

У большинства гидатофитов сильно развито вегетативное размножение, которое возмещает ослабленное семенное размножение.

*Аэрогидатофиты* — переходная группа. Ее составляют гидатофиты, у которых часть листьев плавает на поверхности воды (кувшинка, кубышка, водокрас, ряска). Строение плавающих листьев отличается некоторыми особенностями. У кубышки желтой (рис. 305) все устьица находятся на верхней стороне листа, т.е. направлены к атмосфере. Их очень много и на 1 мм<sup>2</sup> поверхности их приходится до 650. Сильно развит палисадный мезофилл. Через устьица и по обширным межклет-

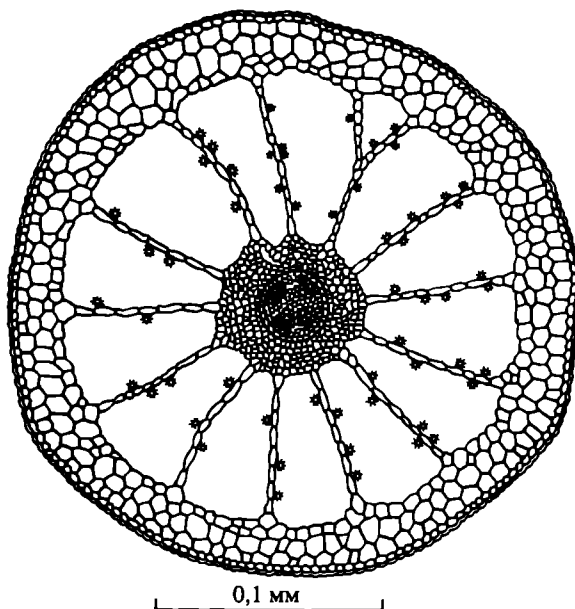


Рис. 304. Поперечный разрез через стебель урути (*Myriophyllum spicatum*)

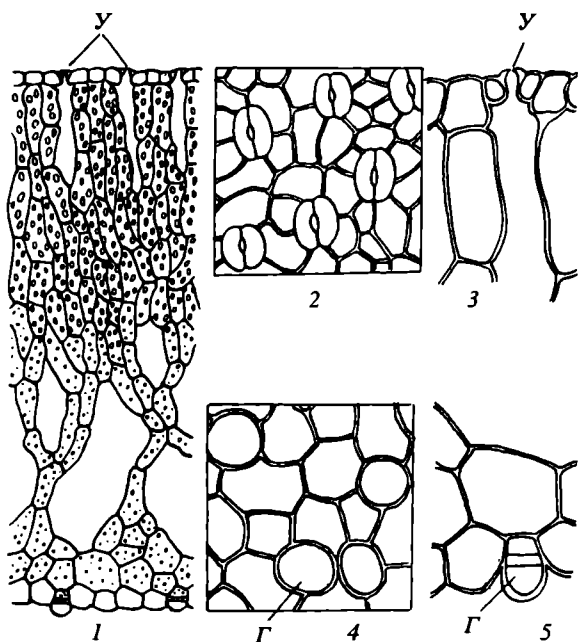


Рис. 305. Лист кубышки желтой (*Nuphar luteum*):

1 – поперечный разрез листа; 2, 3 – верхняя эпидерма с устьищами; 4, 5 – нижняя эпидерма с гидропотами; Г – гидропота; У – устьище

никам, развитым в пластинке листа и черешке, кислород поступает в корневище и корни, погруженные в грунт водоема.

Гидрофиты обычны по берегам водоемов (стрелолист, частуха, камыш озерный, тростник, хвощ топяной, многие осоки и пр.). В грунте водоема они образуют корневища с многочисленными придаточными корнями, а над поверхностью воды поднимаются или одни листья, или облиственные побеги.

Во всех органах гидрофитов имеется система хорошо развитых межклетных пространств, через которые снабжаются кислородом органы, погруженные в воду и в грунт водоема. Для многих гидрофитов характерна способность образовывать листья различной структуры в зависимости от того, в каких условиях протекает их развитие. Примером может служить стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*). Его лист, возвышающийся над водой, имеет прочный черешок и плотную стреловидную пластинку с хорошо выраженным палисадным мезофиллом; как в пластинке, так и в черешке находится система воздухоносных полостей. Листья, погруженные в воду, имеют вид длинных и нежных лент без дифференциации на пластинку и черешок. Их внутреннее строение сходно со строением листьев типичных гидатофитов. Наконец, у одного и того же растения можно найти листья промежуточного характера с дифференцированной овальной пластинкой, плавающей на поверхности воды.

В группу *гигрофитов* включают растения, обитающие на влажной почве, например на болотистых лугах или в сырых лесах. Поскольку эти растения не испытывают недостатка в воде, то в их структуре отсутствуют какие-либо особые приспособления,

направленные на снижение транспирации, и они характеризуются признаками, которые можно определить как противоположные ксероморфным (см. далее). В листе медуницы (рис. 306) клетки эпидермы тонкостенные, покрыты тонкой кутикулой. Устьица или находятся вровень с поверхностью листа, или даже приподняты над ней. Обширные межклетники создают общую большую испаряющую поверхность. Этому же способствует наличие рассеянных тонкостенных живых волосков. В условиях влажной атмосферы усиление транспирации ведет к лучшему передвижению растворов к побегам.

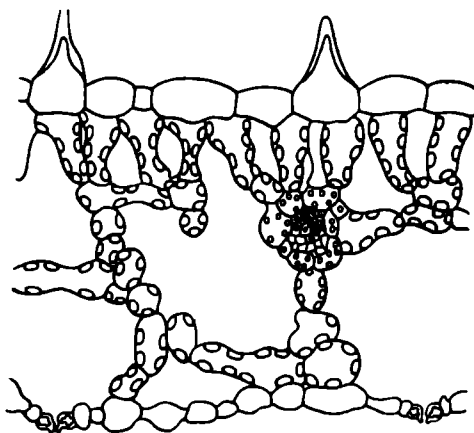


Рис. 306. Поперечный разрез через лист медуницы (*Pulmonaria obscura*)

У лесных гигрофитов к перечисленным признакам присоединяются черты, характерные для теневых растений.

**Ксерофиты.** Растения этой экологической группы в большинстве случаев имеют разнообразные приспособления к поддержанию водного баланса при недостатке почвенной и атмосферной влаги. Чаще всего это достигается путем уменьшения потери воды через транспирацию, хотя и не всегда.

Морфологически ксерофиты, пожалуй, наиболее разнообразная группа растений, как древесных, так и травянистых. К ним относятся разные жизненные формы, в том числе подробно описанные в подразд. 3.3.4.8 стеблевые и листовые суккуленты, сохраняющие в органах долговременные запасы воды, а также растения с редуцированными в разной степени листьями (безлистные, мелколистные, с колючками вместо побегов или листьев, с кладодиями, филлокладиями, филлодиями).

У многих ксерофитов очень жесткие листья с плотной кутикулой (*склерофиты*: греч. skleros – жесткий, *склерофильные* растения) или имеет место разнообразное густое опушение листьев и стеблей.

Наибольший интерес представляют приспособительные черты в анатомическом строении органов ксерофитов, так называемые *ксероморфные признаки*, отражающие приспособление к уменьшению транспирации. Они настолько характерны для ксерофитов, что, основываясь на степени их выраженности в анатомическом строении какого-либо растения, можно делать вывод об условиях их жизни.

Ксероморфные признаки отчетливо проявляются в особенностях строения эпидермы. Основные клетки эпидермы у ксерофитов обладают утолщенными наружными стенками. Мощная кутикула покрывает эпидерму и заходит глубоко в устьичные щели (рис. 307). На поверхности эпидермы образуются восковые выделения в виде различных зерен, чешуек и палочек. На побегах восковой пальмы (*Ceroxylon*) толщина восковых выделений достигает 5 мм.

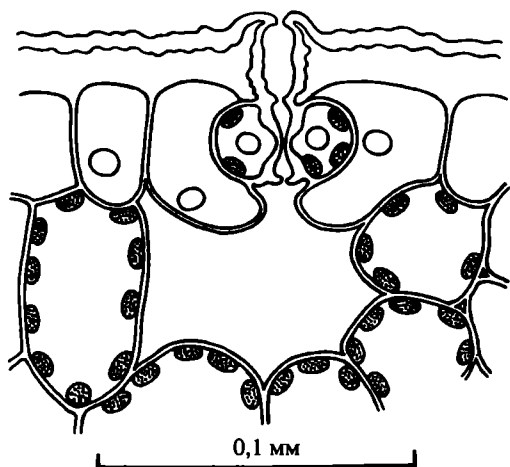


Рис. 307. Поперечный разрез листа алоэ (*Aloe variegata*) с погруженным устьищем

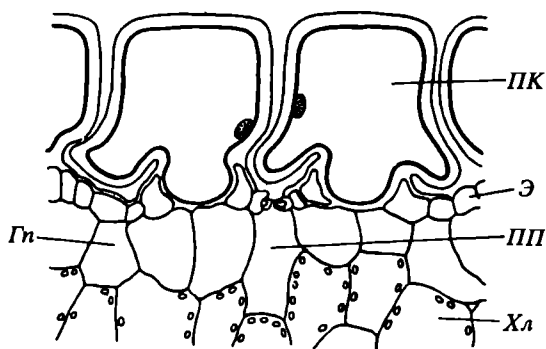


Рис. 308. Поперечный разрез листа толстянки (*Crassula falcata*) с пузыревидными клетками эпидермы:

ГП – гиподерма; ПК – пузыревидные клетки; ПП – подустыичная полость; Хл – хлоренхима; Э – эпидерма

К этим особенностям прибавляются различные виды трихомов, описанные ранее (см. подразд. 2.2.7.1). Густой покров из кроющих волосков снижает транспирацию непосредственно (замедляя движение воздуха на поверхности органов) и косвенно (отражая солнечные лучи и тем самым снижая нагревание побегов).

Оригинальное строение имеет эпидерма у некоторых южноафриканских толстянок (рис. 308).

Отдельные клетки эпидермы сильно разрастаются, давая пузыревидные выросты, которые смыкаются между собой и образуют дополнительный покров на поверхности листа. Эти клетки, заполненные водой, служат как бы тепловым светофильтром, ослабляющим нагрев листа, и создают затишные пространства, снижающие транспирацию.

Для ксерофитов характерно погружение устьиц в ямки, так называемые *крипты* (лат. *stupa* – подвал), в которых создается затишное пространство. Кроме того, стенки крипт могут иметь сложную конфигурацию. Например, у алоэ (см. рис. 307) выросты оболочек клеток, почти смыкаясь между собой, создают дополнительное препятствие для выхода водяного пара из листа

в атмосферу. У олеандра в каждую большую крипту погружена целая группа устьиц, а полость крипты заполнена волосками, как бы заткнута ватной пробкой (рис. 309).

Внутренние ткани листьев у ксерофитов нередко отличаются мелкоклеточностью и сильной *склерификацией*, что приводит к сокращению межклетных пространств и общей внутренней испаряющей поверхности.

Ксерофиты, имеющие высокую степень склерификации, получили название *склерофитов*.

Склерификация может захватывать различные ткани и органы. Склеренхима не только возникает около проводящих пучков, но и образует также самостоятельные тяжи или слои, прилегающие к эпидерме (рис. 310, 311).

Образование по краю листа твердых шипов часто сопровождается общей склерификацией. Крайнее звено этого процесса — превращение листа или всего побега в твердую колючку (см. рис. 227).

Листья многих злаков имеют различные приспособления к свертыванию при недостатке влаги. У щучки на нижней стороне листа под эпидермой залегает склеренхима, а все устьица находятся на верхней стороне листа. Они расположены на боковых сторонах гребней, идущих вдоль листовой пластинки. В углублениях, проходящих между гребнями, находятся *моторные клетки* — большие тонкостенные живые клетки, способные изменять объем. Если лист содержит достаточно воды, то моторные клетки, увеличивая объем, раскрывают лист. При недостатке воды моторные клетки уменьшаются в объеме, лист, как пружина, свертывается в трубку и устьица оказываются внутри замкнутой полости.

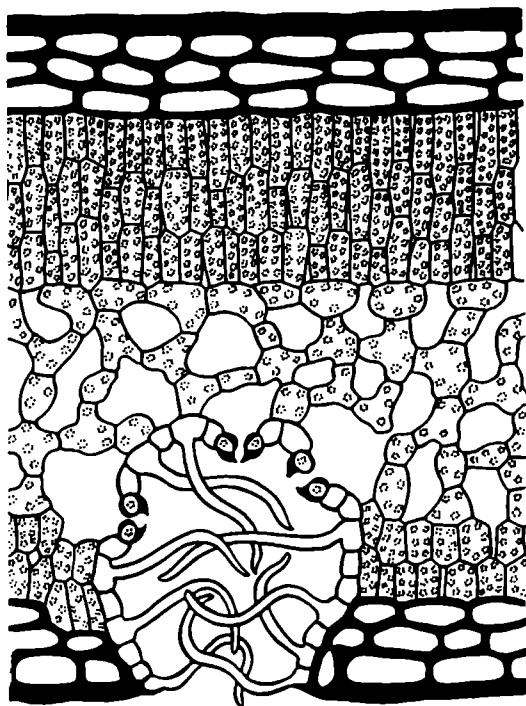


Рис. 309. Поперечный разрез листа олеандра (*Nerium oleander*)

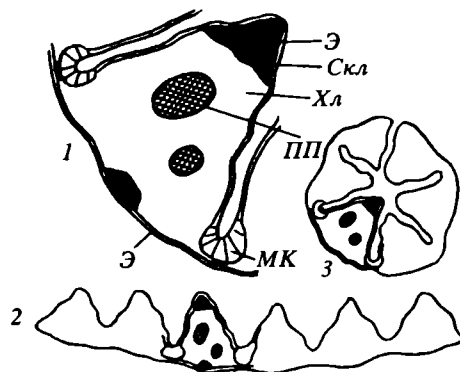


Рис. 310. Поперечный разрез листа щучки (*Deschampsia caespitosa*):

1 — часть пластинки листа при большом увеличении; 2 — разрез всей пластинки листа; 3 — пластинка листа в свернутом состоянии; МК — моторные клетки; ПП — проводящий пучок; Скл — склеренхима; Хл — хлоренхима; Э — эпидерма



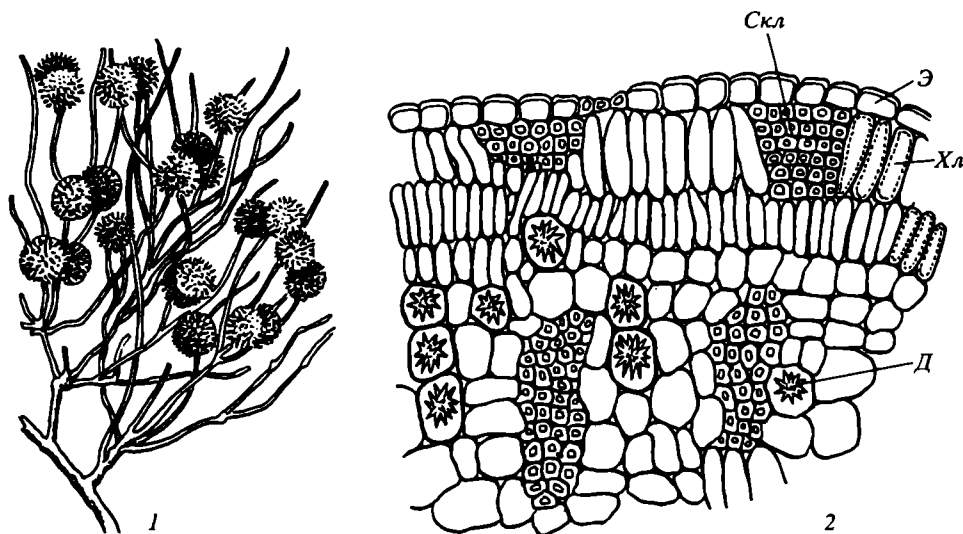


Рис. 311. Ветка джужгуна (*Calligonum*) 1 и часть поперечного разреза через нее 2: Д — друза; Скл — склеренхима; Хл — хлоренхима; Э — эпидерма

Редукция листьев характерна для многих кустарников Средиземноморья, пустынь Средней Азии и других мест с сухим и жарким летом: джужгуна (*Calligonum*, см. рис. 311), саксаула (*Haloxylon*), испанского дрока (*Spartium*), эфедры (*Ephedra*) и многих других. У этих растений стебли принимают на себя функцию фотосинтеза, а листья или недоразвиваются, или опадают рано весной. В стеблях под эпидермой находится хорошо развитая палисадная ткань.

Поскольку ксерофиты большей частью растут в степях, пустынях, на сухих склонах и других открытых местах, они в равной мере приспособлены к яркому освещению. Поэтому не всегда можно разграничить ксероморфные признаки и признаки, вызванные приспособлением к яркому освещению.

Наряду с приспособлениями, направленными на снижение транспирации или создание запасов влаги, ксерофиты имеют ряд приспособлений, выраженных в строении и физиологических особенностях корневых систем. Обширные и глубоко идущие в почву корни позволяют многим ксерофитам использовать влагу, недоступную для мезофитов. Некоторые ксерофиты имеют широкораспростертую корневую систему, что помогает им использовать кратковременные дожди, промачивающие лишь верхние горизонты почвы. У этих растений хорошо развита способность образовывать множество временных, эфемерных корней.

**Некоторые экологические группы растений по отношению к субстрату.** Замечено, что многими чертами ксероморфизма обладают также растения, живущие на очень бедных минеральными солями субстратах, например на сфагновых (верховых) болотах и пустошах. Такие растения называют *олиготрофными* (греч. *oligos* — малый; *trope* —

питание). Даже при избытке влаги типичные болотные растения, относящиеся главным образом к семейству вересковых (*Ericaceae*), как, например, клюква, подбел, мирт болотный, багульник, голубика, а также растение сухих сосновых лесов и пустошей вереск (*Calluna vulgaris*) имеют мелкие жесткие листья и целый ряд специфических анатомических признаков, свидетельствующих о строгой экономии влаги. Таким образом, морфологическая и анатомическая реакция на недостаток почвенного питания сходна с некоторыми типами реакций на недостаток влаги, что вполне объяснимо с точки зрения ухудшения условий роста в том и в другом случае (мелколистность, мелкоклетность и все их последствия).

Особенность листовой структуры ксероморфных олиготрофов, по которой их можно отличить от ксерофитов сухих местообитаний, состоит в том, что у них ксероморфные признаки сочетаются с наличием обширных межклетников. Эти межклетники способствуют аэрации и восполняют недостаток кислорода в болотной почве. В качестве примера можно указать на листья багульника (рис. 312).

Группу растений, живущих на сильно засоленных субстратах, выделяют под названием *галофитов* (греч. *hals* — соль). Хотя избыток солей — фактор, казалось бы, прямо противоположный их недостатку (бедные субстраты, олиготрофные растения) и нередко сочетается с избытком влаги (на мокрых солонцах, на морских побережьях), растения-галофиты часто тоже имеют черты ксероморфизма. Дело в том, что при избыточном засолении поступление воды в растение может быть затруднено вследствие осмотических причин (см. подразд. 2.1.4.3). Галофиты, как правило, обладают весьма высоким осмотическим потенциалом клеточного сока, что не связано прямо с их габитусом, но является необходимым условием, обеспечивающим им всасыва-

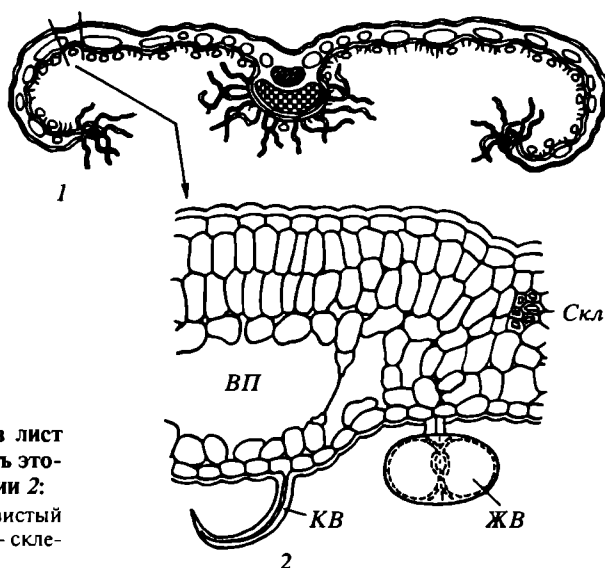


Рис. 312. Поперечный разрез через лист багульника (*Ledum palustre*) 1 и часть этого препарата при большем увеличении 2:

ВП — воздушная полость; ЖВ — железистый волосок; КВ — кроющий волосок; Скл — склеренхима

ние воды и поддержание равновесия с внешней средой. По жизненной форме некоторые галофиты — суккуленты, например многие солянки прикаспийских, казахстанских и среднеазиатских сухих степей, полупустынь и пустынь (см. рис. 226, поз. 5). Другие галофиты имеют мелкие и жесткие листья, нередко выделяющие на поверхности кристаллики солей (кустарник тамариск, злаки — волоснец, чий, прибрежница и др.).

**Экологические группы растений по отношению к свету.** Наиболее сильно сказывается влияние света на форме и анатомической структуре листьев. В разделе 3.3.2.3. отмечались специфические различия *световых* и *теневых листьев* даже в пределах кроны одного и того же дерева, а также у растений, живущих в разных условиях освещения. Многие признаки световых листьев совпадают с признаками ксероморфизма, что вполне понятно: прямому яркому освещению сопутствуют всегда и нагревание, и повышенная транспирация. Наоборот, гигроморфные признаки мы находим у теневых листьев (см. рис. 131, поз. 3).

Существуют растения, живущие исключительно в условиях глубокого затенения. Это *тенелюбы*, или *сциофиты* (греч. scia — тень), к которым принадлежат преимущественно травы нижних ярусов леса, особенно влажнотропического, но также широколиственного и хвойного умеренного. Морфологически теневые растения могут быть разнообразны. По *жизненной форме* многие из них относятся к *стелющимся* или *ползучим*. Известно, что в условиях сильного затенения ускоряется рост органов в длину, стебли «тянутся», оставаясь довольно слабыми по консистенции; утолщение и одревеснение тканей отстает от роста в длину. Все это связано с малым содержанием хлорофилла в стеблях: они обычно бледные, *этиолированные*. Такие стебли не способны поддерживать сами себя в вертикальном положении; они полегают и при достаточной влажности, типичной для лесной подстилки, легко укореняются, образуя придаточные корни в узлах. Нередко сильное вытягивание стеблей сочетается с недоразвитием листьев — образуются хрупкие недолговечные столоны.

В условиях глубокого затенения нижних ярусов влажнотропических лесов выработались *особые экологические группы* растений, выносящих в конечном счете основную массу побегов, вегетативных и цветonoсных, в верхние ярусы, к свету. Это удается благодаря специфическим способам роста. К таким растениям относятся лианы (франц. lier — связывать) и эпифиты.

**Лианы.** В отличие от ползучих и стелющихся растений, лианы выбирают на свет, используя как опору соседние растения, скалы и другие твердые предметы. Поэтому их еще называют *лазящими* растениями в широком смысле. По способу лазанья различают лианы *опирающиеся* (без специальных органов лазанья, например некоторые тропические фуксии), *цепляющиеся* (с разнообразными колючками и шипами различного происхождения, в том числе и эпидермальными, например виды шиповников, малин), *корнелазящие* (со специальными придаточными корнями-прицепками, например плющ), *усиконосные* (со специальными усиками, обвивающими опору, — листовыми или побеговыми, см. рис. 230, тыквенные, бобовые, виноград) и вьющиеся. Последняя группа наиболее многочисленна. Побеги вьющихся лиан обладают

резко выраженными круговыми движениями при росте, что и позволяет стеблю закручиваться вокруг опоры.

Лианы могут быть древесными и травянистыми и наиболее характерны для влажнотропических лесов. В умеренной зоне их больше всего во влажных ольшаниках по берегам водоемов; это почти исключительно травы (хмель, калистегия, ясменник и т.д.). В лесах Кавказа встречается довольно много деревянистых лиан (сассапариль, обвойник, ежевики). На Дальнем Востоке они представлены лимонником китайским, актинидией, виноградом.

Специфика роста лиан состоит в том, что сначала их стебли растут очень быстро, а листья отстают и остаются несколько недоразвитыми. Когда же, используя опору, растение выносит верхние побеги на свет, там развиваются нормальные зеленые листья и соцветия. Анатомическая структура стеблей лиан резко отличается от типичной структуры прямостоячих стеблей и отражает специфику стебля, наиболее гибкого даже при значительном одревеснении (у древесных лиан). В частности, стебли лиан обычно имеют пучковое строение и широкие паренхимные лучи между пучками.

**Эпифиты.** Так называют особую экологическую группу растений, встречающихся преимущественно во влажнотропических лесах. Это чаще всего травянистые растения, которые поселяются на стволах и ветвях других видов, но не являются паразитами по отношению к ним, а лишь «снимают квартиру» высоко над землей в условиях более благоприятного освещения. Естественно, что это возможно лишь при очень высокой влажности воздуха. Воздушные корни многих эпифитов (рис. 313) поглощают водяные пары с помощью специальной покровной ткани — веламена (см. рис. 107). Сначала маленькое растение, выросшее на чужой ветви из семени, практически может жить только за счет воздушного питания. Позднее около него накапливается некоторое количество опада, мусора и создается собственная «почва», чему способствуют у некоторых эпифитов специализированные листья, плотно прижатые к субстрату, например у папоротника олений рог (см. рис. 313). По своим потребностям эпифиты — крайние олиготрофы (естественно, что их «почва» содержит очень мало минеральных солей); они также обладают рядом ксероморфных



Рис. 313. Эпифитный папоротник олений рог (*Platycerium*):

1 — общий вид; 2 — схема чередования форм листьев

черт, что вполне оправдано их жизнью высоко в воздухе, на свету, без связи с почвенной влагой.

**Растения-подушки.** Эта своеобразная жизненная форма экологически может быть отнесена к группе светолюбивых растений, а кроме того, и к олиготрофам, так как растения-подушки приурочены исключительно к бедным — каменистым, песчаным, торфянистым — и нередко холодным субстратам. Они всегда растут на открытых местах при ярком полном солнечном освещении, нередко с повышенной долей ультрафиолетовых лучей (высокогорья). Главные морфологические и физиономические черты растений-подушек — низкорослость, крайне заторможенный рост побегов в длину и коррелирующее с ним интенсивное ветвление; все побеги оказываются тесно сближенными, иногда плотно прижатыми друг к другу, и образуют общую, как бы подстриженную поверхность, что и создает эффект подушки (рис. 314). Рост стеблей в длину тормозится прежде всего прямым и ярким светом, а также другими неблагоприятными для роста факторами — недостатком минерального питания, сухостью, низкими температурами субстрата, постоянными ветрами и т.д.

Растения-подушки, как правило, очень долголетни: их возраст может достигать нескольких сотен лет. Эту жизненную форму приобретают в соответствующих усло-

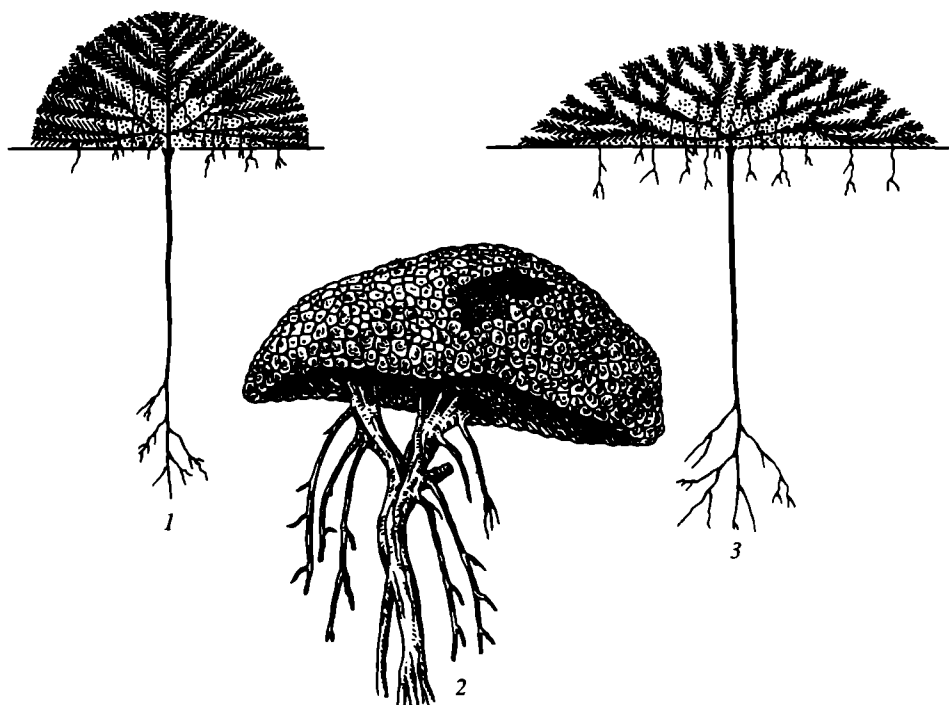


Рис. 314. Растения-подушки:

1, 3 — схемы строения; 2 — азорелла (*Azorella*) с острова Кергелен

виях растения различных семейств: бобовых, розоцветных, зонтичных, гвоздичных, примуловых, свинчатковых и многих других. Подушки очень распространены и иногда целиком определяют ландшафт в высокогорьях всех материков (в частности на Памире), а также на каменистых океанических островах, особенно в южном полушарии (например, знаменитая азорелла, так называемые «растения-овцы», рис. 314, поз. 2), на морских побережьях, в арктических тундрах и т.д. На холодных и сухих субстратах подушки получают преимущество, так как внутри их накапливаются влага и опад (собственная «почва») и создается особый микроклимат (рис. 314, поз. 1, 3). Некоторые подушки имеют резко выраженные внешние черты ксероморфизма, в частности колючки разного происхождения (акантолимоны, астрагалы).

**Приспособления высших растений к гетеротрофному питанию.** Для высших растений обычно и нормально автотрофное питание — фотосинтез в сочетании с почвенным питанием, доставляющим растению все необходимые минеральные элементы, в том числе и азот. Способ питания отражен в общем облике высшего растения с его развитой системой облиственных зеленых побегов и интенсивно распространяющейся в почве корневой системой. Настоящие гетеротрофные организмы, способные питаться мертвыми органическими остатками (сапротрофы), 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 эпифитном образе жизни или при жизни на очень бедных выщелоченных почвах, на сфагновых торфяниках. В большинстве случаев цветковые растения, обитающие на таких субстратах, оставаясь зелеными и способными к фотосинтезу, получают дополнительное азотное питание благодаря симбиозу с грибами или бактериями, поселяющимися в их корнях (микориза, бактериориза, см. подразд. 3.2.3). Это — *симбиотрофные* растения.

К *облигатным* (обязательным) микоризообразователям относится большинство наших древесных пород и травянистых растений лугов и болот. Целые семейства цветковых, например вересковые, грушанковые, характеризуются тем, что образование микоризы у их представителей начинается с момента прорастания семян и без соответствующего гриба проросток не может развиваться. Особенно далеко эта специализация зашла в семействе орхидных, где внедрение гриба происходит уже на ранней стадии развития зародыша. Такое симбиотрофное питание основано на хорошо отрегулированном *взаимном паразитизме* цветкового растения и гриба, добывающих питание из разных веществ внешней среды.

В некоторых случаях гетеротрофное питание органическими веществами субстрата с помощью грибов-симбионтов становится единственной формой питания: высшее растение утрачивает способность к фотосинтезу, а в связи с этим и зеленую окраску побегов. Последние становятся буроватыми, беловатыми или розовыми от антоциана; листья редуцируются и превращаются в бесцветные, иногда мясистые чешуи. Корневая система приобретает своеобразную форму: под влиянием гриба рост корней в длину ограничивается, зато они разрастаются в толщину; иногда корневая система делается коралловидной, как у орхидеи ладьяна (рис. 315, поз. 1).

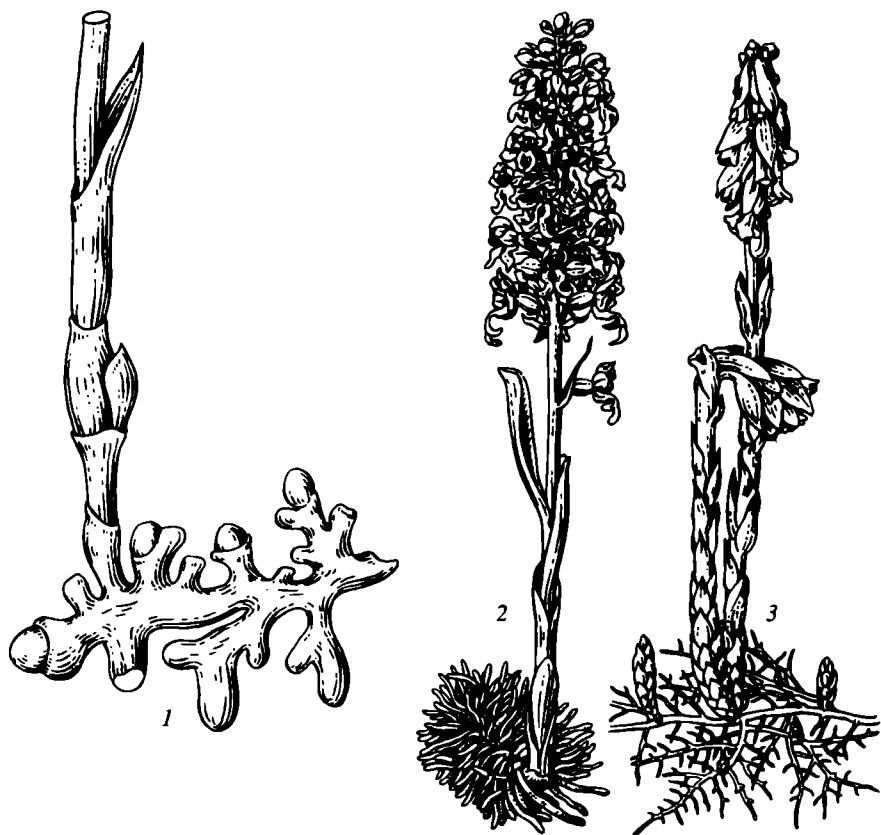


Рис. 315. Цветковые-симбиотрофы:

1 — корни орхидеи ладьяна (*Coralliorhiza*); 2 — орхидея гнездовка (*Neottia nidus-avis*); 3 — поддельник (*Monotropa hypopitys*) из семейства грушанковых

Это крайняя форма симбиотрофии, переходящая в полный паразитизм цветковых растений на грибах. Такие цветковые растения принадлежат главным образом к семействам, уже упомянутым как облигатно-микоризные: орхидные (например, гнездовка, рис. 315, поз. 2; надбородник), грушанковые (поддельник в словых лесах рис. 315, поз. 3).

Паразитизм как способ гетеротрофного питания за счет других живых организмов представлен у высших растений и другими формами. Некоторые виды цветковых паразитируют на других цветковых растениях-автотрофах и в связи с этим также сильно изменяют внешнюю форму. Они полностью утрачивают зеленую окраску; стебли и листья их крайне редуцированы, в том числе и в анатомическом строении. Корни не развиваются, а вместо них формируются своеобразные присоски-гаустории, внедряющиеся в ткани растения-хозяина и соединяющиеся с его проводящей системой

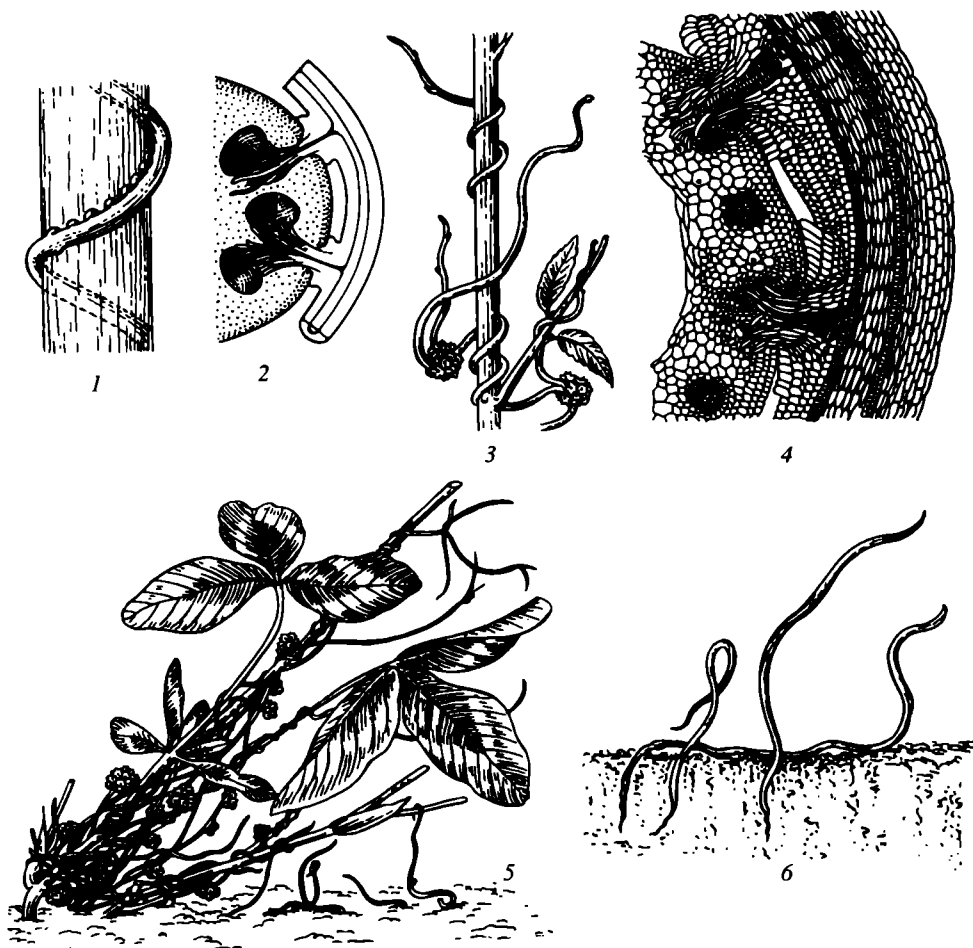


Рис. 316. Повилика (*Cuscuta*):

1 — часть стебля с присосками; 2, 4 — соответственно схема поперечного среза стебля растения-хозяина и повилки; 3, 5 — соответственно отдельный побег и общий вид растения, паразитирующего на клевере; 6 — стадии развития проростков

(рис. 316, поз. 1, 2, 4). Примерами настоящих (полных) паразитов, присасывающихся к корням хозяев, могут служить виды рода заразиха (*Orobanche*), паразитирующие, в частности, на подсолнечнике, петров крест (*Lathraea squamaria*), паразитирующий на корнях орешника. Виды повилки (*Cuscuta*) паразитируют на побегах льна, клевера, люцерны, ив, крапивы и других растений, диких и культурных, присасываясь к их стеблям. Собственные побеги повилки вьющиеся, т.е. по жизненной форме ее можно отнести к вьющимся травянистым лианам; подземных корней у нее совсем не образуется (рис. 316, поз. 5, 6).



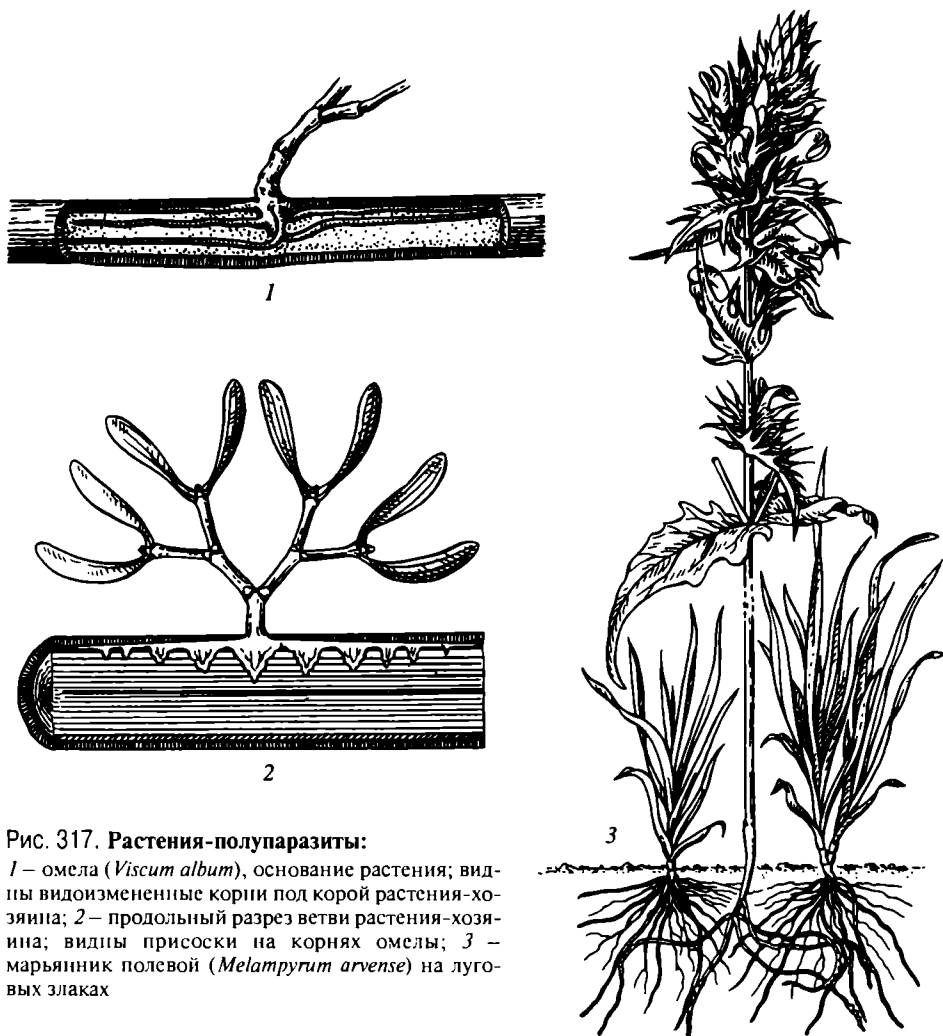


Рис. 317. Растения-полупаразиты:

1 — омела (*Viscum album*), основание растения; видны видоизмененные корни под корой растения-хозяина; 2 — продольный разрез ветви растения-хозяина; видны присоски на корнях омелы; 3 — марьянник полевой (*Melampyrum arvense*) на луговых злаках

Кроме настоящих паразитов, полностью утративших способность к фотосинтезу, имеются и разнообразные формы *полупаразитов*, сохраняющие нормальные зеленые облиственные побеги, но заменяющие почвенное питание паразитическим: у них вместо мелких сосущих корней образуются присоски, внедряющиеся в ткани корней или ветвей растения-хозяина. К полупаразитам принадлежит широко распространенный в Западной Европе кустарничек омела, поселяющаяся в кронах деревьев (рис. 317, поз. 1, 2). Среди луговых трав полупаразиты представлены видами погремка (*Rhinanthus*) и марьянника (рис. 317, поз. 3), в частности, к полупаразитам относится иван-да-марья (*Melampyrum nemorosum*).

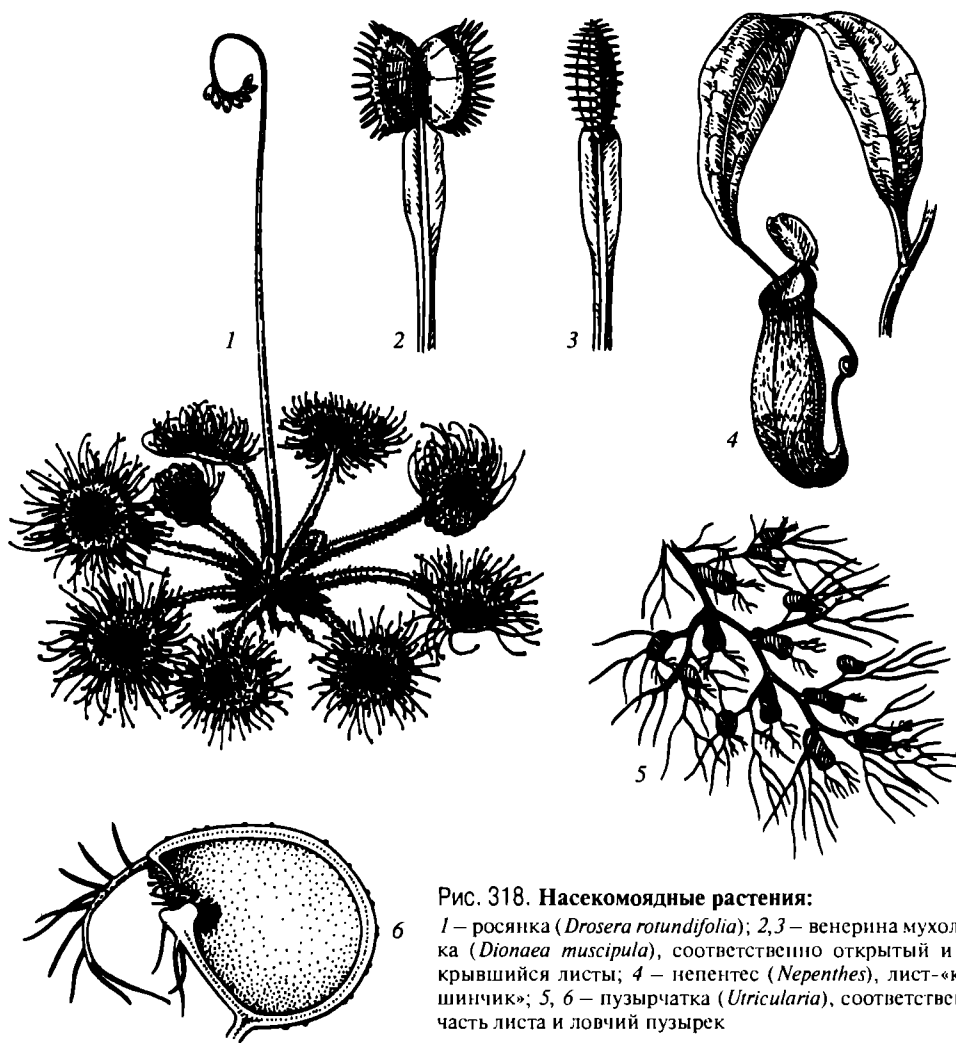


Рис. 318. Насекомоядные растения:

1 — росиянка (*Drosera rotundifolia*); 2, 3 — венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*), соответственно открытый и закрывшийся листы; 4 — непентес (*Nepenthes*), лист-«кувшинчик»; 5, 6 — пузырчатка (*Utricularia*), соответственно часть листа и ловчий пузырек

Некоторые автотрофные растения, обитающие, как правило, на болотах (в тропической и отчасти умеренной зоне), восполняют недостаток азота в субстрате дополнительным питанием за счет мелких животных, в частности насекомых, тела которых перевариваются при помощи ферментов, выделяемых специальными железами на листьях насекомоядных, или хищных, растений. Обычно способность к такому виду питания сопровождается формированием разнообразных ловчих приспособлений.

У обычной на сфагновых болотах росиянки (рис. 318, поз. 1) листья покрыты красноватыми железистыми волосками, выделяющими на кончиках капельки липкого

блестящего секрета. Мелкие насекомые прилипают к листу и своими движениями раздражают другие железистые волоски листа, которые медленно загибаются к нему и плотно окружают своими железками. Растворение и всасывание пищи происходят в течение нескольких дней, после чего волоски расправляются и лист снова может ловить добычу.

Ловчий аппарат венериной мухоловки, живущей на торфяниках востока Северной Америки, имеет сложное строение (рис. 318, поз. 2, 3). На листьях имеются чувствительные щетинки, которые вызывают резкое захлопывание двух лопастей пластинки при прикосновении насекомого.

Ловчие листья у непентесов (рис. 318, поз. 4), лазящих растений прибрежных тропических зарослей Индо-Малайской области, имеют длинный черешок, нижняя часть которого широкая, пластинчатая, зеленая (фотосинтезирующая); средняя – суженная, стеблеподобная, вьющаяся (она и обвивает опору), а верхняя превращена в пестрый кувшинчик, прикрытый сверху крышечкой – листовой пластинкой. По краю кувшинчика выделяется сахаристая жидкость, привлекающая насекомых. Попав в кувшинчик, насекомое соскальзывает по гладкой внутренней стенке на его дно, где находится переваривающая жидкость.

В стоячих водоемах у нас обычно погруженное плавающее растение пузырчатка (рис. 318, поз. 5, 6). Она не имеет корней; листья рассечены на узкие нитевидные дольки, на концах которых находятся ловчие пузырьки с клапаном, открывающимся внутрь. Мелкие насекомые или рачки не могут выбраться из пузырька и перевариваются там.

## 5.3 ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ

### 5.3.1 Классификация жизненных форм по Раункиеру

В пределах крупных экологических групп, различаемых по отношению к какому-либо одному важному фактору – воде, свету, особенностям субстрата, способу питания, мы описали своеобразные *жизненные формы* (биоморфы), характеризующиеся определенным внешним обликом, который создается совокупностью наиболее бросающихся физиономических приспособительных признаков. Таковы, например, стеблевые суккуленты, растения-подушки, ползучие растения, лианы, эпифиты и т.п. Существуют разные классификации жизненных форм растений, не совпадающие с классификацией систематиков, основанной на строении генеративных органов и отражающей «кровное родство» растений. Из приводившихся примеров можно видеть, что сходную жизненную форму принимают в сходных условиях растения совсем не родственные, принадлежащие к разным семействам и даже классам. Таким образом, та или иная *группа жизненных форм* обычно базируется на *явлении конвергенции* или *параллелизма в выработке приспособлений*.

В основу биоморфологических классификаций можно в зависимости от цели положить разные признаки. Одна из наиболее распространенных и универсальных

классификаций жизненных форм растений была предложена в 1905 г. датским ботаником К. Раункиером. Раункиер взял за основу признаки чрезвычайно важные с приспособительной точки зрения: положение и способ защиты почек возобновления у растений в течение неблагоприятного периода — холодного или сухого. По этому признаку он выделил пять крупных категорий жизненных форм (рис. 319): фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты и терофиты (греч. фанерос — открытый, явный; chame — низкий; hemi — полу-; kryptos — скрытый; teros — лето).

У *фанерофитов* почки зимуют или переносят засушливый период открыто, достаточно высоко над землей (деревья, кустарники, деревянистые лианы, эпифиты или полупаразиты типа омелы). В связи с этим они обычно защищены почечными чешуями. Впрочем, бывают фанерофиты и с открытыми почками, преимущественно во влажнотропических лесах. По высоте растений Раункиер подразделил эту группу на мега-, мезо-, микро- и нанофанерофиты (греч. mega — большой, крупный; mesos — средний; mikros — маленький; nanos — карликовый).

У *хамефитов* почки располагаются чуть выше уровня почвы — на высоте 20–30 см. К этой группе относятся кустарнички, полукустарники и полукустарнички, многие стелющиеся растения, растения-подушки. В холодном и умеренном климатах почки этих жизненных форм очень часто получают зимой дополнительную защиту — они зимуют под снегом.

*Гемикриптофиты* — обычно травянистые многолетние растения; их почки возобновления находятся на уровне почвы или погружены очень неглубоко, главным образом в подстилку, образуемую мертвым растительным опадом, — это еще один дополнительный покров для зимующих почек. Среди гемикриптофитов Раункиер выделил *протогемикриптофиты* с удлинненными надземными побегами, ежегодно отмирающими до основания, где находятся почки возобновления, и *розеточные гемикриптофиты* с укороченными побегами, которые могут зимовать на уровне почвы целиком. Перед перезимовкой, как правило, ось розеточного побега втягивается в почву вплоть до почки, остающейся на поверхности (рис. 319, поз. 3).

*Криптофиты* представлены либо геофитами (греч. гео — земля), у которых почки находятся в почве на некоторой глубине, порядка одного-нескольких сантиметров (корневищные, клубневые, луковичные растения), либо гидрофитами, у которых почки зимуют под водой.

*Терофиты* — это однолетники, у которых все вегетативные части отмирают к концу сезона и зимующих почек не остается. Растения возобновляются на следующий год из семян, перезимовывающих или переживающих сухой период на почве или в почве.

Категории жизненных форм Раункиера очень крупные, сборные. Раункиер подразделял их по разным признакам, в частности фанерофиты — по размерам растений, характеру почечных покровов (с открытыми и закрытыми почками), признаку вечнозелености или листопадности, особо выделял суккуленты и лианы; для подразделения гемикриптофитов он пользовался структурой их летних побегов и строением многолетних подземных органов.



Таблица 3. Биологические спектры растительности в разных зонах земного шара

Области и страны	Число исследованных видов, % общего числа				
	Фанерофиты	Хамефиты	Гемикриптофиты	Криптофиты	Терофиты
<i>Тропическая зона</i>					
Сейшельские острова	61	6	12	5	16
Ливийская пустыня	12	21	20	5	42
<i>Умеренная зона</i>					
Дания	7	3	50	22	18
Костромская область	7	4	51	20	18
Польша	8	4	54	15	19
<i>Арктическая зона</i>					
Шпицберген	1	22	60	15	2

Раункиер применил свою классификацию для выяснения взаимосвязи жизненных форм растений и климата, составил так называемый «биологический спектр» для флоры различных зон и районов земного шара. В табл. 3 приведены сведения о процентном соотношении жизненных форм по данным самого Раункиера и более поздним.

Из табл. 3 видно, что во влажнотропических областях наиболее высок процент фанерофитов (климат фанерофитов), а умеренную и холодную зоны северного полушария можно отнести к климату гемикриптофитов. В то же время хамефиты оказались массовой группой и в пустынях и в тундрах, что, конечно, свидетельствует об их неоднородности. Терофиты — господствующая группа жизненных форм в пустынях Древнего Средиземья. Таким образом, приспособленность разных категорий жизненных форм к климатическим условиям выступает вполне отчетливо.

Классификацией жизненных форм по Раункиеру широко пользуются геоботаники и экологи, работающие не только в сезонном, но и в бессезонном влажнотропическом климате.



Рис. 319. Жизненные формы по Раункиеру (схема):

1 — фанерофиты (1а — тополь; 1б — олеа; 2 — хамефиты (2а — брусника; 2б — черника; 2в — барвинок); 3 — гемикриптофиты (3а — одуванчик — розеточный стержнекорневой гемикриптофит; 3б — виды лютиков; 3в — кустовой злак; 3г — вербейник обыкновенный — длиннопобеговый протогемикриптофит); 4 — геофиты (4а — ветреница — корневишный; 4б — тюльпан — луковичный); 5 — терофиты (5а — мак-самосейка; 5б — семя с зародышем). Вверху: черным показаны зимующие почки возобновления (пунктиром — линия их расположения); внизу: соотношение отмирающих и перезимовывающих частей (черным — остающиеся, белым — отмирающие на зиму)

### 5.3.2 Эколого-морфологическая классификация жизненных форм

**Классификация жизненных форм Раункиера.** Они перекликается с одной из самых обычных классификаций, включающей обиходные представления о внешнем облике растений — эколого-морфологической. Последняя основывается на форме *роста и длительности жизни вегетативных органов*, а эти признаки теснейшим образом коррелируют с положением почек возобновления. Категориями эколого-морфологической классификации мы уже многократно пользовались, как само собой разумеющимися. Эти категории следующие:

**I. Древесные растения**, подразделяемые на деревья, кустарники и кустарнички.

**II. Травянистые растения**, подразделяемые на многолетние и однолетние травы.

**III. Полудревесные растения** — промежуточная группа, включающая *полукустарники* и *полукустарнички*.

Дальнейшее подразделение крупных категорий можно также вести по различным признакам в зависимости от целей, например: по направлению и характеру роста побегов (*прямостоячие, стелющиеся и ползучие* деревья, кустарники, травы; *древесные и травянистые лианы*); по способу питания (*автотрофные, симбиотрофные, полупаразитные, паразитные, насекомоядные* травы); по подземным органам (*корневищные, клубневые, луковичные, каудексовые* многолетние травы и кустарнички) и т.д.

**Древесные и травянистые растения.** Основное различие между древесными и травянистыми растениями сезонных климатов состоит в том, что первые имеют *многолетние надземные скелетные побеги* с почками возобновления (фанерофиты и хамефиты, по Раункиеру), а вторые, как правило, таковых не имеют. В бессезонных равномерно благоприятных климатах, например влажнотропическом, различия между древесными и травянистыми растениями гораздо менее отчетливы. У многолетних травянистых растений *надземные прямостоячие части побегов всегда однолетние* (точнее, *односезонные*); *скелетные многолетние побеги или части побегов* с почками возобновления у *трав всегда или подземные, или приземные*, т.е. скрыты в подстилке или плотно прижаты к почве (гемикриптофиты и геофиты, по Раункиеру). Однолетние травы вообще не имеют многолетних органов и почек возобновления (терофиты, по Раункиеру). В связи с недолговечностью воздушные побеги трав обычно не образуют вторичных покровных тканей; работа камбия в травянистых стеблях хотя и может быть весьма интенсивной, но заканчивается рано, к концу первого сезона.

Иногда говорят о деревянистой и травянистой консистенции побегов, практически распознаваемой на ощупь (по степени жесткости стебля), имея в виду количественные отношения одревесневших (лигнифицированных) и неодревесневших тканей. Однако этот признак не годится как единственный критерий для четкого разграничения жизненных форм древесных и травянистых растений. У многих трав однолетние надземные части побегов к концу жизни, особенно в период цветения и плодоношения, становятся вполне деревянистыми: в них образуется очень много вторичной ксилемы и, кроме того, нередко одревесневают сердцевинная и древесинная паренхимы. Вспомните, насколько жестки и ломки старые отцветшие стебли

иван-чая, василька лугового, золотой розги и многих других растений; даже соломина злаков с возрастом становится грубодеревянистой. И у однолетников, например у подсолнечника, анатомическое строение нижней части старого стебля, по существу, не отличается от строения ветви дерева. В то же время анатомическая структура стволов некоторых деревьев отличается преобладанием мягких паренхимных тканей; таковы тропические деревья типа баобаба (*Adansonia digitata*) в Африке, бальзового дерева (*Ochroma lagopus*) в Южной Америке и т.п. Как известно, из бальзовых бревен был построен плот «Кон-Тики», на котором Тур Хейердал совершил плавание по Тихому океану от Перу до островов Туамоту; необыкновенно малая плотность этой древесины связана с очень небольшим одревеснением.

Иногда признаком древесности считают наличие в стебле сплошного кольца проводящих тканей, в отличие от пучкового строения трав. Однако очень многие травы имеют кольцо проводящих тканей (например, вероники, подмаренники и др.); этот признак скорее систематический, чем биоморфологический. В то же время наиболее ярко выраженное пучковое строение стебля наблюдается у древесных лиан.

Единственный более или менее надежный критерий — длительность жизни надземного побега: если побеги односезонные, растение можно назвать травянистым.

**Полудревесные растения.** Они характеризуются тем, что их надземные побеги частично деревянистые, частично травянистые, т.е. верхняя, иногда значительная по размерам часть побега ежегодно отмирает, а нижняя часть с почками возобновления, находящимися на некоторой высоте (5–15–20 см и более) над землей, остается в качестве многолетней (хамефиты, по Раункиеру, рис. 320). К *полукустарникам* и *полукустарничкам* (различаемым главным образом по величине остающейся многолетней части и общим размерам) относятся, например, многочисленные виды полыней (*Artemisia*), господствующие в растительном покрове сухих степей, полупустынь, отчасти пустынь Казахстана и Средней Азии, терескен (*Eurotia ceratoides*) — типичное подушковидное растение высокогорий Памира, многие губоцветные (тимьян, или богородская трава, лаванда, некоторые виды шалфея и др.), составляющие основу растительности склонов гор в Средиземноморье (например, на Балканах). Для полукустарников и полукустарничков в крайних условиях существования характерна подушковидность.

Различия в длительности жизни и характере отмирания скелетных осей в системе побегов у деревьев, кустарников, кустарничков, полукустарников и длиннопобеговых многолетних трав показаны на рис. 321.

**Классификация древесных растений.** Типичное дерево характеризуется тем, что у него в течение всей жизни имеется единственный *ствол* — биологически главная, «лидерная» ось, растущая и в длину и толщину интенсивнее других осей — сучьев и ветвей, составляющих *крону*. Ствол может быть *моноподием*, но чаще это *симподий* (рис. 322). Ветвление, если оно выражено, у дерева обычно *акротонное* (см. подразд. 3.3.4). Ствол у дерева живет столько же лет, сколько и все дерево, т.е. от нескольких десятков до нескольких сотен, а изредка и тысяч лет (наиболее долго живущее дерево — секвойя, или мамонтово дерево, хвойное из Калифорнии). Спящие почки у ос-



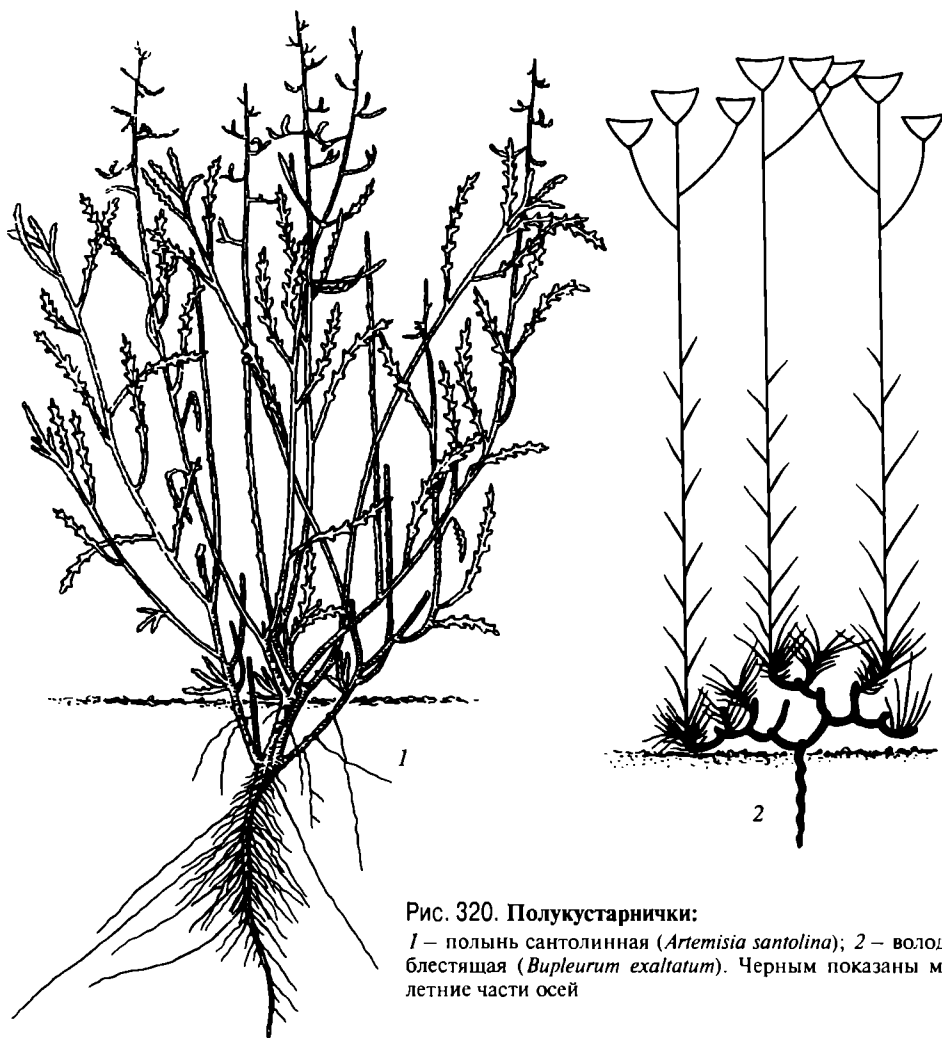


Рис. 320. Полукустарнички:

1 — полынь сантолиная (*Artemisia santolina*); 2 — володушка блестящая (*Vupleurum exaltatum*). Черным показаны многолетние части осей

нования ствола, если они есть, дают сестринские стволы только в случае срубания или повреждения главного ствола (*пневая поросль*).

Основная форма дерева — *прямостоячая*. Однако бывают деревья с активно полегающим, стелющимся стволом и кроной, где только молодые концы ветвей приподнимаются вертикально. Это так называемые *стланы*, например сибирский кедровый стланник (*Pinus pumila*), европейская горная сосна (*P. montana*) и т.д. Как правило, форму стланца деревья принимают в крайних для них условиях — на северных и южных границах ареала, на верхней границе леса в горах. Интересно, что длительность

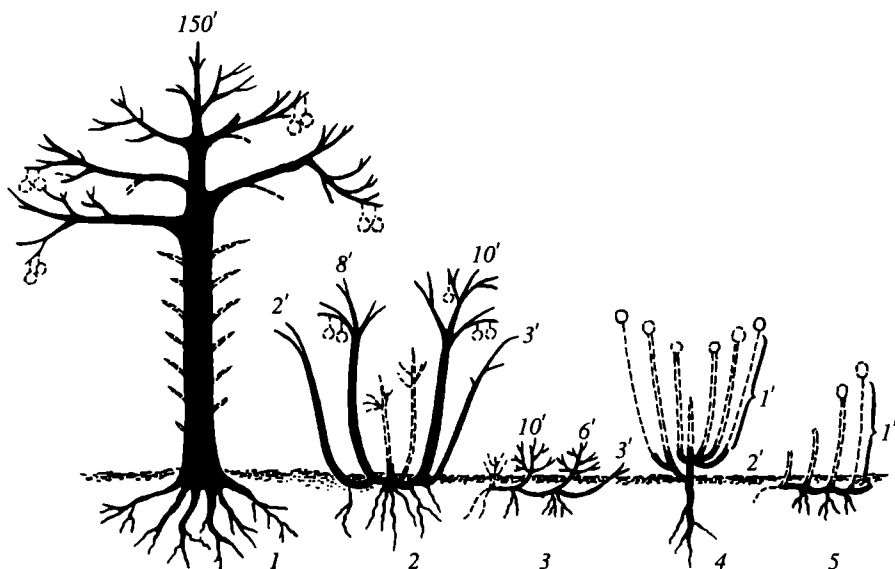


Рис. 321. Древесные и травянистые жизненные формы, соотношение многолетних и отмирающих частей (схема):

1 — дерево; 2 — кустарник; 3 — кустарничек; 4 — полукустарник; 5 — длиннопобеговая трава. Многолетние части показаны черным; отмершие ранее — двойным пунктиром; отмирающие в текущем году — пунктиром; цифрами с индексами обозначен примерный возраст отдельных скелетных осей и их систем

жизни у стланцев, по-видимому, гораздо больше, чем у прямостоячих деревьев (горная сосна — до 1000 лет), что можно связать с придаточным окоренением ствола.

Если единственный многолетний ствол лазающий или обвивает опору, то это *древовидная лиана* (или *лиановидное дерево*). Таковы многие виды большого рода виноград (*Vitis*). Древесные лианы встречаются только в тропических, редко в субтропических влажных лесах.

Прямостоячие деревья сильно различаются по форме кроны, ствола, иногда, особенно в тропиках, по форме и поведению надземных придаточных корней (рис. 323, поз. 1). Так, крона может состоять только из крупных листьев, а ствол не ветвиться или ветвиться слабо (древовидные папоротники,

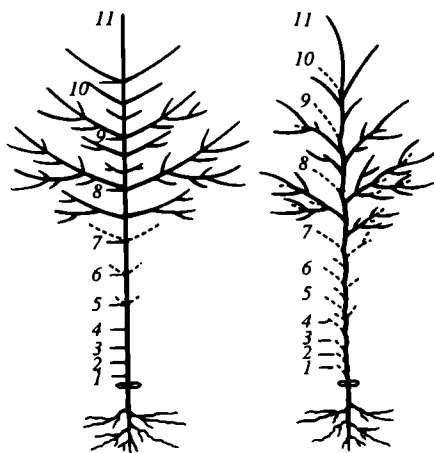


Рис. 322. Формирование дерева:

1 — моноподиальный ствол; 2 — симподиальный ствол. Цифрами обозначены годовые приросты, пунктиром — отмершие части

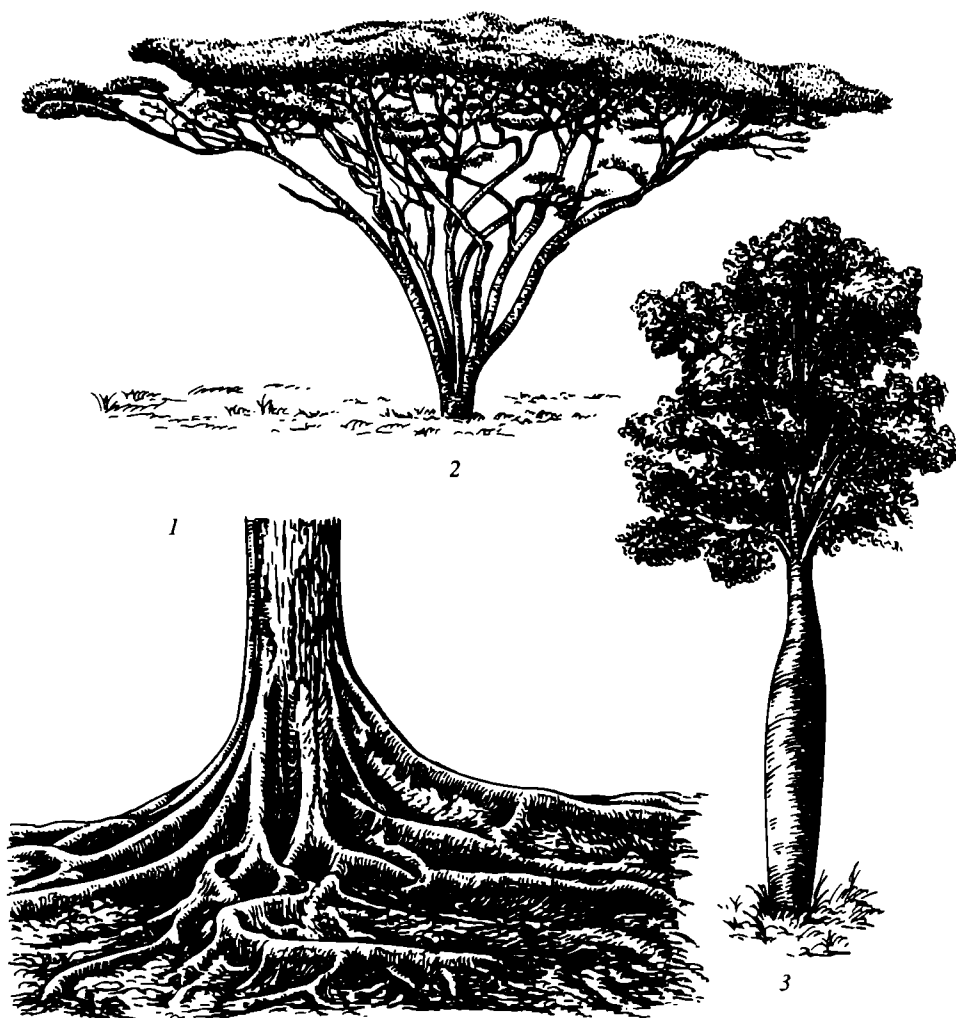


Рис. 323. Своеобразные формы прямостоячих деревьев:

1 — основание дерева с досковидными корнями; 2 — дерево с зонтиковидной кроной (*Acacia*); 3 — бутылочное дерево (*Brachychiton*)

пальмы, некоторые тропические сложноцветные и др., см. рис. 177). В зависимости от направления роста и обилия ветвей кроны могут быть округлыми, пирамидальными, уплощенными в разной степени (см. подразд. 3.3.4, рис. 180, 187). В частности, для саванн и саванновых лесов Африки и Австралии особенно характерна жизненная форма невысоких зонтиковидных деревьев (рис. 323, поз. 2), главным образом из большого рода *Acacia* (семейство мимозовых). Зонтиковидная крона образуется в условиях яркого освещения и периодического недостатка влаги благодаря ограничен-

ному росту каждого отдельного побега и очень интенсивному ветвлению (подобно тому как это бывает при образовании подушек). В сходных условиях саванновых лесов тропических областей с длительным засушливым периодом (в Бразилии, Австралии) встречается жизненная форма так называемых *бутылочных деревьев* со вздутым водозапасающим стволом, богатым паренхимными тканями (рис. 323, поз. 3). Крайнее выражение суккулентности деревьев — древовидные одноствольные кактусы (например, представители рода *Cereus* в Мексике).

Очень характерны для тропических деревьев корни-подпорки, ходульные и досковидные корни (см. подразд. 3.2.3). В первые годы жизни деревья могут быть эпифитными, и лишь потом их придаточные корни достигают почвы, либо оплетая со всех сторон ствол дерева-хозяина, либо образуя целую рощу из стволов корневого происхождения, держащих одну обширную крону. Это свойственно представителям огромного тропического рода *Ficus* (в частности, баньян — *Ficus religiosa* в Индии, см. рис. 109). Оплетенное корнями фикуса, дерево-хозяин обычно рано или поздно погибает под тяжестью и в тисках разрастающегося эпифита, поэтому такие фикусы именуют «удушителями» (рис. 324).

Таким образом, дерево выступает как крупная категория жизненных форм, весьма разнообразная по структуре и происхождению. Приспособительное значение древовидной формы роста выявляется при статистическом анализе флоры различных областей земного шара. Наиболее богаты деревьями влажнотропические регионы (например, во флоре Амазонии 88% деревьев и только 12% трав, тогда как в умеренной лесной зоне Евразии соотношение обратное). В теплых и засушливых областях, как и в холодных и влажных, деревья низкорослы и дают формы, переходные к кустарникам (например, извилистая береза в лесотундре, фисташка в полусаваннах Таджикистана). Прямостоячие деревья отсутствуют в степях, полупустынях, многих ти-

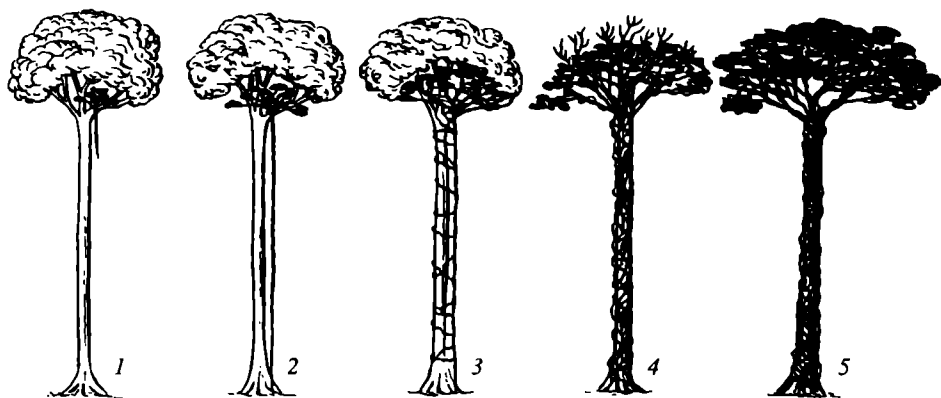


Рис. 324. Фикусы-«удушители»;

1–5 — развитие растения. Сначала фикус растет, как эпифит (1), его корень достигает почвы (2), а далее образуется сетчатый «ствол» из придаточных корней (3–5)

пах пустынь, высокогорьях, тундрах, т.е. в крайних условиях существования, не обеспечивающих возможностей интенсивного роста в высоту и сохранения крупных прямостоячих надземных многолетних частей. На границах лесных поясов деревья нередко принимают форму стланцев. Отсюда можно заключить, что прямостоячее дерево — жизненная форма, выражающая реакцию на наиболее благоприятные условия роста, климатические, почвенные и световые. Деревья достигают наибольших для высших растений размеров (в тропических лесах — в среднем 50–80 м, нередко до 100 м; максимальная высота деревьев — у эвкалиптов и секвой — около 150 м).

*Кустарники* отличаются от деревьев тем, что в течение жизни особи формируется не один-единственный ствол, а несколько или много, существующих бок о бок и постепенно сменяющих друг друга. Первый ствол, с небольшой кроной (похожий на деревце) скоро дает из спящих почек у основания (приземно или подземно) ряд дочерних стволиков, нередко обгоняющих первоначальный и усиливающихся из поколения в поколение (рис. 325). Процесс формирования куста описан также в подразд. 3.3.4.3 и 3.3.4.4.

Отнесение кустарников к фанерофитам по Раункиеру требует, вероятно, специальной оговорки. Почки возобновления в *кроне* у них действительно воздушные, фанерофитные, но почки, регулярно дающие новые стволики, приземные или подземные, как у гемикриптофитов и геофитов. К кустарникам больше подходят составные термины: фанерогемикриптофиты или фанерогеофиты.

Общая длительность жизни кустарника может быть очень большой, несколько сотен лет, однако каждая скелетная ось (ствол) со своей кроной живет ограниченное время, в среднем 20–40 лет (но у малины — всего 2 года, у некоторых видов спиреи — 5–6 лет, а у сирени, желтой акации караганы — до 60 лет). Среди кустарников, как и среди деревьев, различают прямостоячие и стелющиеся формы (например, карликовая березка в тундре), лиановидные (например, дальневосточные виды винограда), суккулентные (сильно ветвящиеся у основания крупные кактусы).

Кустарники встречаются почти во всех областях Земли и в разнообразных типах растительности, но в лесах в виде второго яруса — подлеска, т.е. в затенении, которое может быть одним из факторов угнетения роста отдельных осей. Чисто кустарниковые заросли образуются за пределами широтной и высотной границы леса, при некотором недостатке тепла или влаги (кустарниковая тундра, заросли степной вишни и терна в лесостепи и северной степи, пояс рододендронов в горах Кавказа и т.п.). В крайних условиях существования кустарники, как и деревья, принимают форму стелющихся, или шпалерных, прижимающихся к почве, что дает им преимущества в тепловом и водном режимах.

*Кустарнички* — миниатюрные кустарники высотой не более 50 см, в среднем 10–30 см. Нередко они обладают длинными подземными корневищами (например, черника, брусника). Длительность жизни отдельных скелетных осей и отдельных кустиков, соединенных корневищами, т.е. парциальных (лат. *pars*, *partis* — часть; парциальный — частичный, отдельный) кустов (рис. 326) меньше, чем у настоящих кустарников, в среднем порядка 5–10 лет, хотя общая продолжительность жизни особи

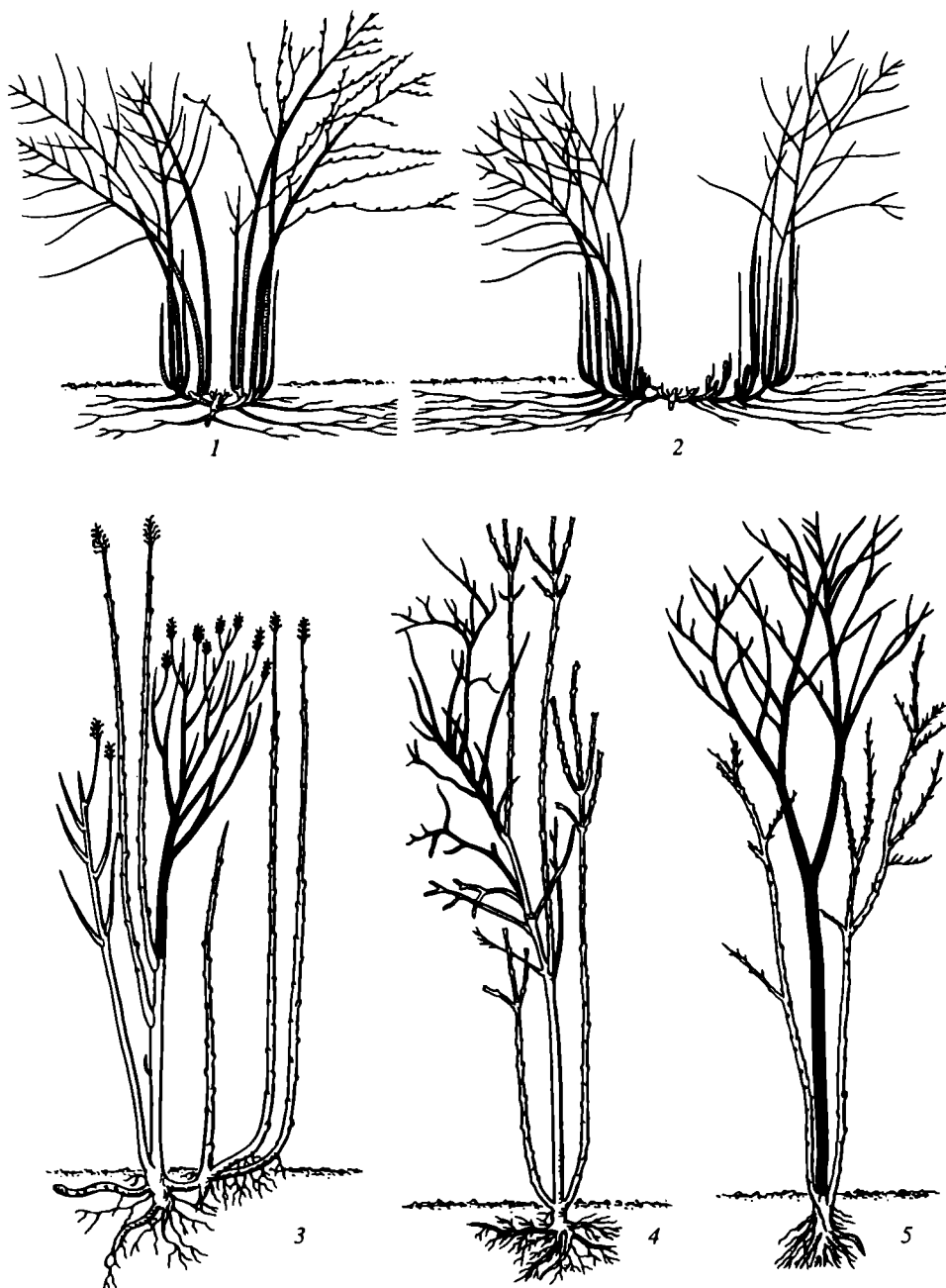


Рис. 325. Схема структуры кустарников:

1, 2 – орешник (более молодой компактный куст и более старый «лысый» куст); 3 – спирея; 4 – сирень; 5 – карагана (желтая акация). На поз. 3–5 черным показаны старые, засыхающие части, которые надо удалять при обрезке

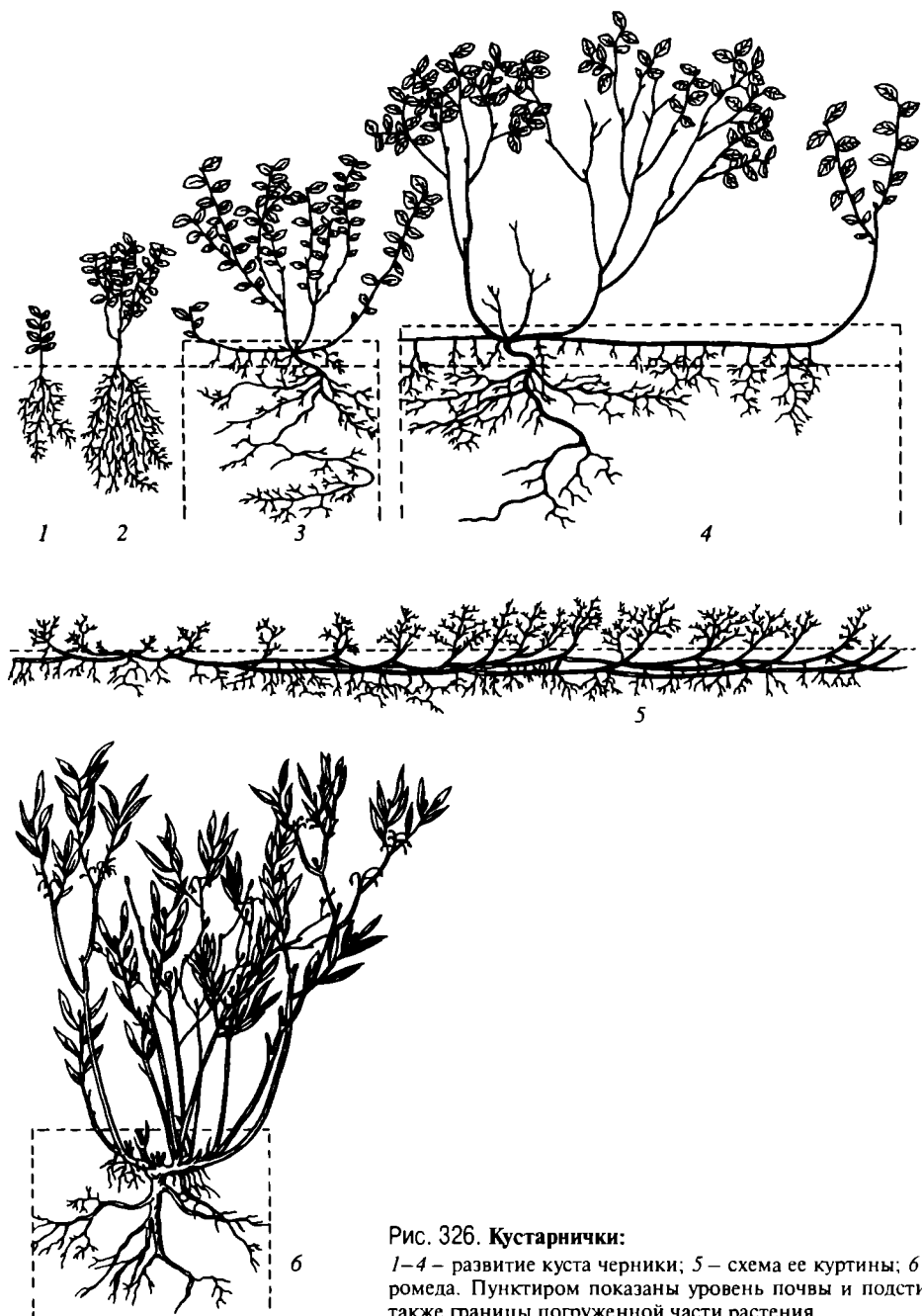


Рис. 326. Кустарнички:

1–4 – развитие куста черники; 5 – схема ее куртины; 6 – андромеда. Пунктиром показаны уровень почвы и подстилки, а также границы погруженной части растения

может достигать, как у кустарников и деревьев, нескольких сотен лет. Кустарнички – еще более угнетенная форма роста древесных растений; многие из них – типичные олиготрофы (чем и объясняется их слабый рост). В лесах они образуют низкий кустарничковый ярус, иногда вместе с травами (ельники-черничники, сосняки-брусничники, сосняки с вереском и т.п.). Самостоятельные сообщества они образуют вне лесной зоны – в тундрах, высокогорьях, нередко принимая стелющуюся (*стланички*) или подушковидную форму, а также на очень бедных выщелоченных субстратах (вересковые пустоши в Западной Европе) и на олиготрофных сфагновых болотах. К типичным кустарничкам относятся господствующие растения наших торфяных болот; клюква, багульник, мирт болотный, подбел, голубика, черника. Все они принадлежат к семейству вересковых, в котором кустарничковые жизненные формы преобладают. Экологически эти кустарнички – ксероморфные олиготрофы, облигатные микоризообразователи.

Хотя кустарнички по Раункиеру относят к хамефитам, многие из них активно возобновляются приземными и подземными почками (особенно корневишные кустарнички), поэтому правильнее считать их хамегемикриптофитами или хамегеофитами.

**Классификация травянистых растений.** Как уже говорилось, *многолетние травы* подразделяют по характеру их многолетних подземных органов, которые подробно описаны в подразд. 3.2.3. Поэтому мы не будем останавливаться на деталях, а лишь приведем перечень основных групп жизненных форм наземных многолетних трав, укладываемых в категории раункиеровских гемикриптофитов и геофитов (изредка травы приходится относить к хамефитам).

I. **Стержнекорневые (каудексовые)** во взрослом состоянии имеют хорошо развитый, часто запасающий главный корень, проникающий на большую или меньшую глубину в почву. Степень ветвления каудекса позволяет выделить *одноглавые* и *многоглавые* стержнекорневые растения. Примеры: свербига (*Bunias orientalis*), дудник (*Angelica sylvestris*), клевер горный (*Trifolium montanum*, см. рис. 216, поз. 2).

II. **Кистекокорневые** во взрослом состоянии не имеют главного корня; придаточные корни толстые, иногда запасающие, иногда втягивающие, в большом количестве сучены в виде кисти на крайне укороченной подземной стеблевой оси. Последнюю можно считать очень коротким корневищем, подобным донцу луковицы; узлы сближены здесь вплотную, а междоузлия отсутствуют. Длительность жизни каждого годичного прироста этой оси относительно невелика – 2–3 (4) года, поэтому длина живой части оси обычно небольшая, в пределах одного – нескольких сантиметров. Примеры: подорожники, сивец луговой (*Succisa praemorsa*), лютики едкий, многоцветковый, кашубский, купальница (*Trollius*) и др.

III. **Короткокорневишные**, как и II группа, во взрослом состоянии живут лишь на придаточных корнях, однако подземная многолетняя стеблевая ось (корневище) хорошо выражена и достаточно долговечна. Возраст живой части корневища может достигать 20 лет и более, например у купены (см. рис. 193). Междоузлия короткие, но часто все же заметные. Длина междоузлий обычно не превышает их диаметра. Корневища часто эпигеогенные (см. подразд. 3.3.4.8). Примеры: ирисы, гравилаты, купена, манжетки.



IV. *Длиннокорневищные* имеют корневище с длинными междоузлиями, чаще гипогенного происхождения (см. подразд. 3.3.4.8); длительность жизни отдельных приростов корневища у разных растений различна (от 1,5–2 лет у пырея ползучего и других длиннокорневищных луговых злаков до 10 лет и более у майника, грушанок). Корневая система исключительно придаточная, быстро сменяющаяся.

V. *Дерновинные* представляют сильно кустящиеся короткокорневищные многолетники с мощной придаточной корневой системой (мочковатой); многолетняя побеговая часть растения представляет разветвленную систему пеньков от отмерших надземных побегов (см. рис. 329). К ним относятся преимущественно злаки и осоки, которые делят на *рыхло-* и *плотнoderновинные* (или *рыхло-* и *плотнокустовые*). Рыхлокустовые злаки – тимopheевка, овсяница луговая, мятлик дубравный; плотнокустовые – щучка, белоус, ковыли.

VI. *Клубнеобразующие* представляют сборную группу, включающую и растения с одним многолетним клубнем гипокотильно-стеблевого происхождения, на котором сменяются надземные побеги (цикламен), и растения со сменяющимися из года в год клубнями смешанного или корневого происхождения (хохлатки, борцы, ятрышники), и столонно-клубневые, где клубни появляются на концах тонких подземных столонов (картофель).

VII. *Луковичные* представляют многолетние органы – разные типы лукович со сменяющейся придаточной корневой системой.

Некоторые клубневые, столонно-клубневые и луковичные растения ведут себя как *вегетативные малолетники* или даже *вегетативные однолетники*, если орган возобновления существует всего один-два года и быстро разрушается, сменяемый последующим. Картофель – типичный пример многолетнего растения, ведущего себя как вегетативный однолетник.

VIII. *Наземно-ползучие и наземно-столонные* представляют травы с относительно долго живущими (2–4 года) плагиотропными ползучими побегами (типа будры, лугового чая) или с быстро отмирающими столонами-усами (земляника, костяника).

Конечно, далеко не всякое конкретное растение укладывается строго в ту или иную группу. Часто образуются смешанные и переходные формы – корневищно-кустовые, корневищно-стержнекорневые и т.д. В этой классификации не отражено также разнообразие надземных побегов.

Важно отметить, что группы I, II, V, VII, отчасти III и VI относят к *вегетативно неподвижным* или *вегетативно малоподвижным* растениям, а группы IV, VIII, отчасти VI – к вегетативно подвижным, имея в виду способность к активному захвату новой площади, передвижению с места на место и вегетативному размножению (подробнее см. подразд. 5.3.3). В подразд. 3.3.4.8 мы показали, что постепенное нарастание корневищ с одного конца и отмирание с другого ведут к постепенному перемещению особи; расстояние, на которое она перемещается, зависит от длины «коммуникационных органов» – корневищ и столонов.

Как мы видели, длительность существования каждого прироста корневищ, столонов, клубней, лукович колеблется в широких пределах – от одного сезона до

нескольких десятков лет. Общая длительность жизни особи многолетнего травянистого растения обычно превышает эти сроки, особенно у вегетативно подвижных форм. Общая продолжительность жизни многолетних трав у некоторых стержнекорневых и плотнoderновинных доходит до 200 лет и более (например, ковыль галечный на Памире), а для длиннокорневишных вообще не поддается определению.

Разные типы подземных органов упомянутых травянистых жизненных форм приспособлены к разным типам местообитаний. Для лесных сообществ особенно характерны длинно- и короткокорневишные, ползучие и столонообразующие травы, а для степных – плотнoderновинные и стержнекорневые.

*Однолетние травы* не имеют органов вегетативного возобновления и отмирают после цветения и плодоношения целиком, вместе с корневой системой, оставляя только семена (терофиты, по Раункиеру). Среди однолетников можно различать группы по продолжительности жизни, от *эфмеров*, проходящих весь жизненный цикл за считанные недели (как многие крестоцветные в пустынях), до *переннирующих* форм, способных перезимовывать в вегетативном или уже цветущем состоянии и продолжать развитие в следующем сезоне после первого же потепления (фиалка полевая, пастушья сумка и др.). Многие однолетники возникли в средиземноморском климате, с его мягкой влажной осенью, теплой зимой и резко засушливым летом. Они прорастают осенью, вегетируют всю зиму, а цветут и плодоносят весной и к наступлению засухи отмирают. Попав в умеренную зону с влажным летом и холодной зимой, такие однолетники становятся *озимыми*, т.е. живут два неполных сезона. Воздействие низких зимних температур необходимо для их развития. Озимые хлебные злаки – рожь, пшеница – и ряд озимых полевых сорняков средиземноморского происхождения.

### 5.3.3 Фитоценотическая классификация жизненных форм

Жизненные формы растений изучают не только с точки зрения особенностей морфологии и экологии растений, но и с позиций учета форм их существования друг с другом в одном фитоценозе. Разработано несколько классификаций, основанных на признаках растений, важных для их взаимодействий в фитоценозе. Одна из первых принадлежит Г.Н. Высоцкому (1915), который среди степных растений выделил стержнекорневые, плотнoderновинные с мочковатой корневой системой, корневишные и луковичные растения. Первые две группы он назвал «сиднями», подчеркивая, что их особи практически не перемещаются по площади фитоценоза.

В современной фитоценологии широко используется система жизненных форм, отражающая структуру фитогенных полей растений. Понятие «фитогенное поле» ввел А.А. Уранов (1965), который понимал под этим термином пространство, параметры которого преобразованы жизнедеятельностью растений. Степень изменения этих параметров (освещенности, силы ветра, состава опада и др.) характеризует напряженность фитогенного поля, которая достигает максимальной величины в местах, где сосредоточены надземные органы растения. С учетом характера размещения

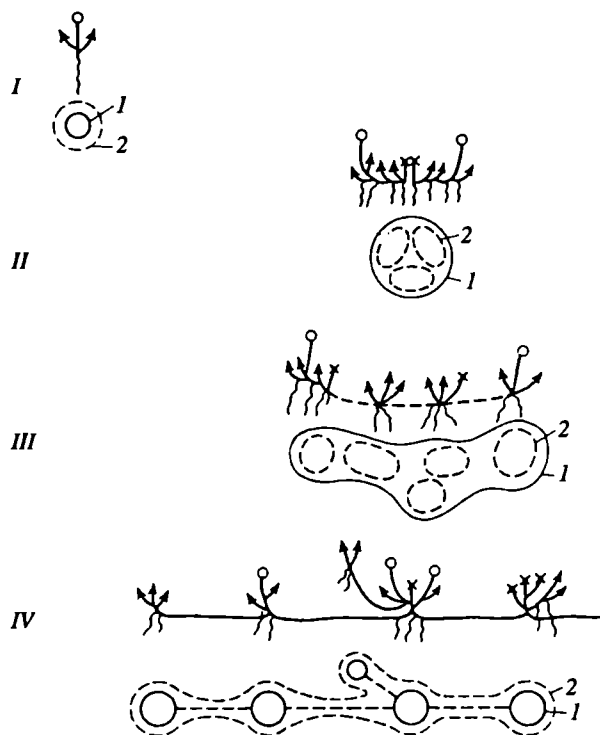


Рис. 327. Фитоценотическая классификация жизненных форм растений:

*I* – моноцентрическая (стержнекорневое растение); *II* – неявнополицентрическая (дерновинное растение); *III* – неявнополицентрическая (короткокорневищное растение); *IV* – явнополицентрическая (длиннокорневищное растение)

этих органов в растительном сообществе выделены моно-, поли- и ацентрические жизненные формы (биоморфы). *Моноцентрические биоморфы* имеют лишь один центр воздействия на среду, т.е. вегетативно неподвижны. Это деревья, стержнекорневые и плотнодерновинные травянистые многолетники, однолетние травы (рис. 327). *Полицентрические биоморфы* вегетативно подвижны и обладают несколькими центрами активного воздействия на растительное сообщество. Это кустарнички, многие кустарники, корнеотпрысковые, длиннокорневищные, столонообразующие растения. Их надземные модули (кустики, отпрыски, побеги и т.п.), связанные коммуникационными органами (корневищами, корнями, столонами), располагаются относительно далеко друг от друга и создают соответственно много центров высокого напряжения фитогенного поля. Надземные органы *ацентрических биоморф* представлены многочисленными летнезелеными листьями и эфемерными генеративными побегами, а подземные органы – густой сетью переплетающихся корневищ (например, у клевера ползучего, папоротника-орляка). Эти биоморфы не имеют выраженных центров длительного воздействия на среду, и их фитогенные поля характеризуются относительно равномерной напряженностью по всей площади, занятой растением.

Классификационные системы жизненных форм и экологических групп растений отражают принципы множественности и дополнительности (комплементарности) классификаций, принятые в современной экологии. Необходимо различать экологические группы и жизненные формы растений. Первые отражают приспособленность растений к какому-то одному фактору среды, а вторые — приспособленность ко всему исторически сложившемуся комплексу факторов.

## 5.4 ОПТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ (ВОЗРАСТНЫЕ) И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТЕНИЙ

**Монокарпические и поликарпические растения.** Однолетники цветут и плодоносят один раз в жизни, после чего полностью отмирают. Они ведут себя, таким образом, как *монокарпики* (греч. monos — один; karpos — плод) — однажды плодоносящие растения. Выше перечисленные группы многолетних трав, равно как и все древесные и полудревесные растения, в подавляющем большинстве *поликарпики* (греч. poly — много), плодоносящие многократно в течение жизни.

Но не все многолетние растения способны к повторному цветению и плодоношению. Среди многолетних трав и даже среди древесных растений тоже есть монокарпики, отмирающие целиком после первого плодоношения. В отличие от однолетников вегетативная фаза их жизни длится несколько, иногда много (50–60) лет. Типичными примерами могут служить некоторые виды пальм (*Corypha*), агавы, иногда именуемые столетниками (другое растение, называемое в быту столетником, — алоэ (*Aloe*) — принадлежит к поликарпикам), некоторые виды бамбуков. К многолетним травянистым монокарпикам относятся многие сложноцветные (например, некоторые виды бодяков и чертополохов) и зонтичные (дягиль, дудник, тмин, порезник). Эти растения в виде розетки живут 5–10–12 лет, после чего зацветают и отмирают. В культуре эти же растения (например, тмин) ведут себя обычно как двулетники: в первый год проходят вегетативную розеточную фазу, а на второй год цветут. Двулетники, в том числе культурные, — капуста, морковь, свекла — тоже монокарпики.

**Онтогенез и возрастные группы многолетних поликарпических растений.** Как и все организмы, в ходе индивидуального развития — онтогенеза — растения испытывают возрастные физиологические изменения от эмбрионального состояния до половозрелого, а затем до глубокой старости. Морфологически эти возрастные изменения выражаются в последовательной смене структуры корневых и побеговых систем, в соотношении вегетативных и генеративных органов, в способности к вегетативному размножению на определенных этапах онтогенеза, наконец, просто в размерах тела. Однако определить абсолютный возраст растений нелегко, так как для них характерна постоянная смена органов. Более старые части отмирают и разрушаются, так что иногда вся прошлая «история» особи оказывается «стертой». Собственный (условный или относительный) возраст многолетнего травянистого растения, подсчитанный по годичным приростам корневища в длину или по годичным кольцам древесины на поперечном срезе, обычно не отражает истинного его возраста, а соответствует

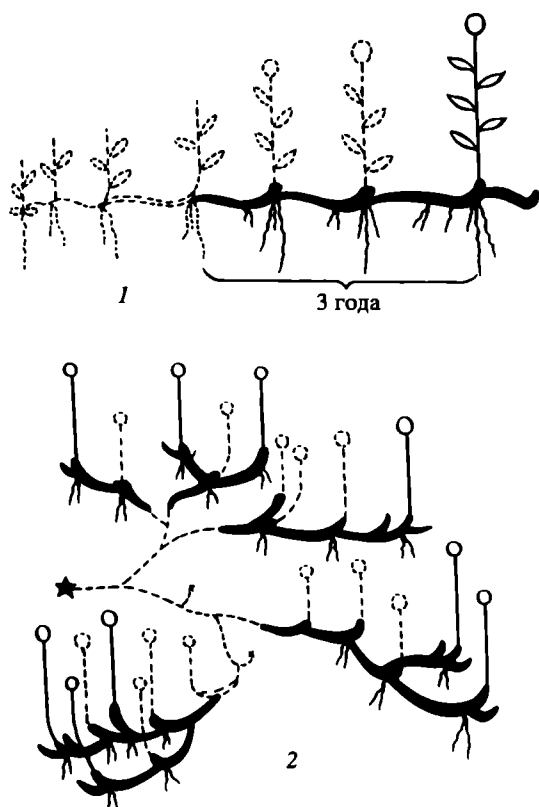


Рис. 328. Относительный возраст корневищ 1 и образование клона 2 (схемы). Пунктиром помечены отмершие части

лишь возрасту наиболее молодой, живой части (рис. 328, поз. 1). Кроме того, особь, возникшая половым путем (из семени), может рано или поздно потерять целостность и распасться на несколько дочерних жизнеспособных особей, т.е. образовать клон (рис. 328, поз. 2). Каждая новая особь — часть клона (партикула) — несет на себе в той или иной степени печать возраста материнской семенной особи, но может оказаться и значительно омоложенной (особи из спящих почек корневищ, корневые отпрыски). Таким образом, дочерние особи проходят собственный жизненный цикл, начинающийся уже не с момента прорастания семени, а с момента отделения от материнского растения. У травянистых растений, быстро сменяющих побеги, каждый побег проходит жизненный цикл от разворачивания почки до цветения, плодоношения и отмирания надземной части («малый цикл»). Поэтому возникает необходимость выделения понятия «большой жизненный цикл», под кото-

рым подразумевается весь онтогенез растения, от возникновения зародыша в семени до естественной смерти особи и всех ее вегетативных потомков, т.е. частей клона, если имеет место вегетативное размножение. Большой жизненный цикл складывается из совокупности малых циклов разного масштаба (отдельных побегов, парциальных кустов и т.д.). У вегетативно неподвижных и вегетативно малоподвижных растений границы особи и клона более компактны, у вегетативно подвижных весьма расплывчаты и на поздних этапах большого жизненного цикла часто неопределимы.

Большой жизненный цикл принято подразделять на следующие возрастные периоды (по классификации Т. А. Работнова, с некоторыми изменениями, рис. 329):

**I. Латентный** (лат. *latens* — скрытый, невидимый) — покоящиеся семена;

**II. Прегенеративный** (лат. *prae* — до, перед), или **виргинильный** (лат. *virginitas* — девственность), — от прорастания до первого цветения;

**III. Генеративный** — от первого до последнего цветения;

**IV. Сенильный** (лат. *senilis* — старческий), или **старческий** (постгенеративный), — с момента потери способности к цветению до отмирания.

В пределах этих периодов можно различать более дробные этапы. Обычно все особи того или иного вида, произрастающие на определенном участке в определенном сообществе, можно разделить на группы по их *возрастному, т.е. онтогенетическому состоянию*, которое отражает и абсолютный возраст (календарный), но далеко не всегда может быть точно привязано к нему.

Одни особи могут переходить к первому цветению, допустим, на 5-м году жизни, другие на 10-м; одни становятся сенильными на 15-й год, другие — на 125-й; тем не менее морфологические границы возрастных состояний у них однотипны.

В группе виргинильных растений, как правило, выделяют: *проростки*, недавно появившиеся из семян и сохраняющие зародышевые органы — семядоли и остатки эндосперма; ювенильные растения, несущие еще семядольные листья и следующие за ними ювенильные листья — более мелкие и иногда по форме еще не вполне похожие на листья взрослых особей (см. рис. 81); иматурные (лат. *immaturus* — незрелый) особи — уже потерявшие ювенильные черты, но еще не вполне оформившиеся, полувзрослые (см. рис. 329). В группе генеративных растений по обилию цветущих побегов, их размерам, соотношению живых и мертвых частей корней и корневищ различают молодые (раннегенеративные), средневозрастные (зрелые) и старые (позднегенеративные) особи.

У деревьев и стержнекорневых кустарников, кустарничков, полукустарников и трав в течение всех возрастных периодов сохраняется основная ось растения — ствол, ксилоподий, или каудекс, который, нарастая в толщину, разрушается от центра к периферии. У корневишных и ползучих кустарников, кустарничков и трав сменяются скелетные оси, а образуемые их основаниями корневища или ксилоризомы, нарастая с дистального конца, разрушаются с проксимального (см. рис. 328).

Морфологические признаки разных возрастных групп для разных жизненных форм неодинаковы, хотя физиологические границы основных возрастных периодов универсальны: прораствание — первое цветение — последнее цветение — отмирание. Некоторые примеры облика растений разных возрастных групп приведены на рис. 329. Интересно, что сенильные травянистые растения по внешнему виду побегов часто бывают похожи на ювенильные и только анализ подземных органов выявляет их глубокое различие (см. рис. 194).

В каждом возрастном состоянии растение обладает теми или иными специфическими приспособительными чертами, которые не остаются постоянными. Ювенильные растения часто бывают гораздо более тенелюбивыми и гигроморфными, чем взрослые, что и понятно, если учесть условия их жизни в приземном ярусе под покровом взрослых растений. Классификации жизненных форм обычно основываются на признаках вполне развитых взрослых генеративных особей.

**Сезонные явления у растений.** Один из существенных признаков жизненной формы — сезонное поведение растения. В периодически сухом или холодном климате се-





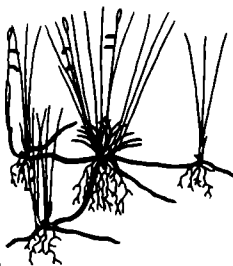




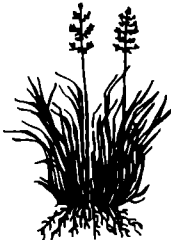





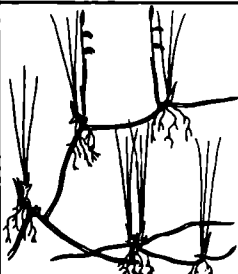
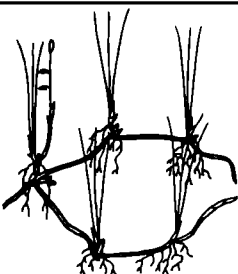
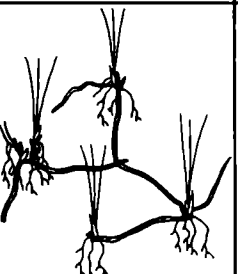


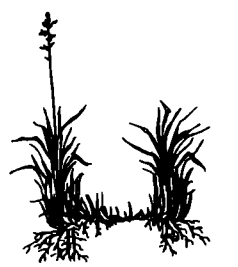
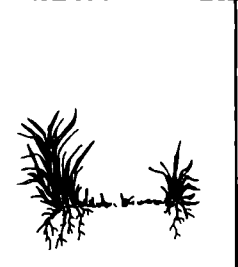

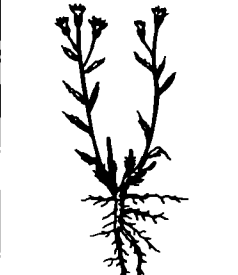



Жизненная форма растений	Виргинильный период				Г е н е р а т
	Проростки	Ювенильные	Имматурные	Взрослые вегетативные	Молодые генеративные
Длиннокорневищные (осока волосистая)					
Плотнокустовые (щучка дернистая)					
Стержнекорневые (василек шероховатый)					

Рис. 329. Онтогенетические состояния многолетних травянистых растений разных

зонные явления выражаются в ряде морфологических и анатомических изменений. Один из самых известных и бросающихся в глаза сезонных процессов — *листопад* у древесных растений (см. подразд. 3.3.2.4), который заменяется «*веткопадом*» у безлистных ксерофитов пустынь, например у саксаула.

У травянистых растений листопад наблюдается редко (например, у крапивы двудомной, недотроги). Обычно у трав отмирают целиком удлинённые вертикальные надземные побеги, а на приземных ползучих и розеточных побегах листья отмирают и разрушаются постепенно, не опадая. Отмершие побеги трав тоже разрушаются постепенно, уходя под снег или возвышаясь над снежным покровом (в последнем слу-

ив н ы й      п е р и о д		Сенильный период	
Зрелые генеративные	Старые генеративные	Субсенильные	Сениль- ные
			
			
			

жизненных форм (схема)

чае иногда зимой продолжается рассеивание семян, оставшихся до зимы в плодах или соплодиях, например у полыни и других сложноцветных).

Весной у всех многолетних растений, древесных и травянистых, разворачиваются почки и вырастают новые годичные или элементарные побеги. Одновременно в многолетних стеблях и корнях возобновляется и усиливается работа камбия. При этом активно мобилизуются запасные питательные вещества из паренхимных тканей запасающих органов (в частности, у деревьев это вызывает весеннее сокодвижение). В течение всего вегетационного периода у многолетних растений идут формирование и созревание новых почек возобновления, заложение в них новых вегетативных, а час-



то и генеративных органов. Накопление запасных питательных веществ усиливается к наступлению зимы или засухи; формируются специализированные запасающие органы — клубни, луковицы и т.д. В начале нового вегетационного периода эти вещества усиленно расходуются на интенсивный рост новых побегов и корней и возобновление работы камбия. У многих многолетних трав, особенно луговых, кроме весеннего разворачивания почек, хорошо выражено и летне-осеннее побегообразование, т.е. формирование второй генерации побегов в течение вегетационного периода. У луговых злаков (овсяниц, мятликов и др.) отрастание второй генерации побегов сильно стимулируется покосом. Так называемая «отава» используется для второго укоса или стравливания скоту.

**Периодичность цветения.** Период цветения у разных растений наступает в определенные сроки. В частности, следует особо отметить раноцветущие виды; некоторые из них зацветают сразу после снегосхода или еще при заметном остаточном снеговом покрове. К ранневесенним цветущим растениям относятся многие из древесных пород и кустарников средней полосы: ольха (под Москвой зацветает первой, в марте или начале апреля), орешник, ивы, осина, тополя. Все они цветут до распускания листьев, что способствует ветроопылению, а ивы опыляются только что проснувшимися пчелами. Чуть позже, одновременно с распусканием листьев, цветут береза, клены, вяз, ясень и, наконец, дуб, у которого листья разворачиваются позже большинства других лиственных пород смешанного среднерусского леса. Раноцветущие травянистые растения характерны для широколиственных лесов (медуница, хохлатки, ветреницы, чистяк, селезеночник, пролеска, печеночница; опыляются первыми насекомыми до затенения древесным пологом); в лесной зоне на открытых местах единственный раноцветущий вид — мать-и-мачеха. Рано цветут некоторые виды сфагновых болот (кассандра, или мирт болотный). В степях, полупустынях многие растения цветут рано, используя весеннюю влагу (тюльпаны, гиацинты, птицемлечники, горицвет и др.).

Длительность цветения разных растений также различна. Одни растения отцветают быстро, за несколько дней; другие цветут неделями; третьи — почти весь сезон, с весны до осени, за счет появления новых цветков и соцветий на одном и том же побеге (незабудка, лапчатки) или новых цветоносных побегов (ясколка дернистая, лютик едкий). Некоторые растения, имеющие ограниченные сроки цветения весной или в начале лета, повторно могут цвести в случае длительной теплой и влажной осени (живучка, лютики, земляника и др.).

**Длительность вегетации.** По длительности вегетации (имея в виду наличие зеленых ассимилирующих листьев) растения можно разделить на *вечнозеленые* (круглый год с зелеными листьями; листья живут более одного астрономического года — хвойные, брусника, копытень), *летне-зимне-зеленые* (круглый год с зелеными листьями, но отдельные листья живут меньше года и сменяются — кислица, манжетка, земляника), *летне-зеленые* (листопадные или с полностью отмирающими на зиму побегами), *зимне-зеленые* (теряют листья или побеги на лето, а осенью и зимой вегетируют — некоторые растения средиземноморского климата с жесткой летней засухой и мягкой

теплой зимой). Среди летне-зеленых в широком смысле можно особо выделить эфемеры, весенние, а иногда осенние (однолетники, вегетирующие очень короткий срок — от 2–3 недель до 1–2 месяцев), и эфемероиды (многолетники, теряющие всю надземную часть очень быстро, к началу лета, — пустынные и степные тюльпаны, клубневые и луковичные лесные эфемероиды — хохлатки, ветреницы).

Разнообразие растений по срокам вегетации и цветения в одном и том же сообществе способствует наиболее полному использованию всего вегетационного периода в целом, т.е. разные группы приспособлены к разным, сезонно меняющимся условиям освещения (установление и исчезновение затенения пологом деревьев в лиственном лесу), влажности, температуры, к разным факторам опыления и т.д.

## Предметный указатель

---

- Абортирование 40  
Абаксиальная сторона (листа) 203  
Адаксиальная сторона (листа) 203  
Автогамия 98, 432  
Автолиз 87  
Автотрофы 8  
Автофагия 87  
Агамоспермия 447, 449  
Адвентивная эмбриония 447  
Акротония 288  
Актиностела 253, 267  
Амилопласт 81  
Амфимиксис 447  
Анабиоз 48  
Анастомозы (перемычки) 124  
Анафаза 96  
Андроец 408  
Анемофилия 437  
Анемохория 470, 481  
Анизотомия 47  
Анизофиллия 242  
Антеридий 378  
Антерофор 458  
Антиклинальная клеточная стенка 111, 198  
Антодий 331  
Антропохория 481  
Антэкологические группы 439  
Алекс 104  
– вегетативный 198  
– корня 165, 167  
– меристематический 190  
– побега 190, 195  
– флоральный 198  
Апертура 69, 415  
Апогамия 98  
– гаплоидная 447  
– диплоидная 447  
Апокарпии 467  
Апомиксис 98, 446  
– нерегулярный 447  
– регулярный 447  
– семенной 449  
Алопласт 60, 171  
Аппарат Гольджи 85  
Ареолы 360  
Ариллусы 428, 476  
Архегоний 378  
Археспориальная ткань 379, 411  
Архитектурная модель 332  
Ассимиляты 130  
Астросклериды 128  
Атактостела 255  
Атрихобласты 435  
Аттрактант 435  
Ацентрические биоморфы 518  
Аэренхима 108, 109  
Аэрогидатофит 487  
  
Базитония 288  
Бактериальные клубеньки 185  
Белки 72  
Белковые включения 93  
Боб 471

- Брактеи, или прицветники 239  
Брахибласт 292  
Брахисклереиды 128  
Буравчик 161  
Бутылочное дерево 510–511
- Вайя 205  
Вакуоль 88  
– белковая 88  
– образование 88  
– функции 89  
– центральная 88  
– цитоплазматическая 90  
Вегетативная диаспория 370  
Вегетативное размножение – см. Размножение вегетативное 365, 368, 369  
Вегетативный малолетник 516  
– однолетник 349  
Веламен 187  
Венчик 392, 393  
– классификация 398–399  
– лепестки 398  
– происхождение 402  
– симметрия 399  
Вещества пластические 72, 130  
– эргастические 72  
Вивипария 372, 447  
– вегетативная 372  
– генеративная 372  
Вислоплодник 474  
Влагалище крахмалоносное 245  
– листа 205  
– семядоли 148  
Вместилище выделений – см. Ткань выделительная 124  
Возрастные состояния 521  
– классификация 520  
Волокно(а) 127  
– древесинное 134  
– лубяное 128
- Волоски железистые 121  
– корневые 164, 167  
– кроющие 115  
Воспроизведение 367  
– гетерофазное 367, 382  
– гомофазное 367, 382  
Вскрытие плодов вентрицидное 467  
– дорсицидное 467  
– дорзовентрицидное 467  
– ламинальное 467  
– локулицитное 467  
– септицидное 467
- Габитус 485  
Галофиты 493  
Гаметангий 377  
Гаметогамия 378  
Гаметогенез 414  
Гаметофит 367, 381  
– женский 429, 384–431  
– мужской 384, 413, 414  
Гаметы 376  
Гапlobионт 379  
Гапlostела (протостела) 253  
Гапloфаза 378  
Гейтоногамия 432  
Гемикриптофит 503  
Гемицеллюлоза 62, 143  
Генеративная апоспория (диплоспория) 447  
Генетическая гетерогенность семян 453, 456  
Гесперидий 475  
Гетеробатмия 40, 462  
Гетерогамия 377  
Гетерокарпия 481  
Гетероспермия 156  
Гетеростилия, или разностолбчатость 432  
Гетеротрофы 139  
Гетерофиллия, или разнолистность 242  
Гиалоплазма 57, 75

- Гибернакулы 370  
Гигрофит 486, 488  
Гидатода 122  
Гидатофит 486  
Гидропоты 488  
Гидрофилия 62, 437  
Гидрофит 486, 488  
Гинецей 416  
– апокарпный 419  
– классификация 421  
– лизикарпный 421  
– паракарпный 421  
– происхождение 417  
– синкарпный 421  
– ценокарпный 420  
– эволюция 419–421  
Гинофор 470  
Гипантий 424  
Гиподерма 112  
Гипокотиль 143  
Гипостаза 427  
– симбиотическая 84  
Гипсофилл 239  
Гистогенез 195, 201  
– трахеальных элементов 134  
– ситовидных трубок 135  
Гистогены 201  
Главное соцветие 315  
Гомоксилярные растения 264  
Грана 79  
Гранатина 478  
Гуттация 122  
  
Двойные, или сложные кисти 324  
Дедифференциация 104  
Диктиосомы 85  
Диктиостела 255  
Дилатация 266  
Диплобионт 378  
Диплофаза 379  
Дихазий 305, 327  
Дихогамия 432  
  
Дихотомия 45  
– ложная 305  
Донце 354  
Дорсовентральность листа 204  
Древесина 257  
– заболонная 262  
– спелая 257, 259–264  
– строение 262  
– эволюция 263–265  
– ядровая 263  
Друзы 93  
  
Железа пищеварительная 122  
Желудь 478  
Живорождение 155, 156  
Жизненная форма, или биоморфа 26, 485, 502, 518  
Жилки листа 225  
Жилкование 210  
– дихотомическое 212  
  
Заболонь, или заболонная древесина 262  
Завиток 328  
Завязь 392, 416  
– верхняя 424  
– нижняя 424  
– полунижняя 425  
– средняя 424  
Зародыш 104, 139  
– половой 450  
– соматический 450  
Зародышевые стадии 444  
Зародышевый мешок 429  
Заросток, или гаметофит 381  
Зерновка 479  
Зигота, этапы развития 443  
Зона корня 164  
Зона побега  
– кушения, или возобновления 290  
– обогащения 315  
– торможения 226

- Зооспора 375  
Зоохория 428, 469, 481
- Идиобласты** 101  
**Изогамия** 377  
**Инициали** 165  
**Инициальное кольцо** 201  
**Интегумент** 387, 426  
**Интерфаза** 96  
**Интина** 389, 415
- Каллоза** 135  
**Камбиальная зона** 257  
**Камбий** 174, 255, 257  
– межпучковый 255  
– неярусный 258  
– пробковый, феллоген 174  
– пучковый 255  
– ярусный 258  
**Камедь** 70  
**Кариогамия** 441  
**Каротин** 79  
**Катафиллы** 241  
**Каудекс** 342  
**Каулифлория** 284  
**Квадранты** 444  
**Кисть** 321  
– сложная 324  
**Кладодии** 362  
**Клейстогамия** 439  
**Клейстогамные цветки** 411, 438, 439  
**Клетка** 54–56  
– антеридиальная 389  
– апикальная 198  
– археспориальная 411  
– брюшная канальцевая 381  
– верхушечная 198  
– ветвистая опорная – см. Астроклереиды 128  
– генеративная 413  
– замыкающая 115  
– инициальная 104, 165, 195  
– каменистая 128  
– коры корня 171  
– мезофилла 71  
– меристемы 105  
– морфогенез – см. Морфогенез клетки 98  
– моторная 491  
– обкладочная 108, 225–226  
– паренхимная 58  
– побочная 113  
– половая – см. Гаметы 376  
– прозенхимная 58  
– производная 104  
– проталлиальная 389  
– пузыревидная 490  
– ситовидная 135  
– сифоногенная 389, 413  
– слизиобразующая 70  
– сопровождающая 135  
– спермагенная 390  
– спутница 136  
– центральная (зародышевого мешка) 198  
– шейковая канальцевая 381  
**Клеточная стенка** 60  
– структура 453  
**Клон** 347, 520  
**Клубеньки бактериальные** 184  
**Кожира семенная** 139, 141  
**Колеоптиль** 149  
**Колеориза** 149  
**Колленхима** 126  
**Колос** 321  
– сложный 326  
**Колумелла** 164  
**Кольцо инициальное, или образовательное** 246  
– годовичного прироста 261  
– почечное 273  
**Колючки листовые** 360  
– побеговые 360, 361  
**Компартментация** 56, 75

- Конвергенция 41, 502  
Кора вторичная 258, 259  
– первичная 244  
– стебля 244  
– корня 167, 171  
Корень 138, 162  
– боковой 138, 139, 175  
– ветвление 175–177  
– воздушный 187  
– втягивающий 185–186  
– главный 138–139, 175  
– дифференциация 180, 181  
– дыхательный 188  
– запасающий 186  
– метаморфозы 183  
– микотрофный 183, 184  
– обновление 182, 183  
– полускелетный 181  
– придаточный 138, 139  
– скелетный 181  
– столбовидный 189  
– ходульный 188  
– эндогенное образование 175, 176  
Корешок зародышевый 143  
Корзинка 323  
Корка (ритидом) 119  
Корневище (ризом) 344  
– гипогеогенное 346, 348  
– эпигеогенное 345, 348  
Корневые отпрыски 272  
Коробочка 473  
Корпус 201  
Костянка 466, 471, 476  
Кочан 357  
Крахмал ассимиляционный (первичный) 91  
– запасной (вторичный) 91  
Крахмалоносное влагалище 245  
Крахмальные зерна 91–93  
Криптофиты 503  
Крипты 490  
Кристаллический песок 95  
Кристаллы белковые 93  
– оксалата кальция 63  
Кристы митохондриальные 83  
Крона 291, 297–300  
Ксеногамия 432  
Ксероморфные признаки 489  
Ксерофит 486, 489  
Ксилема 131  
– вторичная, древесина 257  
– первичная 173  
Кустарник шпалерный 512  
Кутикула 64, 111  
Кутин 63  
Лабиринт оболочки 70  
Ламелла 79  
Лейкопласт 79  
Лигнификация 63  
Лизосомы 87  
Липидные капли 93  
Липиды 72  
Липоиды 72  
Лист 49, 189  
– анатомия 221–227  
– бифациальный 203  
– верховой 239  
– дефинитивный 162  
– длительность жизни 234  
– жилкование 210–212  
– кроющий 271  
– морфогенез 227  
– морфологическое расчленение 205, 206  
– основание 205  
– плавающий 241  
– пластинка 205  
– подводный 241  
– прицветный 239  
– простой 207  
– размеры 211, 212  
– световой 223, 494  
– семядольный, или семядоля 143

- сидячий 205
- сложный 207
- срединный 239
- строение 203–207
- теневой 494, 223
- унифациальный 204
- черешковый 205
- чешуевидный 239
- эквифациальный 204, 224
- ювенильный 162
- Листовая пластинка 207
- серия 162, 239
- Листовка 468
- Листовой след 247
- цикл 217
- Листовые лакуны (листовые щели) 247
- Листовые суккуленты 356
- Листопад 138, 237, 522
- Листорасположение,  
или филлотаксис 213, 215–217
- Листосложение в почке 233
- Листья верховой формации 239
- низовой формации 239
- прицветные, или гипсофилы 239
- срединной формации 239
- Ложноверхушечный цветок 318
- Ложное оплодотворение, или псевдогамия 448
- Луб 257
- мягкий 266
- твердый 266
- Луч лубодревесинный 257
- первичный, или сердцевинный 259
- Малый жизненный цикл 334
- Материнские клетки спор 379, 411
- Мацерация 70
- Мегаспора 383
- Мегаспорогенез 428
- Мегаспорофилл 387
- Мегаспорангий 383
- Междоузлие 190
- основное 315
- Мезокарпий 466
- Мезотония 288
- Мезофилл 221, 224
- Мезофит 486
- Мейоз 95, 97, 378
- Мейоспора 369, 375, 379
- Мембрана биологическая 73
- Мерикарпий 468, 474
- Меристема 45, 103, 104
- колончатая, или сердцевинная 198
- ожидания, или м. покоя 100
- основная 201
- первичная 173
- периферическая 198, 201
- раневая (травматическая) 105
- стержневая 198
- Метаболизм 171
- Метаксилема 173, 250
- Метамер 190, 197
- Метамерия 10
- Метаморфоз 183
- теория 365
- Метафаза 93
- Метафлözема 173, 250
- Метелка 326
- Микориза 183
- Микоризообразователи  
облигатные 497
- Микропиле 143, 425, 387
- Микроспора 383, 412
- Микроспорангий 383
- Микроспорогенез 412
- Микроспорофилл 387, 389
- Микроспороциты 411
- Микротрубочки 75, 76
- Микрофибриллы 61
- Микрофиламенты 75, 76
- Мирмекохория 482
- Митоз 95, 379
- Митоспора 375



- Митохондриальный ретикулум 227  
 Митохондрии 83  
   — происхождение 84  
 Млечники 125  
 Многокостянка 471  
 Многолистовка 468, 473  
 Многолучевой верхостветник 327  
 Многоорешек 469  
 Модель побегообразования 332, 337  
 Модуль 10, 331, 339, 340  
 Модульный организм 10, 11, 331  
 Монокарпики 519  
 Мономерные апокарпии 467  
 Моноподий 47, 299, 507  
 Монохазий 328  
 Моноцентрические биоморфы 518  
 Морфогенез клетки 98  
   — цветка 405  
 Морфология направления, методы 25, 26  
 Моторные клетки 491
- Надсвязник 410  
 Нарастание акросимподиальное 306  
   — апикальное 165  
   — базисимподиальное 307  
   — мезосимподиальное 307  
   — побега моноподиальное 190, 299  
   — — симподиальное 303  
 Наследование бипарентальное 376, 456  
   — унипарентальное 456  
 Нектарник 402, 404  
 Нодальная анатомия 248  
 Нуклеиновые кислоты 72  
 Нуклеоплазма 77  
 Нуцеллус 141, 147, 387, 427  
   — эволюция 427  
 Нэкзина 415
- Обертка 323  
 Оболочка клеточная 59  
   — вторичная 67  
   — вторичное утолщение 67  
   — компоненты 60–64  
   — образование 64–69  
   — первичная 64  
   — рост 62  
   — строение 60–68  
   — третичная 68  
   — ядерная 77  
 Образовательное, или инициальное кольцо 246  
 Обтуратор 427  
 Однодомность мужская 438  
 Околоплодник 466  
 Околоцветник 392–396  
 Окончание корня ростовое 180  
   — — сосущее 180  
 Октанты 444  
 Олеопласт 82  
 Олиготрофы 492  
 Онтогенез растения 138, 519  
   — побега (полный) 336  
 Оогамия 377  
 Оогоний 378  
 Оплодотворение 376  
   — двойное 139, 440  
   — ложное 448  
   — типы 441  
 Опыление 386, 432  
 Опыление-дефиниция 432  
 Органеллы, или органоиды 57  
 Организмы сифональные 43  
 Органогенез 195  
 Органы 50, 138  
   — аналогичные 41  
   — боковые 203  
   — вегетативные 14, 138  
   — возникновение 48–51  
   — гомологичные 41, 365  
   — осевые 52  
   — репродуктивные 14, 138, 189  
 Ортостихи 216  
 Осмос 89

- Основная генетическая спираль 215  
Отделительный слой 237
- Палинология 415  
Паразитизм 498  
Паракладий 315  
Параллелизм 502  
Парастихи контактные 203, 220  
Паренхима 103  
– лучевая 264  
– хлорофиллоносная, или хлоренхима  
– см. Мезофилл 221  
Партеногенез гаплоидный 447  
– диплоидный 447  
Партикулы 344  
Партикуляция 344  
Парциальное соцветие 316  
Перевершинивание 303  
Переннирующие однолетники 517  
Периблема 167  
Перидерма 115  
Периклинальные, или тангентальные  
деления 116, 198  
Период возрастной 520  
Периодичность цветения 524  
Перисперм 141, 147  
Периплазмодий 412  
Перицикл 173, 246  
Перфорация ситовидная 131  
Питание воздушное 189  
– микотрофное 184  
Пищеварительные железки 122  
Плазмалемма 73  
Плазмогамия 441  
Плазмодесма 58, 65  
Плазмодесменные поля 226  
Плазмодесменные, или первичные по-  
ровые поля 65  
Плазмоллиз 89  
Пластидом 79  
Пластиды 78  
– взаимопревращения 82  
– онтогенез 79  
– происхождение 79  
Пластинка листовая 207  
– межклеточная 84  
Пластоглобула 80  
Пластохрон 197  
Плацентация 422  
– ламинальная 423, 424  
– постенная 423  
– сутуральная (краевая) 422  
– центрально-осевая (колончатая) 423  
– центрально-уголковая 423  
Плейохазий 328  
Плерома 167  
Плод 466–468, 473  
Плодик 466  
Плодолистик 392  
Пневая поросль 508  
Побег 138, 189  
– анизотропный 290  
– ассимилирующий 341  
– боковой 191  
– вегетативный 189  
– водяной 284  
– регулярного возобновления 285  
– восходящий 290  
– главный 190  
– годичный 276  
– дициклический 296  
– зачаточный 180, 191  
– конус нарастания 195  
– монокарпический 296, 332  
– моноциклический 331  
– обогащения 280  
– одноосный 339  
– озимый 335  
– ортотропный 280  
– повторения 315  
– ползучий 290  
– полициклический 297  
– полурозеточный 295

- придаточный — см. Корневые отростки 272
- розеточный 276
- ростовой 292
- спороносный 189
- удлинённый 275, 277
- укороченный 275, 277
- элементарный 279
- Побеги моно-, ди-, три- и полициклические 296, 297
- сукулентные 341
- Побегообразование 285, 286
- Подвесок (суспензор) 390, 443
- Подсемидольное колено или гипокотиль 143
- Поликарпики 519
- Полимерные апокарпии 467
- Полиплоидия 97
- Полицентрические биоморфы 518
- Полиэмбриония 451, 457
- Поллиний 413
- Полный онтогенез побега 336
- Половой процесс (типы) 376
- Полость воздушная 493
- подустьичная 490
- Полупаразит 500
- Полупроницаемость 74
- Полярность 9
- Порогамия 440
- Поры 68, 69
- Последовательность акропетальная 195
- Початок 321
- Почечка зародыша 143, 158
- проростка 159
- Почечное кольцо 273
- Почка 50, 189, 191
- адвентивная — см. Почка придаточная 272
- боковая, или пазушная 190
- вегетативная 191
- вегетативно-генеративная 192
- верхушечная, или терминальная 190
- возобновления 503
- выводковая 272, 370
- генеративная 192
- голая, или открытая 194, 195
- добавочная 270
- завершающая, или финальная 297
- закрытая 194
- зимующая или почка регулярного возобновления 194, 279
- конечная, или ложноверхушечная 272
- инициальная, или начальная 297
- обогащения 280
- пазушная — см. Почка боковая 190
- покоящаяся 280
- придаточная, или адвентивная 272
- промежуточная 297
- спящая 281
- Почки коллатеральные 272
- сериальные 270
- Поясок Каспари 172
- Правило чередования кругов 216, 395
- эквидистантности 216
- Привой 373
- Признаки ксероморфные 489
- Прилистники 206, 207
- Примордии 195, 228
- Прицветник 239, 392
- Пробка — см. Феллема 115
- Прокамбий 173, 201
- Прокариоты 5, 56
- Пролификация 408
- Пропластиды 82
- Прорастание надземное 156, 157
- однодольных 161
- подземное 156, 157
- семян 156
- стадии 159
- Проросток 138, 157, 521
- развитие 161
- Прослойка пектиновая 112

- Протеиды 72  
Протеины 72  
Протеопласт 81  
Протерандрия 432  
Протерогиния 432  
Протодерма 201, 228  
Протоксилома 173, 250  
Протопласт 57, 72  
Протостела – см. Гапlostела 253  
Протофлоэма 173, 250  
Протуберанцы оболочки 70, 227  
Профаза 96  
Псевдантовая теория происхождения цветка 458  
Псевданций 460  
Псевдогамия 448  
Пузырек Гольджи 85  
Пучки общие, или синтетические 247  
– проводящие 131  
– проводящие типы 131  
Пылинка 389, 414  
Пыльник 408, 411  
Пыльцевая трубка 389, 440  
Пыльцевое зерно 414  
– гнездо 408  
Пятна Каспари 172  
  
Развитие листа онтогенетическое – см. Морфогенез листа 98  
Размножение 367  
– бесполое 368  
– вегетативное 365, 368, 369  
– семенное 385–387  
– споровое 368  
Разнолистность – см. Гетерофиллия 242  
Разноспоровость, гетероспория 383  
Растения вечнозеленые 236, 524  
– гомойогидрические 48  
– длиннокорневищные 347  
– корнеотпрысковые 272  
– короткокорневищные 347  
– листопадные 236  
– насекомоядные, или хищные 501  
– охрана 21–25  
– подушки 496  
– пойкилогидрические 48  
– систематика 26  
– физиология 26–27  
– фототрофные 8, 42  
Раструб 207  
Рахис 207  
Регенерация 369  
Редукция 40  
Ретикулум агранулярный, или гладкий 85  
– гранулярный, или шероховатый 85  
– трубчатый 85  
– цистерны 85  
– эндоплазматический 84  
Рибосомы 88  
– митохондриальные 88  
Ризодерма 109, 163, 167  
Ризоиды 381  
Ритидом – см. Корка 119  
Рост акропетальный 230  
– апикальный 44  
– базипетальный 230  
– вставочный 44, 192, 228  
– интеркалярный 44  
– интрузивный 106  
– краевой 229  
– объемный 201  
– ортотропный 53  
– открытый, или незавершенный 9  
– плагиотропный 53  
– поверхностный 233  
– симпластический, или согласованный 106  
– усиления 251–253, 268  
Рубцы, или рубчик 143, 425  
– листовые 238  
Рудимент 40  
Рыльце 392, 417

- Самостерильность 439  
Сарментация 352  
Связник 408  
Семигамия 456  
Семя 139  
— двудольных без эндосперма 145  
— однодольных без эндосперма 150  
— двудольных 145  
— двудольных с эндоспермом 145  
— морфологические типы 151  
— однодольных 147  
— прорастание 152, 153  
— с периспермом 147  
— однодольных с эндоспермом 147  
— строение 139  
— формирование 139  
— хозяйственное значение 152  
Семявход 143  
Семядоли 143, 238  
— функции при прорастании 156, 203  
Семязачатки крассинуцеллятные 426  
— тенуинуцеллятные 426  
Семязачаток 139, 392, 387, 425  
— амфитропный 426  
— анатропный 425  
— гемитропный 426  
— кампилотропный 426  
— ортотропный 425  
— строение 425  
— типы 425  
Семяпочка 139  
Семяшов 145  
Серии листовые 162, 239  
Симбиотрофные растения 497  
Симметрия 52, 53, 216  
Симпласт 65, 105, 171  
Симпластная транспортировка ассимилятов 226  
Симподий 47, 303, 507  
Синтелом 463  
Синфлоресценция 315  
— монотелическая 320  
— полителическая 320  
Система корневая 162, 175  
— аллоризная 178  
— бахромчатая 178  
— величина 181  
— гоморизная 178  
— дифференциация 180  
— мочковатая 178  
— обновление 182  
— размещение 181  
— стержневая 178  
— побеговая 285–288  
— моноподиальная 298, 299  
— симподиальная 303  
Система репродукции 367, 368  
Сифоногамия 390  
Сифоностела 253  
Скарификация 154  
Скелетные оси 342  
Склеренхимы 128  
Склеренхима 127  
Склерификация 490  
Склерофиты 489, 490  
Слепая пора 67  
Слой алейроновый 143  
— субэпидермальный 117  
— целлюлозный 106  
Смоляные каналы — см. Ткань выделительная внутренняя 124  
Сожительство 183  
Соматическая апоспория 447  
Сорус 379  
Состояние возрастное, или дефинитивное 162  
Соцветие 314  
— брактеозное 314  
— главное 315  
— голое, или эбрактеозное 314  
— закрытое 318  
— интеркалярное 317  
— классификация 320  
— моноподиальное, или бокоцветное 318

- монотелическое 320
- облиственное 314
- объединенное  
(синфлоресценция) 315
- полителическое 320
- простое 314, 321
- рацемозное, или ботрическое 318
- симподиальное (цимозное) 318
- симподиальное верхоцветное 318
- сложное 314, 324
- фрондозное 314
- частное (парциальное, элементарное)  
315
- эбрактеозное 314
- Спермий 377, 390
- Спорангий 375
- Спорогенная ткань 375, 379
- Спороношение 375
- Спорополленин 379, 415
- Спорофилл 379
- Спорофит 381
- Стаминодии 403
- Старческий распад 369
- Статолит 164
- Ствол 243
  - нарастание моноподиальное  
297–299
- Стволик 243
- Стебель 189, 242
  - анатомия 243–269
  - зародышевый 143
  - однодольных растений 266–269
  - строение 242
- Стеблевые суккуленты 226, 358
- Стела 173, 252
  - корня 167, 173
  - стебля 244, 252
  - эволюция 252–255
- Стилодий 416, 417
- Стланцы 508
- Столбик 416
- Столон 297, 349
  - надземный (плеть, ус) 351
  - подземный 349–351
- Стратификация 154
- Стробил 383, 460
- Стробилярная теория происхождения  
цветка 460–461
- Строение стебля вторичное 244
  - дорсовентральное 53
  - метамерное 190
  - первичное 243
- Строма 79
  - пластид 79
  - хлоропластов 81
- Стручки 474
- Суберин 63, 172
- Субериновая пленка 64
- Субериновый слой 63
- Суккуленты 342, 494
- Сциофит 494
- Сэкзина 415
- Таллом 13
- Ткань трансмиссионная 420
- Тапетум 379, 411
- Тека 408
- Телескопический рост 275
- Тело вегетативное 51
  - дифференциация 43
- Телом 48–49
- Теломная теория происхождения цветка  
462
- Телофаза 96
- Тельце белковое 93
- Тельце Гольджи 85
- Теория клеточная 31–32, 55
  - стелярная 252–255
  - стробилярная 460–461
  - теломная 462
- Терофит 503
- Тетрада 412
- Ти́ла 262
- Тилакоид 79

- Тирс 320, 329  
Ткань 101  
– арматурная 126  
– ассимиляционная 106  
– бактериоидная 184  
– всасывающая 109  
– вторичная – см. Перидерма 115  
– выделительная 120  
– запасаящая 107  
– классификация 102  
– механическая – см. Колленхима, Склеренхима, Склереиды 97, 121, 126  
– образовательная – см. Меристема 103  
– первичная покровная – см. Эпидерма 110  
– постоянная 103  
– проводящая 130  
– простая 101  
– сложная 101  
– третичная покровная – см. Корка 119  
– функция 102–103  
Тонопласт 88  
Торус 70  
Тотипотентность клеток 100  
Точка роста верхушечная (терминальная) 144  
Точка роста побега 143  
Транспирация 110  
Трахеиды 132  
– волокнистые 260  
– лучевые 264  
– поздние 264  
– ранние 263  
Трихобласты 168  
Трихома 114  
Трубки ситовидные 135  
Туника 201  
Тургор 89  
Тыквина 477  
Тычиночная нить 408  
Углеводы 72  
Угол дивергенции 216  
Узел 190  
Унитарный организм 10  
Усики 363  
Устье(а) 113  
– водяные – см. Гидатоды 122  
Утолщение корня вторичное 268  
– стебля 251  
Фазы морфогенеза клетки 99  
– зрелости, или дифференциации 99  
– роста 98  
– старения 99  
– эмбриональная 98  
Фанерофит 503  
Феллема, или пробка 115  
Феллоген – см. Камбий пробковый 116, 174  
Феллодерма 116  
Филлодий 242  
Филлокладии 362  
Филлотаксис – см. Листорасположение 213  
Фитогенное поле 517  
Фитоценозы 27  
Фитоценология 38  
Флоэма 135  
– вторичная 174  
– первичная 173  
Формации листьев 239  
Фотосинтез 8, 81  
Фрагмопласт 58, 95  
Фуникулюс, или семяножка 425  
Хазмогамные цветки 438  
Халаза 387, 425  
Халазогамия 442  
Хамефит 503  
Хемосинтез 8  
Хироптерофилия 437

Хлоренхима – см. Паренхима хлоро-  
филлоносная 106  
Хлоропласт (функции) 79–81  
Хологамия 377  
Хондриом 83  
Хроматин 78  
Хроматофоры 79  
Хромопласт 79  
Хромосомы 96–97  
– гаплоидный набор 376  
– диплоидный набор 376

Цветок 392  
– актиноморфный 52, 393  
– асимметричный 393  
– билатерально симметричный 393  
– диаграмма 395  
– зигоморфный 53, 393  
– ложноверхушечный 318  
– махровый 408  
– надпестичный 424  
– околопестичный 424  
– подпестичный 424  
– полунадпестичный 425  
– развитие 405  
– расположение частей 394  
– распределение полов 394, 393  
– типы 393

Цветоложе 392

Цветоножка 392

Цветонос 392

Ценобий 475

Ценокарпии 467

Ценоцит 429

Центральная клетка зародышевого  
мешка 430

Цикл воспроизведения 382

Цимонд 326

Цинародий 471

Цитокинез 96

Цитоплазма 57

Чашелистики 396

Чехлик корневой 143, 163

Чечевички 117

Чешуя кроющая 387

– почечная 192

– семенная 387

Членики сосудов 124

Широколиственные леса 212

Широкотравье 212

Шпорец 400

Щель устьичная 113

Щиток 149, 321

Эволюция морфологическая 41

Экзархно 173, 250

Экзина 379, 415

Экзодерма 113, 164

Экзокарпий 466

Экологическая группа 485

Экология растений 27, 485, 486

Эктомикориза 184

Элементарный метамер 339

Элементы ситовидные 135

– трахеальные 131–132

Эмбрионд 374, 449

– кливажный 451

– монозиготический 451

– соматический 451

Эмбриондогенез 440, 444

Эмбриондогенез 450

– вегетативная 450

– интегументальная 451

– кливажная 451

– нуцеллярная 451

– овулярная 450

– соматическая 450

– флоральная 450

– эмбриональная 449

Эмбриология растений 26

Эмергенцы 115



Эндархно 250  
Эндодерма 171  
Эндокарпий 466  
Эндомитоз 97  
Эндосперм 139, 140, 143  
– классификация 143  
– маслянистый 143  
– мучнистый 143  
– нуклеарный 446  
– семени 139, 140, 390  
– формирование 441, 446  
– целлюлярный 446  
Эндотечий 411  
Энтомофилия 432  
Эпибласт 150  
Эпидерма 110

Эпикотиль (надсемядольное  
    колено) 146  
Эпителий 124  
Эпитема 122  
Эпифит 151, 187, 494, 495  
Эремы 468, 475  
Эукариоты 5, 56  
Эумеристема 201  
Эустела 254–255  
Эфемероиды 356

**Ю**венильные листья 162, 239

**Я**вления сезонные 521  
Ядрышко 78  
Яйцеклетка 377

# Оглавление

---

<i>Предисловие</i> .....	3
<i>Глава 1. Введение в ботанику</i> .....	5
1.1 Положение растений в царствах живой природы, их роль в биосфере и жизни человечества .....	5
1.2 Комплекс ботанических наук и краткая история .....	25
1.3 Направления, методы и основные теоретические понятия морфологии растений .....	39
<i>Глава 2. Основы анатомии растений</i> .....	54
2.1 Особенности растительных клеток .....	54
2.1.1 Общее понятие о клетке .....	54
2.1.2 Клеточная оболочка .....	59
2.1.3 Протопласт .....	72
2.1.3.1 Химический состав и физические свойства протопласта .....	72
2.1.3.2 Биологические мембраны .....	73
2.1.3.3 Гиалоплазма .....	75
2.1.3.4 Органеллы растительной клетки .....	76
2.1.4 Деление ядра и клетки. Морфогенез клетки .....	95
2.2 Растительные ткани .....	100
2.2.1 Общая характеристика и классификация тканей .....	100
2.2.2 Образовательные ткани .....	103
2.2.3 Ассимиляционные ткани .....	106
2.2.4 Запасные ткани .....	107
2.2.5 Аэренхима (вентиляционные ткани) .....	108
2.2.6 Всасывающие ткани .....	109
2.2.7 Покровные ткани .....	110
2.2.7.1 Эпидерма .....	110
2.2.7.2 Перидерма .....	115
2.2.7.3 Корка (ритидом) .....	119
2.2.8 Выделительные ткани .....	120
2.2.9 Механические ткани .....	126
2.2.10 Проводящие ткани .....	130
2.2.10.1 Общая характеристика проводящих тканей .....	130
2.2.10.2 Ксилема (древесина) .....	131
2.2.10.3 Флоэма (луб) .....	135

*Глава 3. Начальные этапы онтогенеза растений.*

	<b>Анатомия и морфология вегетативных органов</b> .....	138
3.1	Зародыш и проросток — начальные этапы онтогенеза растений .....	138
3.1.1	Строение семени. Типы семян .....	138
3.1.2	Прорастание семян. Строение проростков .....	152
3.2	Корень и корневые системы .....	162
3.2.1	Корень .....	162
3.2.2	Корневые системы .....	175
3.2.3	Специализация и метаморфозы корней .....	183
3.3	Побег и побеговые системы .....	189
3.3.1	Общая характеристика побега .....	189
3.3.1.1	Определение и терминология .....	189
3.3.1.2	Строение и деятельность меристематической верхушки побега .....	195
3.3.2	Лист — боковой орган побега .....	203
3.3.2.1	Морфология листа .....	203
3.3.2.2	Листорасположение .....	213
3.3.2.3	Анатомия листа .....	221
3.3.2.4	Морфогенез листа .....	227
3.3.2.5	Разнообразие листьев .....	238
3.3.3	Стебель — ось побега .....	242
3.3.3.1	Общая характеристика и первичное анатомическое строение стебля .....	242
3.3.3.2	Вторичное анатомическое строение стебля .....	255
3.3.4	Нарастание и ветвление побегов. Образование побеговых систем .....	270
3.3.4.1	Разнообразие почек и их роль в формировании побеговых систем .....	270
3.3.4.2	Рост побеговых систем и морфо-функциональные различия составляющих их побегов .....	285
3.3.4.3	Моноподальное нарастание и моноподальная система побегов .....	297
3.3.4.4	Симподиальное нарастание и симподиальная система побегов .....	303
3.3.4.5	Причины разных способов нарастания побегов и их биологическое и хозяйственное значение .....	310
3.3.4.6	Соцветие как особый тип побеговых систем .....	314
3.3.4.7	Растение как модульный организм .....	331
3.3.4.8	Специализация и метаморфозы побегов .....	341

*Глава 4. Структура репродуктивных органов и размножение растений* .... 367

4.1	Воспроизведение и размножение растений .....	367
4.1.1	Общие сведения .....	367
4.1.2	Вегетативное размножение растений .....	369
4.1.3	Размножение растений спорами, половой процесс и циклы воспроизведения .....	375

4.1.4	Семенное размножение растений .....	385
4.2	Цветок и плод .....	392
4.2.1	Строение, функции и происхождение цветка .....	392
4.2.1.1	Строение и морфогенез цветка .....	392
4.2.1.2	Андроцей .....	408
4.2.1.3	Микроспорогенез и мужской гаметофит .....	411
4.2.1.4	Гинецей .....	416
4.2.1.5	Мегаспорогенез и женский гаметофит .....	425
4.2.1.6	Цветение и опыление .....	431
4.2.1.7	Оплодотворение .....	440
4.2.1.8	Зигота. Зародыш. Развитие семени .....	443
4.2.1.9	Апомиксис .....	446
4.2.1.10	Эмбриодогенез — новый тип вегетативного размножения ..	449
4.2.1.11	Происхождение цветка .....	458
4.2.2	Плоды .....	466
4.2.2.1	Общая характеристика плодов .....	466
4.2.2.2	Апокарпные плоды .....	468
4.2.2.3	Ценокарпные плоды .....	473
4.2.2.4	Распространение плодов и семян. Их значение в природе и хозяйстве человека .....	481
<i>Глава 5.</i>	<i>Экологическая ботаника .....</i>	<i>485</i>
5.1	Влияние внешних факторов на форму растений .....	485
5.2	Экологические группы растений .....	486
5.3	Жизненные формы растений .....	502
5.3.1	Классификация жизненных форм по Раункиеру .....	502
5.3.2	Эколого-морфологическая классификация жизненных форм .....	506
5.3.3	Фитоценотическая классификация жизненных форм .....	517
5.4	Онтогенетические (возрастные) и сезонные изменения растений .....	519
	<i>Предметный указатель .....</i>	<i>526</i>

*Учебное издание*

**СЕРЕБРЯКОВА Татьяна Ивановна**  
**ВОРОНИН Николай Сергеевич**  
**ЕЛЕНЕВСКИЙ Андрей Георгиевич**  
**БАТЫГИНА Татьяна Борисовна**  
**ШОРИНА Нина Ивановна**  
**САВИНЫХ Наталья Павловна**

**БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ:  
АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ**

Редактор *Н.В. Пинчук*

Художник *И.А. Слюсарев*

Дизайнер *И.М. Кадченко*

Компьютерный дизайн и верстка *О.Д. Эшлиман*

ИД № 04284 от 15.03.2001.

Подписано в печать 23.12.2005. Формат 70×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Гарнитура NewtonC.  
Печать офсетная. Печ. л. 34. Тираж 3000 экз. Тип. зак. 1564.

Издательско-книготорговый центр «Академкнига»  
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

*По вопросам поставок обращаться*

*в отдел реализации ИКЦ «Академкнига»*

*Тел./факс: (495) 334-73-18*

*e-mail: bookreal@maik.ru, web-site: <http://www.akademkniga.com>*

Отпечатано с готовых диапозитивов в

ОАО «Ивановская областная типография»

153008, г. Иваново, ул. Типографская, 6.

E-mail: 091018@adminet.ivanovo.ru

# БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ



ISBN 5-94628-251-4



ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»