

A photograph of a sunlit forest floor with tall grass and tree trunks, serving as a background for the title text.

**КУРС ЛЕКЦИЙ
ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«ОСНОВЫ БИОЛОГИИ:
БОТАНИКА»**



Учреждение образования
«Международный государственный экологический
институт имени А. Д. Сахарова»
Белорусского государственного университета

КУРС ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ «ОСНОВЫ БИОЛОГИИ: БОТАНИКА»

*Рекомендовано учебно-методическим объединением
по экологическому образованию
в качестве учебно-методического пособия для студентов
учреждений высшего образования, обучающихся по специальностям
1-33 01 05 Медицинская экология,
1-80 02 01 Медико-биологическое дело*

Минск
«ИВЦ Минфина»
2018

УДК 581 (075.8)
ББК 28.5я73
К93

А в т о р ы:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент,
заместитель директора по учебной
и воспитательной работе *И. Э. Бученков*;
кандидаты сельскохозяйственных наук, доценты
И. В. Рышкель, О. С. Рышкель, А. Г. Чернецкая

Р е ц е н з е н т ы:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, заведующий кафедрой
биологии и экологии УО «Мозырский государственный педагогический
университет имени И. П. Шамякина» *Е. Ю. Гуминская*;
кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры
общей биологии и ботаники УО «Белорусский государственный педагоги-
ческий университет имени Максима Танка» *Е. В. Жудрик*

Курс лекций по дисциплине «Основы биологии: Ботаника» :
К93 учебно-методическое пособие / И. Э. Бученков, И. В. Рышкель,
О. С. Рышкель [и др.]. – Минск : ИВЦ Минфина, 2018. – 210 с.
ISBN 978-985-7168-67-5.

В пособии представлены сведения по анатомии, морфологии и систематике растений, а также дана экологическая характеристика основных групп растений, лишайников и грибов. Материал лекций изложен в соответствии с требованиями новой программы, отвечает современному уровню знаний по разным направлениям ботаники, доступен для понимания и усвоения.

Предназначается студентам дневной (очной) и заочной формы обучения для занятий по курсу «Основы биологии», а также всем, кто интересуется проблемами данной науки.

**УДК 581 (075.8)
ББК 28.5я73**

ISBN 978-985-7168-67-5

© МГЭИ им. А.Д. Сахарова БГУ, 2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ.....	11
ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. КОРЕНЬ.....	29
ПОБЕГ, ПОЧКА, СТЕБЕЛЬ	40
ЛИСТ	51
МЕТАМОРФОЗЫ ПОБЕГА	61
ЦВЕТОК. СОЦВЕТИЯ	69
РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ. ОПЫЛЕНИЕ. ОПЛОДВОРЕНИЕ СЕМЯ. ПЛЮД	82
ЦАРСТВО ГРИБЫ (<i>MYCOTA</i>).....	99
ЛИШАЙНИКИ (<i>LICHENES</i>)	107
СИСТЕМАТИКА. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТЕНИЙ	111
ВОДОРΟΣЛИ (<i>ALGAE</i>).....	114
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	137
МОХООБРАЗНЫЕ (<i>BRYOPHYTA</i>)	140
ПЛАУНООБРАЗНЫЕ (<i>LYCOPODIOPHYTA</i>)	156
ХВОЦЕОБРАЗНЫЕ (<i>EQUISETOPHYTA</i>).....	161
ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ (<i>POLYPODIOPHYTA</i>)	165
СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ	171
ГОЛОСЕМЕННЫЕ (<i>PINOPHYTA</i>).....	172
ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (<i>MAGNOLIOPHYTA</i>).....	182
РАСТЕНИЯ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА. ОХРАНА РАСТЕНИЙ	196
ЛИТЕРАТУРА	208

ВВЕДЕНИЕ

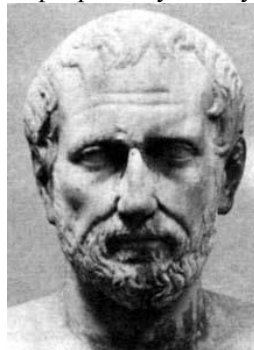
История развития ботаники

Ботаника – одна из первых биологических наук, которая своими корнями уходит в глубокую древность и связана с насущными практическими потребностями человека. Возникновение и развитие ботаники происходило прежде всего под влиянием практических запросов общества.

Практические знания людей об окружающих их растениях известны с незапамятных времен. Еще до возникновения ботаники как науки люди умели различать растения, распознавать их полезные и вредные свойства, а также группировать по определенным признакам. Много разнообразных и полезных сведений о растениях было накоплено первобытными людьми, а затем в древних государствах: Индии, Египте, Передней Азии и Китае.

Введенные человеком в культуру растения известны еще со времен каменного века. Происхождение некоторых из них совершенно загадочно, поскольку близких к ним форм в естественной флоре не существует.

Ботаника как наука сформировалась примерно 2300 лет назад. Ее основоположниками были древние мыслители (Аристотель и Теофраст), которые жили в IV в. до н. э. Ботанические труды Аристотеля не сохранились и потому «отцом ботаники» считают Теофраста. Он оставил несколько книг, специально посвященных растениям. В частности, в своем 9-томном труде «Естественная история растений» он описал и систематизировал около 600 видов растений.



Теофраст (372–287 гг. до н. э.)

Важное значение для развития ботаники и особенно такого ее раздела, как анатомия растений, имело изобретение светового микроскопа. Впервые микроскоп сконструировали голландские братья Янсен, потом его усовершенствовал и использовал в биологических исследованиях их соотечественник А. Левенгук.

С помощью микроскопа в 1665 г. английский ученый Р. Гук открыл клетки, несколько позже итальянский биолог М. Мальпиги и английский биолог Н. Грю ввели понятие «ткани» и предложили их простейшую классификацию.

В 1781 г. Ф. Фонтан впервые увидел ядро и зарисовал его, и лишь в 1833 г. Р. Броун установил, что ядро является важным и обязательным компонентом клетки.

В 1839 г. чешский ученый Я. Пуркинѣ открыл цитоплазму, а Ф. Дюжарден обобщил сведения о ней. Позже в клетке были открыты крахмальные зерна, кристаллические включения, хлоропласты.

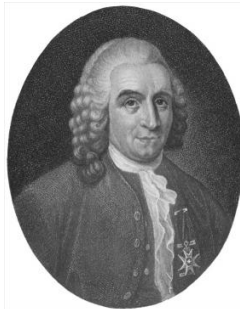
В 1838–1839 гг. немецкие ученые Т. Шванн и М. Шлейден сформулировали основные положения клеточной теории.

Во второй половине XIX в. русский ученый И. Чистяков описал деление ядра, а И. Герасимов исследовал физиологическую роль ядра в клетке. Благодаря трудам И. Чистякова, В. Флемминга, Е. Страсбургера было открыто явление деления клеток, что позволило немецкому ученому Р. Вирхову дополнить клеточную теорию важным положением о том, что каждая новая клетка возникает из предыдущей.

В 1931 г. благодаря открытию Е. Руска, М. Кноль впервое стал использовать электронную микроскопию для биологических исследований. Это способствовало развитию цитологии и дало возможность изучать тонкую структуру клетки.

В XVII в. английский ученый Геллс и голландский ученый Я. Б. Ван Гельмонт, исследуя минеральное питание растений и перемещение веществ по стеблю, заложили основы экспериментальной физиологии растений. Изучению процессов минерального питания растений посвящали свои исследования такие ученые, как Ж. Б. Буссенго, Ю. Либих, Ю. Сакс. Изучением процессов фотосинтеза в растениях занимались такие ученые, как И. Ингенгауз, Д. Пристли, Ж. Сенебье, Н. Соссюр. Как наука физиология растений окончательно оформляется только в конце XVIII в. В начале XX в. русский ученый К. Тимирязев много сделал для изучения процессов фотосинтеза.

Вследствие открытия европейцами в XV–XVI вв. новых континентов, в Европу из заморских стран начали привозить невиданные ранее растения, что привело к накоплению сведений о новых видах и потребовало их научной классификации. В середине XVI в. было изобретено засушивание растений и составление гербария. В это же время возникают и начинают распространяться сады.



Карл Линней (1707–1778 гг.)

Важная роль в систематизации знаний о видовом разнообразии растений принадлежит шведскому ботанику К. Линнею. Он ввел бинарную номенклатуру, разработал диагнозы видов, описал и систематизировал все известные ему виды растений, уточнил технику морфологического описания. Именно в трудах К. Линнея систематика и описательная морфология достигли наибольшего выражения.

Немецкий ученый, поэт и художник И. Гете изучал метаморфозы растений, создал теорию происхождения цветка, заложив тем самым основы теоретической морфологии растений. Важное значение для развития этого раздела ботаники имели также исследования А. Декандоля.

Колоссальными успехами ботаники отмечен XIX в. Оформились и возникли новые ее разделы – физиология, биохимия и анатомия растений, эмбриология, география, экология и геоботаника, учение о водорослях, грибах и других группах организмов, палеоботаника и т. д. По сути, именно в XIX в. ботаника приобрела современный вид.

Особенно важное значение для дальнейшего развития ботаники, как и всей биологии, имела созданная английским ученым Ч. Дарвином эволюционная теория.



С. Г. Навашин (1857–1930 гг.)

В 1849–1851 гг. В. Гофмейстер подробно описал циклы развития споровых и семенных растений и показал их принципиальное сходство. Были исследованы процессы оплодотворения у растений и образования зародыша. В конце XIX в. С. Навашин описал процесс двойного оплодотворения у покрытосеменных растений.

Изучением различных групп низших растений и грибов занимались Л. Ценковский, М. Воронин, А. Баранецкий, Л. Курсанов, К. Мейер.

Значительный вклад в развитие географии растений сделал немецкий ботаник О. Гумбольдт. Большое значение в изучении разнообразия растительного мира имели работы российских ученых: С. Крашенинников (изучение природы Камчатки), И. Гмелин и П. Паллас (исследование Сибири и юга России), В. Зуев и И. Лепехин (изучение севера и юга России, Урала и Сибири), А. Бекетов (создал школу фитогеографии), М. Вавилов (поиск диких предков культурных растений в различных регионах мира), В. Комаров (один из руководителей составления «Флоры СССР»), В. Докучаев (разработал учение о природных зонах).

В истории изучения растительного покрова Беларуси от первых отрывочных ботанических сведений до серьезных комплексных исследований наших дней можно выделить несколько периодов.

Ранние флористические исследования (до 1873 г.). Первые сведения, касающиеся изучения флоры республики, попутно с изучением флоры других областей, относятся к концу XVIII в. В 1773 г. академик С.-Петербургской Академии наук И. И. Лепехин обследовал Беларусь и Прибалтику, положив начало специальным ботаническим экспедициям.

В начале XIX в. В. Г. Бессер составил наиболее полные списки растений Юго-Западного края России (в том числе и Беларуси), создав гербарные коллекции, включающие сборы растений из окрестностей Минска, Слуцка, Мозыря. Этот первый гербарий растений Беларуси до сих пор хранится в Институте ботаники Академии наук Украины.

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

Ботанические исследования в первоначальный период освоения Полесья (1873–1917 гг.). В 1873–1899 гг. на Полесье работала западная экспедиция по осушению болот под руководством И. И. Жилинского. В 1905 г. в монографии «Россия» П. П. Семенов-Тянь-Шанский дал краткое геоботаническое описание Беларуси. Первая сводная монография, обобщившая все предшествующие исследования Полесья («Флора Полесья и прилежащих местностей»), была подготовлена польским ботаником И. К. Пачоским. Данная работа, в которой описан 1291 вид высших растений, актуальна и в настоящее время. В этот же период появились первые работы о Беловежской пушке (Н. К. Генко) и лесах Беларуси (А. Крюденер, Н. Никитин).

Изучение флоры и растительности в период 1917–1941 гг. После 1917 г. ботанические исследования проводились научными и высшими учебными заведениями. Здесь, прежде всего, следует отметить Горецкий сельскохозяйственный институт и Институт сельского и лесного хозяйства в Минске. Основная цель ботанических исследований этого периода – всестороннее обследование растительного покрова различных районов, выявление ценных растительных ресурсов и оценка возможностей их использования. В этот период проведены две экспедиции для флористических и геоботанических исследований под руководством Н. И. Кузнецова и опубликован ряд работ, характеризующих растительность многих районов Беларуси в общем плане (В. В. Адамов, Л. И. Савич-Любицкая, В. П. Савич, В. Г. Касаткин).

Ботанические исследования в республике имели разносторонний характер, изучались различные группы растений: болотная растительность Полесья (С. Н. Тюремнов), луговая (М. Е. Баранова), флора лишайников (М. П. Томин), сфагновых мхов (С. Н. Тюремнов, А. П. Пидопличко), микофлора, грибные возбудители и болезни растений (В. Ф. Купревич, Н. А. Дорожкин), лесная растительность (И. Д. Юркевич), плодоношение и урожайность семян основных лесобразующих

пород (И. Д. Юркевич, П. Д. Червяков, К. Ф. МIRON), естественное возобновление лесов (И. Д. Юркевич, К. Б. Лосицкий, А. И. Савченко).

Ботанические исследования в послевоенные годы. Особое развитие ботаническая наука получила в послевоенный период. Совершенствовались прежние научные направления, возникали новые, обобщался материал по отдельным фундаментальным ботаническим проблемам. В 1949 г. начали издавать «Флору БССР». В течение 10 лет было выпущено 5 томов, которые обобщили многолетние исследования белорусских ботаников. Во «Флоре БССР» дана полная характеристика всех видов сосудистых растений с указанием их географического распространения, экологии, народно-хозяйственного значения и использования. В создании этого многолетнего труда принимали участие видные ученые республики: М. П. Тomin, Н. Д. Нестерович, Н. А. Дорожкин, Н. О. Цеттерман, В. А. Михайловская, Б. К. Шишкин, Б. А. Федченко, В. П. Малеев, М. М. Ильин.

Серьезное внимание уделялось изучению дендрофлоры БССР (Н. Д. Нестерович, Т. Ф. Дерюгина, А. Ф. Иванов, Л. В. Кравченко, А. А. Новикова, Л. И. Рахтеенко, Н. И. Чекалинская, А. В. Пономарева). Был опубликован трехтомный труд «Интродуцированные деревья и кустарники Белорусской ССР» (1959–1961). В 1967 г. был подготовлен «Определитель растений Белоруссии» (Б. К. Шишкин), в 1969 г. «Краткий определитель сорных растений Белоруссии». Начиная с 1965 г. семь изданий выдержала книга «Лекарственные растения» под редакцией А. Ф. Гаммерман, И. Д. Юркевича и И. Д. Мишенина.

Флористические исследования в 60–70-е гг. интенсивно проводились в Институте экспериментальной ботаники АН БССР, заповеднике Беловежская пуща (Б. М. Зефилов, В. Н. Николаева), Центральном ботаническом саду АН БССР (Н. В. Смольский).

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

В 1931 г. в составе Академии наук БССР был создан Институт биологии, возглавляемый В. А. Михайловской, в состав которого входил сектор ботаники с Ботаническим садом, выделенным в 1933 г. в самостоя-

ятельное научное учреждение. В экспериментальном отделе Ботанического сада под руководством крупнейшего белорусского ботаника В. Ф. Купревича велись исследования по изучению влияния грибных инфекций на физиологические процессы у растений.

В 1963 г. на базе Института биологии был основан Институт экспериментальной ботаники. В 60–80-е гг. в нем работали известные белорусские ботаники: Т. Н. Годнев, Н. Д. Нестерович, И. Д. Юркевич, А. С. Вечер, Н. А. Дорожкин.

В настоящее время ботанические исследования в республике проводятся в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ИЭБ), в Центральном ботаническом саду (ЦБС), в Белорусском, Гомельском, Витебском, Брестском государственных университетах, Белорусском государственном педагогическом университете, Горецкой сельскохозяйственной академии, Белорусском технологическом университете, Березинском биосферном заповеднике, в Беловежской пуще.

Ботаники как наука и ее разделы

Ботаника – раздел биологии, занимающийся изучением растений, их строением, развитием, распространением и процессами жизнедеятельности. В настоящее время ботаника представляет совокупность целого ряда взаимосвязанных разделов:

Морфология растений – изучает внешнее строение растений, исследует закономерности и обусловленность их внешней формы.

Анатомия растений – изучает особенности внутреннего строения растений.

Цитология растений – изучает особенности строения клеток растений.

Физиология растений – изучает процессы жизнедеятельности растений: фотосинтез, дыхание, питание, обмен веществ, рост, развитие.

Экология растений – изучает взаимодействия между растительными организмами, а также между растениями и средой их обитания.

Систематика растений – занимается классификацией и номенклатурой растений.

В качестве прикладных ботанических дисциплин выступают **фармакогнозия**, объектом исследования которой являются лекарственные растения, **фитопатология**, изучающая заболевания растений, **агробиология**, изучающая культурные растения.

Значение растений в природе:

1. Участвуют в образовании органических веществ, накапливают в продуктах фотосинтеза большое количество химической энергии.

2. Поддерживают необходимый для существования большинства организмов уровень кислорода в атмосфере.

3. Предотвращают накопление в атмосфере избытка углекислого газа.

4. Игрывают ведущую роль в круговороте минеральных и органических веществ, что обеспечивает непрерывное существование жизни на Земле.

5. Растительность существенно влияет на климат, формирует температурный режим планеты.

6. Выделяемый растениями O_2 защищает биосферу от ультрафиолетовых лучей, которые губительны для всего живого на Земле.

7. Растения принимают активное участие в формировании почв, предотвращают их эрозию, укрепляют овраги и горные склоны.

8. Обуславливают накопление воды на поверхности Земли, способствуют образованию болот, поддерживают полноводие рек.

9. Участвуют в образовании залежей полезных ископаемых (каменный и бурый уголь, сланцы, торф).

10. Имеет огромное значение как первичное трофическое звено в цепях питания.

11. Выделяют в атмосферу вещества (фитонциды), которые губительно влияют на болезнетворные бактерии.

Значение растений в жизни человека:

1. Используются в пищу:

- хлебные злаки;
- овощи;
- плодовые растения;
- зернобобовые;
- масличные;
- сахаристые растения;
- кормовые травы на корм домашних животных.

2. Являются источником лекарственного сырья.

3. Являются источником сырья для ряда отраслей промышленности:

- прядильные (волокнистые);
- дубильные растения;
- эфиромасличные;
- каучуконосные;
- красильные растения;
- строительный материал;
- целлюлозно-бумажная промышленность;
- декоративные растения.

4. Эстетическое значение и защита от индустриальных шумов.

Отличительные особенности растений

Растительный мир богат и разнообразен, включает свыше 500 000 видов, из которых 200 000 – цветковые. Среди этой большой группы встречаются одноклеточные водоросли, которые можно увидеть только в микроскоп, и гиганты растительного мира – секвойи и секвойядендроны, высота которых может достигать 112 м.

Растения характеризуются рядом особенностей организации, которые позволяют выделить их в особое царство. Отличительными признаками этой группы:

- автотрофный способ питания, способность создавать органические вещества из неорганических, используя энергию Солнца;
- наличие жесткой целлюлозной клеточной оболочки, придающей клеткам растений определенную форму и прочность;
- осмотрофный способ поглощения пищи (путем всасывания);
- малоподвижный образ жизни;
- неограченный рост.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Ткани – это устойчивые, закономерно повторяющиеся, группы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций.

Ткань называется **простой**, если все ее клетки одинаковы по форме и выполняют одну функцию.

Сложные ткани состоят из клеток, неодинаковых по форме, строению и выполняемым функциям, но связанных общим происхождением.

Все ткани растений можно разделить на две группы: **временные** и **постоянные**.

По анатомо-физиологическому принципу выделяют следующие виды тканей: **образовательные, покровные, механические, проводящие, ткани основной паренхимы (ассимиляционные, запасные, воздухоносные), выделительные**.

Образовательные ткани

Образовательные ткани – ткани, состоящие из интенсивно делящихся и сохраняющих физиологическую активность на протяжении всей жизни клеток, обеспечивающих непрерывное нарастание массы растения и предоставляющих материал для образования различных специализированных тканей.

У взрослых растений образование новых клеток приурочено к определенным участкам – меристемам. Важная особенность меристем состоит в том, что одни ее клетки (**инициальные**) способны делиться неограни-

ченное число раз, обеспечивая непрерывное нарастание массы растения; другие клетки, являющиеся производными от инициалей, делятся только ограниченное количество раз и затем переходят к специализации.

Меристемы состоят из плотно расположенных мелких клеток с большими ядрами и тонкими оболочками. По местоположению меристемы можно разделить на апикальные, латеральные, интеркалярные и раневые (рис. 1).

Апикальные (верхушечные) меристемы располагаются на верхушке побегов и на кончике всех молодых корешков и обеспечивают рост растения в длину.

Латеральные (боковые) меристемы способствуют росту осевых органов в толщину и располагаются вдоль корня или стебля. Первичные латеральные меристемы (*прокамбий*, *перицикл*) возникают непосредственно под апексами и являются их производными. Вторичные меристемы (*камбий* и *феллоген*) образуются из тканей первичных меристем или из клеток постоянных тканей в процессе упрощения их структуры и приобретения свойств меристемы.

Интеркалярные (вставочные) меристемы располагаются обычно у основания междоузлий и обеспечивают рост растения в длину.

Раневые (травматические) меристемы возникают при повреждениях растений. Клетки постоянных тканей, окружающие повреждение, дифференцируются, приобретают способность к делению и образуют раневую ткань – *каллус*. Клетки каллуса постепенно превращаются в клетки постоянной ткани (раневой пробки).

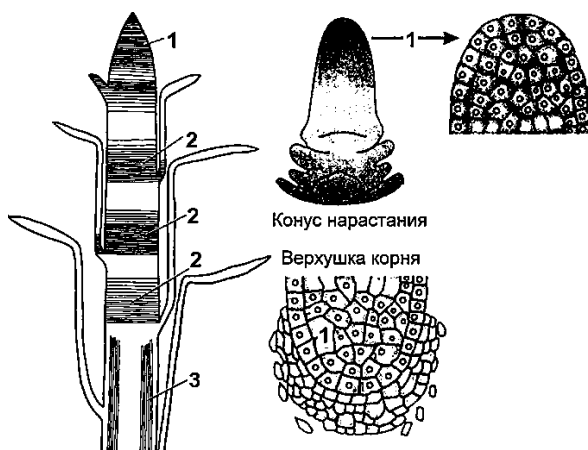


Рис. 1. Виды меристем:
1 – апикальная; 2 – интеркалярная; 3 – латеральная

Покровные ткани

Покровные ткани – это комплекс клеток, расположенных снаружи органа растения. Их функция заключается в предохранении растений от высыхания, действия низких и высоких температур, механических повреждений и других неблагоприятных факторов внешней среды, а также в осуществлении всасывания и выделения воды и других веществ.

Эпидермис – является первичной покровной тканью и располагается на поверхности листьев и молодых стеблей (рис. 2). Эпидермис состоит из живых, бесцветных, плотно прилегающих друг к другу клеток. Боковые стенки клеток извилистые, что повышает прочность их сцепления. Наружные стенки эпидермальных клеток наиболее утолщены и покрыты кутикулой – гидрофобным веществом, препятствующим излишнему испарению воды. Над кутикулой обычно откладывается воск, придающий поверхности органов сизоватый оттенок.

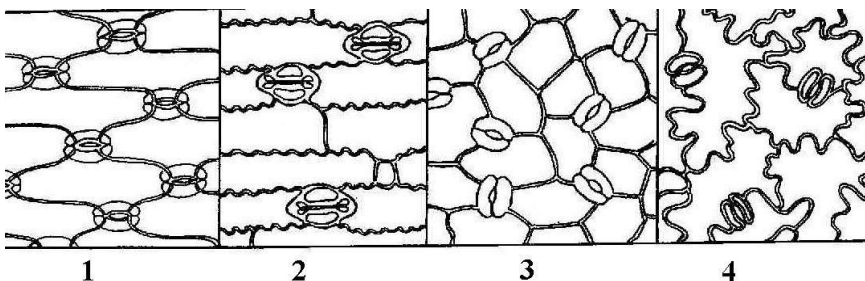


Рис. 2. Эпидерма листа различных растений:
1 – ирис; 2 – кукуруза; 3 – арбуз; 4 – буквица

Трихомы (волоски) представляют собой одно- или многоклеточные выросты эпидермиса (рис. 3). Если в образовании выроста задействованы ткани, лежащие под эпидермисом, такие выросты называют *эмергенциями* (шипы розы, волоски хмеля). Трихомы можно разделить на кроющие и железистые. *Кроющие* – это обычно мертвые образования, заполненные воздухом и покрывающие стебли и листья многих растений засушливых мест. *Железистые* – состоят из живых клеток, способных выделять смолы, сахара, эфирные масла, слизи. К основным функциям трихомов относят: защиту органов растений от перегрева, выведение токсичных солей из тканей листа, а также механическую и химическую защиту от насекомых.

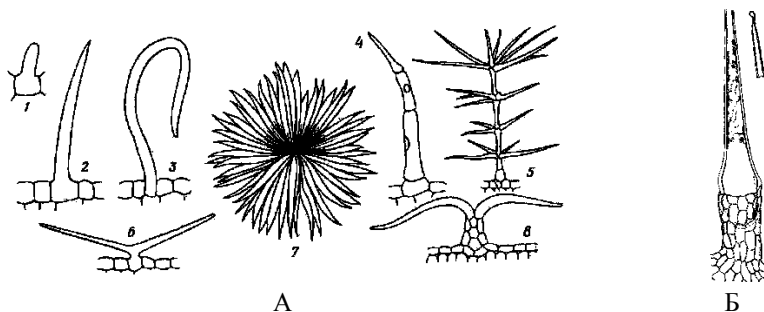


Рис. 3. А: кроющие волоски: 1–3 – простые одноклеточные, 4 – простой многоклеточный, 5 – ветвистый многоклеточный, 6 – простой двурогий, 7,8 – звездчатый (в плане и на поперечном разрезе листа). Б: железистый

Устьица являются высокоспециализированными эпидермальными клетками, выполняющими функцию газообмена и транспирации (рис. 4). У большинства наземных растений устьица располагаются на нижней стороне листа. Они представляют собой отверстия (устьичная щель), ограниченные двумя *закрывающими клетками*. Закрывающие клетки всегда живые и содержат много хлоропластов, митохондрий и рибосом. Под устьичной щелью располагается воздушная полость. Рядом с закрывающими клетками, как правило, находятся *побочные клетки*, отличающиеся от основных клеток эпидермиса размерами и формой и участвующие в движении устьиц. Закрывающие и побочные клетки составляют *устьичный аппарат*.

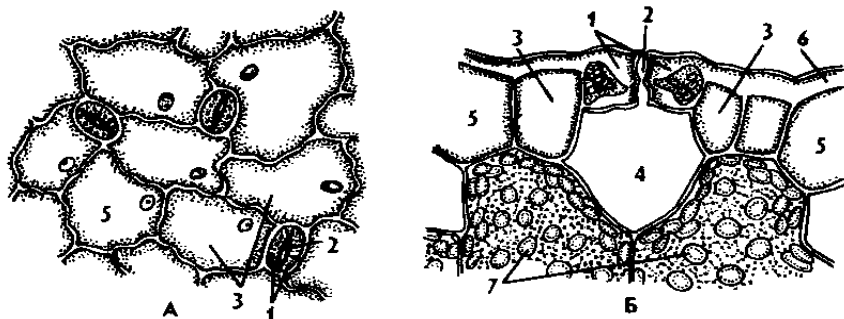


Рис. 4. Строение эпидермиса (А) и устьиц (Б): 1 – замыкающие клетки, 2 – устьичная щель, 3 – побочные клетки, 4 – воздушная полость, 5 – эпидермальные клетки, 6 – кутикула, 7 – клетки мезофилла с хлоропластами.

Перидерма – комплексная вторичная покровная ткань растений. Продолжительность жизни эпидермиса различна у разных видов и их органов. Например, на листьях и стеблях травянистых растений эпидермис сохраняется до конца их жизни. В стеблях и корнях, которые разрастаются в толщину путем вторичного роста, возникает вторичная покровная ткань – *феллема* (пробка). Вместе с *феллогеном* (пробковым камбием) и *феллодермой* она входит в состав *перидермы* (рис. 5).

Формирование перидермы начинается с заложения феллогена. Феллоген представлен меристематической тканью. На срезе он выглядит как слой, состоящий из прямоугольных клеток, уплощенных по радиусу органа. В результате деления клеток феллогена наружу откладываются клетки, стенки которых пропитываются суберином и отмирают, образуя слой пробки, а в середину откладываемые клетки остаются живыми, образуя феллодерму.

Феллодерма представлена одним или несколькими слоями радиально расположенных паренхимных клеток, выполняющих функцию питания феллогена.

Молодые клетки феллемы, отложенные феллогеном, имеют тонкие оболочки. Затем возникают вторичные оболочки, содержащие суберин и воск, вследствие чего их клеточная стенка опробковевает, теряет живое содержимое и заполняется воздухом.

Клетки перидермы плотно прилегают одна к другой, образуя сплошной непроницаемый слой, прорываемый лишь специальными образованиями для газообмена – чечевичками. Выполняющая чечевички ткань образуется у побегов первого года еще до появления сплошного слоя феллогена в результате деления паренхимных клеток, лежащих под устьичным аппаратом. В последующие годы феллоген продуцирует и дополняет выполняющую ткань новыми слоями. С наступлением холодов феллоген откладывает под выполняющей тканью замыкающий слой из опробковевших клеток, который разрывается весной под напором новых клеток.

Перидерма образуется на стеблях, корнях, корневищах, клубнях, изредка на листьях и плодах. Она защищает органы растений от механических повреждений, излишнего испарения, а также заражения бактериями и грибами.

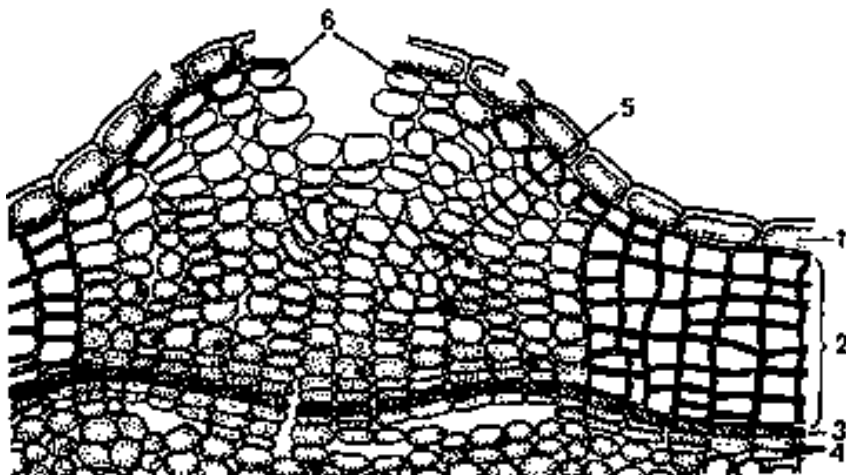


Рис. 5. Строение перидермы и чечевички черешни:
 1 – остатки эпидермиса; 2 – пробка; 3 – феллоген; 4 – феллодерма;
 5 – выполняющая ткань чечевички; 6 – закрывающий слой

Корка (ритидом) – наружная часть коры многолетних побегов и корней, состоит из омертвевших участков первичной коры и вторичной флоэмы (рис. 6). Эти две ткани разделяются перидермами, образуемыми неоднократно закладываемыми феллогенами. Периферические слои корки опадают, и старый слой феллогена отмирает. Вместо него дальше от центра закладывается новый слой и, таким образом, формируется несколько перидерм. Отмирание тканей, располагающихся между перидермами, обусловлено газо- и водонепроницаемостью входящей в перидерму пробки.

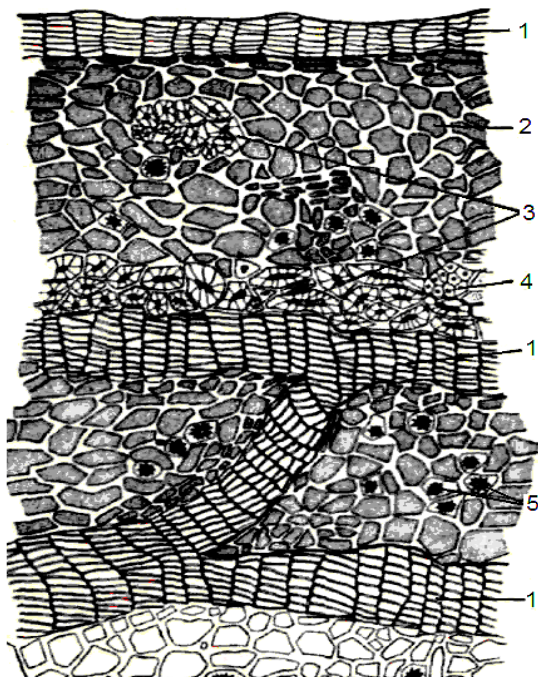


Рис. 6. Строение корки: 1 – феллема, 2 – коровая паренхима, 3 – склереиды, 4 – лубяные волокна, 5 – клетки с друзами

Корка защищает растения от солнечных ожогов, перегрева, испарения воды, вымерзания, вредителей и инфекций.

По характеру заложения феллогена различают: кольцевую корку (виноград, лононос) и чешуйчатую корку (дуб, сосна). Особенно мощная корка развивается на старых стволах и корнях деревьев. У кустарников много корки не образуется, так как она обычно быстро сбрасывается. У некоторых древесных растений (например, у бука) корки нет.

Частота сбрасывания корки, как и возраст первого ее отделения, варьируют у различных растений. У винограда и земляничного дерева корка опадает ежегодно, другие растения меняют ее постепенно. У винограда корка отделяется уже в первый год жизни побега, у яблони, груши – на 6–8 году, у липы – на 10–12, у дуба – на 25–30, у пихты, граба – в возрасте 50 лет и более. Причиной сбрасывания корки, помимо естественного развития растения, могут быть грибы, лишайники, механические повреждения перидермы. Вместе с коркой растение освобождается от накопившихся вредных продуктов метаболизма.

Механические ткани

Механические ткани обуславливают прочность растениям. Стенки клеток, составляющих эти ткани, утолщены. Механические ткани чаще всего выполняют свои функции в сочетании с остальными тканями растения и образуют их армировку. К данному типу тканей относятся колленхима и склеренхима.

Колленхима – эластичная опорная ткань, состоящая из живых клеток с неравномерно утолщенными, но не одревесневшими первичными оболочками. Колленхима придает прочность органам на растяжение. Клетки колленхимы живые, вследствие чего они способны растягиваться при росте органа. В зависимости от характера утолщения стенок различают *уголковый* (оболочка утолщается в углах, где сходятся 3–5 клеток), *пластинчатый* (тангенциальные стенки утолщаются сплошными параллельными слоями) и *рыхлый* (утолщение оболочек происходит на участках, примыкающих к межклетникам) типы колленхимы (рис. 7).

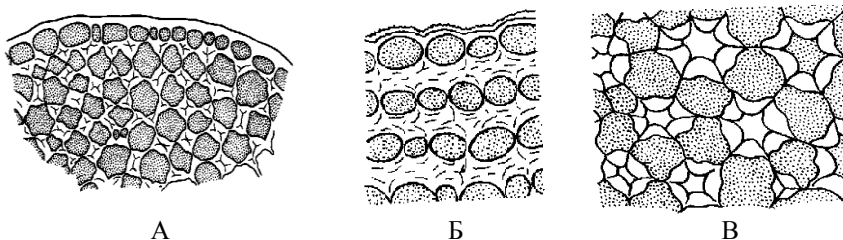


Рис. 7. Типы колленхимы: А – уголковая; Б – пластинчатая; В – рыхлая

Склеренхима – состоит из мертвых клеток с равномерно утолщенными и, как правило, лигнифицированными оболочками. Ее составляют два типа клеток: склеренхимные волокна и склереиды (рис. 8–9).

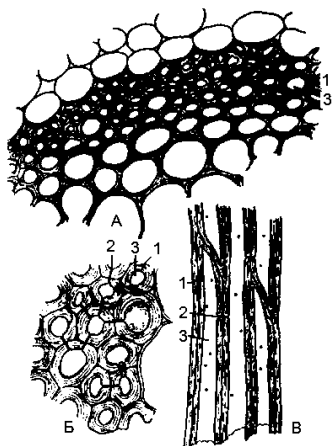


Рис. 8. Склеренхимные волокна:

А, Б – поперечный срез;

В – продольный разрез

1 – оболочка клетки,

2 – простая пора,

3 – полость клетки

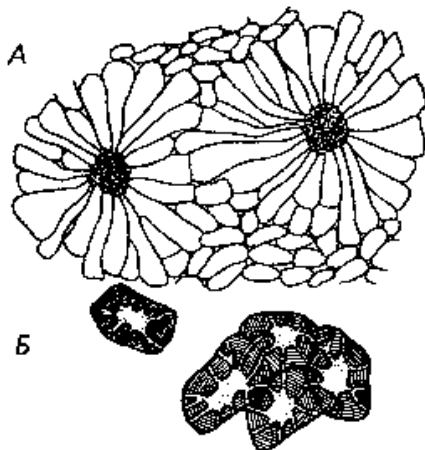


Рис. 9. Склерейды:

А – при малом увеличении);

Б – при большом увеличении

Склеренхимные волокна образованы мертвыми прозенхимными клетками с острыми концами и толстыми оболочками, имеющими простые поры. Склеренхимные волокна обеспечивают прочность органов на излом.

Склерейды представляют собой мертвые клетки разнообразной формы с очень толстыми оболочками, пронизанными поровыми каналами. Клеточные стенки склерейд одревесневают, в них откладываются известь, кремнезем, суберин, вследствие чего протопласт отмирает. Встречаются в плодах, листьях, стеблях, где располагаются поодиночке или группами (например, в мякоти плода груши). Склерейды, располагающиеся плотно, без межклетников, образуют косточки плодов сливы, вишни, абрикоса, скорлупу грецкого ореха. Склерейды придают прочность органов на сжатие.

Наряду с волокнами и склерейдами, составляющими склеренхиму, в проводящей ткани высших растений имеются клетки, также специализирующиеся на выполнении опорной функции. Это *древесинные* (волокна либриформа) и *лубяные* волокна. Они отличаются от волокон типичной склеренхимы происхождением, поэтому рассматриваются как структурные элементы тех тканей, в которых образовались.

Проводящие ткани

Проводящие ткани выполняют функцию транспортировки по растению воды и питательных веществ. Они образуют в теле растения непрерывную разветвленную систему, соединяющую все его органы. Ткань, по которой передвигаются вода и растворенные в ней минеральные вещества, называется *ксилемой*. Транспорт продуктов ассимиляции осуществляет второй тип проводящей ткани – *флоэма*.

Ксилема или древесина – основная водопроводящая ткань наземных сосудистых растений. Она является сложной тканью и включает: *трахеальные элементы*, *древесинные волокна* и *древесинную паренхиму*.

К трахеальным элементам относят трахеиды и сосуды.

Трахеиды – прозенхимные, мертвые клетки длиной в несколько миллиметров, шириной в десятые и сотые доли миллиметра, с утолщенными одревесневшими оболочками, несущими поры, через которые происходит фильтрация растворов из одной трахеиды в другую (рис. 10).

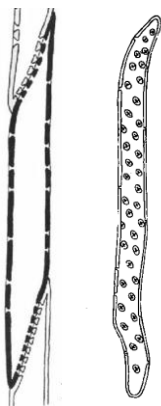


Рис. 10. Внешний вид трахеид

Формируются трахеиды из прокамбиальных пучков верхушечной меристемы, а также из камбия. Трахеиды передают растворы не только в продольном направлении, но и в горизонтальном, лежащие рядом проводящие и паренхимные элементы. Поэтому боковые стенки у них водопроницаемы. В то же время они имеют различные утолщения, что играет огромное биологическое значение, так как при относительно экономном расходовании органического вещества такие водопроводящие элементы оказываются устойчивыми к сжатию и растяжению, и в то же время проницаемы.

У большинства папоротникообразных и голосеменных трахеиды служат единственным проводящим элементом в ксилеме. Их наличие считается признаком примитивности и древности вида. Кроме проводящей функции, трахеиды несут механическую нагрузку. В стволах хвойных, например, один или два наружных слоя трахеид выполняют функцию транспортировки воды, а все внутренние слои, то есть почти вся масса трахеид, воду не проводят и функционируют как механическая ткань.

Сосуды – проводящие элементы ксилемы, представляющие собой длинные полые трубки, образованные одним рядом клеток (члеников) со сквозными отверстиями (перфорациями) на поперечных стенках, по ко-

торым происходит передвижение воды и растворенных в ней минеральных веществ. Сосуды характерны для большинства покрытосеменных растений. *Членики сосудов* располагаются один под другим, образуя длинную полую трубку. Основное отличие сосудов от трахеид состоит в том, что их поперечная перегородка имеет сквозные отверстия (перфорации), вследствие чего значительно увеличивается скорость передвижения воды.

Еще до завершения роста члеников сосудов начинается отложение слоев вторичной оболочки). Каждый из них отличается направлением ориентации микрофибрилл, характерным для данного типа элементов ксилемы. В тех участках первичной оболочки, где позднее образуются перфорации, вторичная оболочка не откладывается, но за счет разбухания пектинового вещества межклеточной пластинки эти участки несколько утолщаются.

В самых ранних по времени образования трахеальных элементах вторичная оболочка может иметь форму колец, не связанных друг с другом (кольчатые сосуды). Позднее появляются трахеальные элементы со спиральными утолщениями, затем с лестничными утолщениями (сосуды с утолщениями, которые могут быть охарактеризованы как плотные спирали, витки которых связаны между собой). Сосуды с относительно небольшими округлыми участками первичной оболочки, не прикрытыми изнутри вторичной оболочкой, называют пористыми (рис. 11).

Вторичная оболочка, а иногда и первичная, как правило, пропитываются лигнином. Это придает им дополнительную прочность, но ограничивает возможности дальнейшего роста органа в длину. Одновременно с одревеснением боковых клеток сосуда идет процесс разрушения поперечных стенок между члениками: они ослизняются и постепенно исчезают. Так формируется перфорация. Вокруг перфорации всегда сохраняется остаток продырявленной стенки в виде ободка – *перфорационный пояс*.

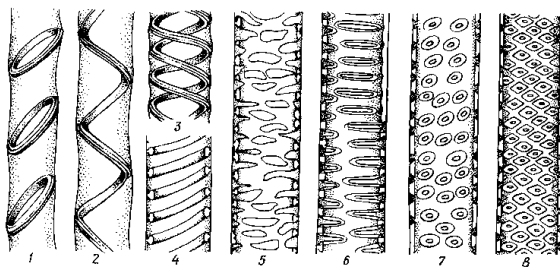


Рис. 11. Типы утолщений и поровости боковых стенок у трахеальных элементов: 1 – кольчатое, 2–4 – спиральные, 5 – сетчатое утолщения; 6 – лестничная, 7 – супротивная, 8 – очередная поровость

После образования перфорации протопласт отмирает, его остатки в виде бородавчатого слоя выстилают стенки члеников сосудов. В результате последовательных структурных изменений формируется сплошная полая трубка сосуда, пространство в которой заполняется водой.

Древесинные волокна (волокна либриформа) выполняют опорную и защитную функции для трахеальных элементов. Они эволюционно возникли из трахеид, их преобразование шло в направлении потери проводящей функции, изменения окаймленных пор в простые и повышения механической прочности.

Древесинная паренхима часто окружает трахеальные элементы (рис. 12). Она регулирует поступление и скорость движения растворов и служит местом запаса питательных веществ.

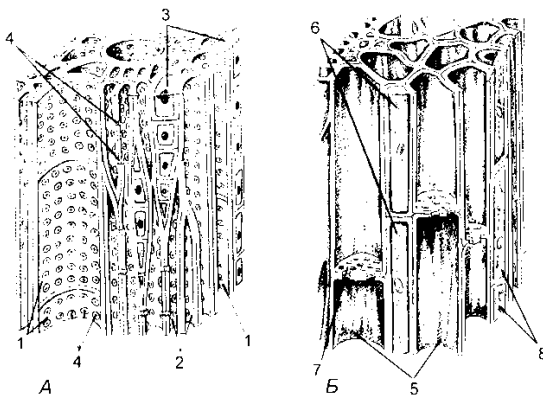


Рис. 12. Проводящие ткани: А – ксилема; Б – флоэма
1 – сосуды ксилемы; 2 – трахеиды; 3 – клетки древесной паренхимы;
4 – поры; 5 – ситовидные трубки; 6 – клетки-спутницы;
7 – ситовидные поля; 8 – клетки лубяной паренхимы

Собранные в горизонтальные полосы участки паренхимных клеток образуют так называемые *древесинные лучи*, передающие растворы в радиальном направлении. Рассеянная среди трахеальных элементов паренхима, в виде вертикальных тяжей тянущаяся вдоль осевых органов, называется *древесинной, или тяжевой*. Клетки паренхимы могут образовывать выросты в полость сосудов – *тиллы*. Тиллообразование усиливает механическую прочность центральной части стволов деревьев.

По происхождению и заложению различают первичную и вторичную ксилемы. Первичная возникает из прокамбия. В ней выделяют *протоксилему* и появляющуюся позже *метаксилему*. Первичная часто состоит из трахеальных элементов примитивного строения (с кольчатым, спиральным утолщением клеточных оболочек). Вторичная образуется из камбия и называется *древесиной*.

Формирование элементов в первичной ксилеме из прокамбия может идти тремя путями:

1) центростремительно (первые элементы протоксилемы образуются на периферии, а метаксилема – в центре). Этот тип образования первичной ксилемы называется *экзархным*;

2) центробежно (вычленение клеток ксилемы из прокамбия идет от центра к периферии). В этом случае выделяют две его модификации:

– *центрархный* тип (прокамбий расположен в виде одного пучка в центре и откладывает проводящие элементы наружу);

– *эндархный* (прокамбий расположен в виде колечка);

3) *мезархный* (первые элементы ксилемы закладываются в центральной части прокамбиального тяжа, а последующее появление других элементов идет и к центру, и к периферии).

Флоэма или луб (рис. 13) – проводящая ткань сосудистых растений, по которой происходит транспорт продуктов фотосинтеза к частям растения, где происходит их использование (подземные части, конусы нарастания) или накопление (зреющие семена, плоды).

Первичная флоэма, которую подразделяют на *протофлоэму* и *метафлоэму*, дифференцируется из прокамбия, вторичная (луб) – является производной камбия. В состав флоэмы входят ситовидные элементы, клетки-спутницы, лубяные волокна и клетки паренхимы.

Ситовидные элементы – это живые прозенхимные клетки, выполняющие проводящую функцию. На их стенках находятся ситовидные поля – участки клеточной оболочки, пронизанные многочисленными отверстиями, через которые посредством плазмодесм сообщаются протопласты соседних ситовидных элементов.

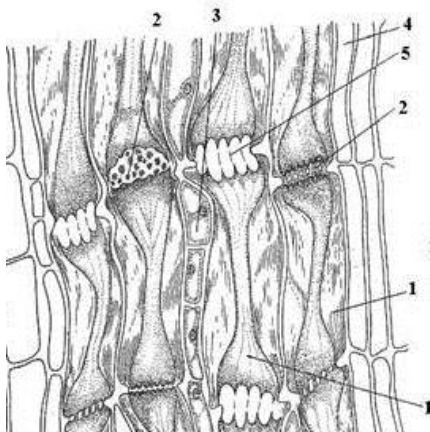


Рис. 13. Флоэма стебля тыквы:

- 1 – членик ситовидной трубки;
- 2 – ситовидная пластинка;
- 3 – сопровождающая клетка;
- 4 – лубяная (флоэмная) паренхима;
- 5 – закупоренная ситовидная пластинка

Рассмотрим гистогенез ситовидной трубки. Клетка меристемы, дающая начало членику ситовидной трубки, делится продольно на две клетки разных размеров. Большая клетка превращается в членик ситовидной трубки, меньшая – в клетку-спутницу (или в 2–3 клетки в случае дополнительного деления). Клетка ситовидной трубки растягивается, ее оболочка утолщается, но не одревесневает. На концах образуются ситовидные пластинки с перфорациями на месте плазмодесм. На стенках этих отверстий откладывается полисахарид *каллоза*. По окончании деятельности трубки она закупоривает перфорацию. В протопласте появляются округлые тельца флоэмного белка (Ф-белка); позже тельца теряют округлые очертания и образуют тяжи, проходя через перфорации из клетки в клетку. Ф-белок способствует проведению веществ из одной клетки в другую. Далее разрушаются тонопласт и ядро, клеточный сок смешивается с гиалоплазмой, однако ситовидная трубка остается живой и проводит ассимиляты.

Важная роль в проведении органических веществ принадлежит *клеткам-спутницам*, имеющим многочисленные плазматические связи с ситовидными трубками. Кроме того, предполагается, что клетки-спутницы участвуют в регуляции метаболизма ситовидных трубок, лишенных в зрелом состоянии ядра.

Лубяные волокна ничем не отличаются от описанных выше волокон склеренхимы. Иногда они обнаруживаются и в первичной флоэме, но

Различают два типа ситовидных элементов:

– *ситовидные клетки* – длинные с заостренными концами, ситовидные поля – по продольным стенкам, лишены клеток-спутниц, ядро уменьшено;

– *ситовидные трубки* – состоят из коротких члеников, расположенных друг над другом, ситовидные поля – на поперечных стенках, образующих ситовидную пластинку, имеют клетки-спутницы и в зрелом состоянии лишены ядра.

Ситовидные трубки функционально более совершенны, чем ситовидные клетки, и характерны для покрытосеменных растений.

чаще их можно встретить во вторичной флоэме двудольных. Здесь эти клетки образуют вертикальные тяжи. Как известно, вторичная флоэма во время роста испытывает растяжение; возможно, что склеренхима помогает ей противостоять этому воздействию.

Лубяная паренхима по своему строению сходна с любой другой паренхимой, но клетки ее обычно вытянуты. Во вторичной флоэме паренхима присутствует в виде сердцевинных лучей и вертикальных рядов, также, как и описанная выше древесинная паренхима. Функции у лубяной и древесинной паренхимы одинаковы. В клетках лубяной паренхимы протекают обменные реакции и запасаются некоторые вещества.

Лубяная паренхима и лубяные волокна имеются только у двудольных, у однодольных они отсутствуют.

Проводящие пучки

В большинстве случаев ксилема и флоэма расположены рядом и образуют *проводящие пучки*. Проводящий пучок развивается из прокамбия. Сначала он состоит из только первичных проводящих тканей: протофлоэмы, дифференцирующейся самой первой, и образующейся позднее протоксилемы. В дальнейшем их сменяют метаксилема и метафлоэма. В стеблях двудольных растений еще до окончания формирования различных первичных проводящих тканей из клеток прокамбия, расположенных в средней части, вычлениются клетки камбия. В этом случае говорят, что проводящий пучок становится открытым. Камбий дает начало вторичной ксилеме и флоэме. Если в проводящем пучке камбий отсутствует, то проводящий пучок называют закрытым. Закрытые пучки характерны для однодольных растений.

По взаимному расположению ксилемы и флоэмы, а также наличию и отсутствию камбия выделяют следующие типы проводящих пучков (рис. 14):

- *коллатеральные* – пучки, в которых флоэма расположена снаружи от ксилемы. Могут быть открытыми (с камбием) и закрытыми (без камбия);

- *биколлатеральные* – пучки, в которых флоэма прилегает к ксилеме снаружи и изнутри. Между наружной флоэмой и ксилемой находится камбий, то есть биколлатеральный открытый пучок;

- *радиальные* – пучки, в которых экзархные первичные ксилема и флоэма располагаются чередующимися радиальными тяжами. Такие пучки характерны для корней. Количество тяжей ксилемы всегда равно количеству тяжей флоэмы. По числу тяжей ксилемы (а значит, и флоэмы) выделяют: *монархные* (встречаются крайне редко, характерны для некоторых видов папоротника уховника), *диархные* (наиболее распростра-

нённый тип радиальных проводящих пучков); *три-, тетра-, пентархные* и *полиархные* (характерны для однодольных) проводящие пучки;

– *концентрические* – пучки, у которых одна из тканей (ксилема или флоэма) окружает другую. Среди них различают: *амфиазальные* (ксилема окружает флоэму), *амфикрибральные* (ксилема окружена флоэмой).

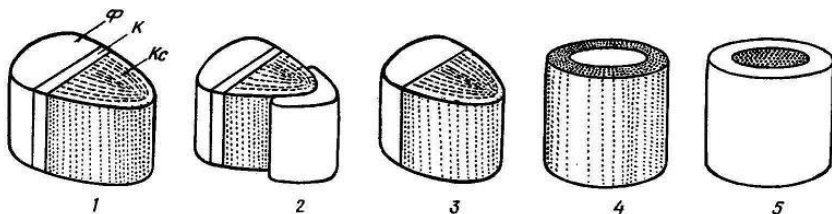


Рис. 14. Некоторые типы проводящих пучков: 1 – открытый коллатеральный; 2 – открытый биколлатеральный; 3 – закрытый коллатеральный; 4 – концентрический закрытый центрофлоэмный; 5 – концентрический закрытый центроксилемный; К – камбий; Кс – ксилема; Ф – флоэма

Ткани основной паренхимы

Ткани основной паренхимы представляют собой группу специализированных тканей, заполняющих пространства внутри тела растения между проводящими и механическими тканями.

Хлоренхима или **ассимиляционная ткань** расположена под эпидермисом в листьях, не одревесневших стеблях, незрелых плодах, чашелистиках, в зеленых частях растений. Ее основная функция – фотосинтез. Клетки ассимиляционной ткани обычно паренхимные, тонкостенные, с большим количеством хлоропластов без межклетников (рис. 15).

Запасающая паренхима представлена паренхимными тонкостенными клетками, в которых откладываются крахмал, белки, сахара, масла, вода. Данный тип тканей может быть локализован в различных органах растений: семенах, корнях, клубнях, луковицах, корневищах, стеблях, листьях (рис. 16).

Аэренхима или **воздухоносная паренхима** состоит из крупных паренхимных клеток, расположенных рыхло с большими межклетниками. Аэренхима хорошо развита у водных растений, а также видов, произрастающих на уплотненных и заболоченных почвах, где затруднено поглощение кислорода корнями (рис. 17). Основная функция этой ткани – газообмен, а у водных растений – уменьшение удельного веса.

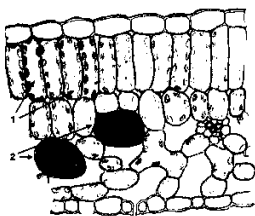


Рис. 15. Лист красавки:
1 – хлоренхима;
2 – клетки, заполненные
кристаллами оксалата
кальция

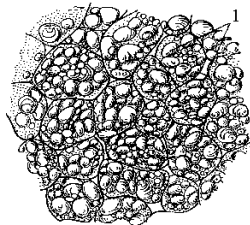


Рис. 16. Запасаящая
паренхима клубня
картофеля:
1 – крахмальные зерна

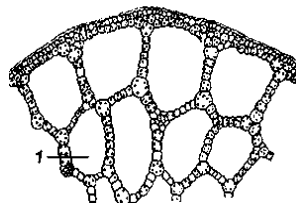


Рис. 17. Аэренхима рдеста:
1 – межклетник

Выделительные (секреторные) ткани

Секреторными тканями принято называть структуры, выделяющие терпены, полисахариды, соли, воду и другие соединения. Иногда эти вещества представляют собой конечные продукты обмена, иногда – выполняют функцию защиты от насекомых, от поедания животными, предохраняют от загнивания древесины. Различают наружные и внутренние выделительные ткани.

Наружные секреторные ткани

Железистые волоски представляют собой трихомы, или эмергенцы (производные эпидермиса и лежащих под ним тканей), и являются обычно многоклеточными структурами. Выполняют выделительную и защитную функцию.

Гидатоды выделяют воду и соли на поверхность листа из его внутренних частей. Этот процесс называют *гуттацией*. Гидатоды обычно располагаются по краю листа. Гуттация происходит при временном избыточном поступлении воды и затрудненной транспирации.

Нектарники выделяют сахаристую жидкость, привлекающую насекомых. Обычно располагаются в цветках.

Осмофоры – железы, выделяющие летучий секрет, представленный в основном эфирными маслами. Служат для привлечения насекомых-опылителей.

Пищеварительные железы встречаются у насекомоядных растений и выделяют пищеварительные ферменты и другие вещества, с помощью которых перевариваются пойманные насекомые.

Внутренние секреторные ткани

Идиобласты – клетки, рассеянные среди других тканей и накапливающие различные вещества (оксалат кальция, терпены, слизи). Оболочка клеток утолщается и для изоляции секрета от окружающих клеток на ней откладывается суберин.

Вместилища выделений встречаются у растений разных систематических групп, они разнообразны по форме, величине, происхождению. По происхождению выделяют лизигенные и схизогенные вместилища (рис. 18).

Лизигенные вместилища возникают в результате растворения группы клеток, обособившихся внутри какой-либо ткани. Их деление приводит к образованию небольшого очага мелких клеток, вырабатывающих секрет. Впоследствии оболочки этих клеток растворяются и на их месте формируется полость, заполненная секретом. Лизигенные вместилища встречаются в коже citrusовых, листьях эвкалипта.

Схизогенные вместилища развиваются из межклетников. При этом клетки, прилегающие к вместилищу, становятся эпителиальными, вырабатывают и выделяют в полость экскреторное вещество. Эпителий изолирует секрет от живых тканей. Схизогенные вместилища хорошо развиты у хвойных (смоляные ходы), некоторых сложноцветных, зонтичных.

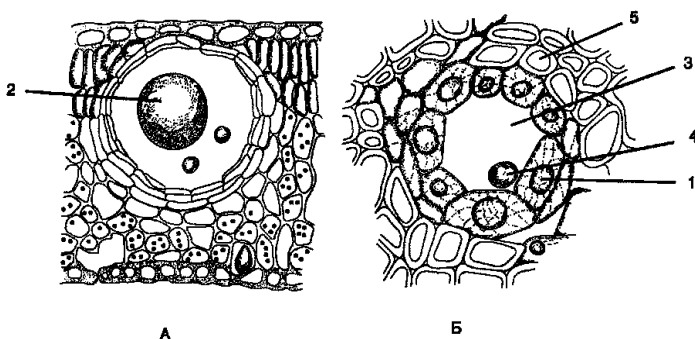


Рис. 18. Вместилища выделений:

- А – лизигенное вместилище эфирных масел в листе лимона;
 Б – схизогенное вместилище (смоляной ход) в древесине сосны:
 1 – клетки эпителия; 2 – капли эфирного масла; 3 – смоляной ход;
 4 – капля смолы; 5 – склеренхима

Млечники – клетки или ряды клеток, содержащие в вакуолях млечный сок (латекс). Млечники бывают двух типов: *членистые* и *нечленистые*. Первые возникают из нескольких отдельных млечных клеток, которые в местах соприкосновения друг с другом растворяют оболочки. Их протопласты и вакуоли сливаются в единую разветвленную систему. Членистые млечники характерны для сложноцветных, маковых и многих других. Нечленистые млечники представляют собой одну гигантскую клетку, которая непрерывно растет, удлиняется и ветвится. Такими млечниками обладают молочайные, тутовые.

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. КОРЕНЬ

Понятие об органах растений

Орган – часть тела организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции. Тело высших растений дифференцировано на вегетативные и генеративные (репродуктивные) органы.

Вегетативные органы – части растения, выполняющие основные функции питания и обмена веществ с внешней средой. К основным вегетативным органам относят: листостебельные побеги, обеспечивающие фотосинтез; корни, обеспечивающие водоснабжение и минеральное питание. Вегетативные органы второго порядка у побега – лист (боковой орган), стебель (осевой орган).

Корень. Функции корня

Корень – это осевой вегетативный орган растений, имеющий радиальное строение, неограниченный рост и, обладающий положительным геотропизмом.

Образование корней было значительным эволюционным достижением, благодаря которому растения приспособились к более совершенному почвенному питанию и смогли образовывать крупные побеги, поднимающиеся вверх, к солнечному свету.

Функции корня:

- укрепление растения в субстрате;
- поглощение воды и растворенных минеральных веществ;
- синтез некоторых органических веществ;
- запас питательных веществ;
- вегетативное размножение.

Виды корней и типы корневых систем

Корень, развивающийся из зародышевого корешка семени, называется *главным*. От него отходят *боковые* корни, способные к ветвлению. Корни, развивающиеся от надземных частей растений (стебель, лист), называют *придаточными* (рис. 19).

Совокупность всех корней растения составляет *корневую систему*. Различают два основных типа корневых систем: *стержневую*, имеющую хорошо развитый главный корень, который длиннее и толще других, и *мочковатую*, в которой главный корень отсутствует или не выделяется среди многочисленных придаточных корней. Стержневая корневая система характерна, главным образом, для двудольных растений, мочковатая – для большинства однодольных (рис. 20).

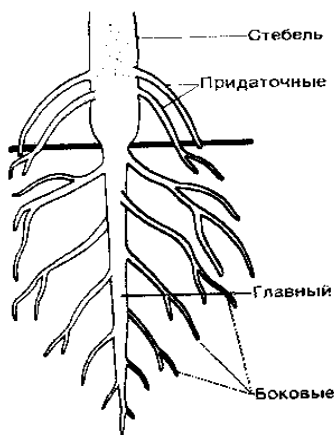


Рис. 19. Типы корней

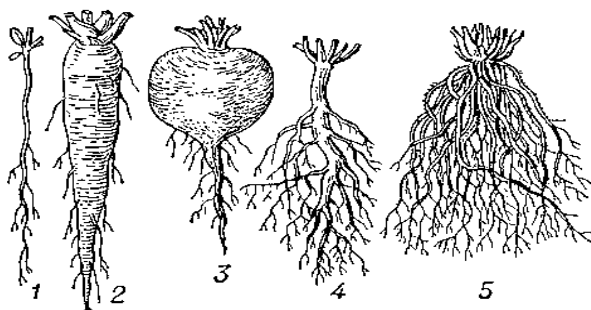


Рис. 20. Типы корневых систем:
1-4 – стержневая корневая система, 5 – мочковатая корневая система

Морфология корня

Корни весьма разнообразны по морфологическому строению. Они могут быть:

- по общей конфигурации: цилиндрические, веретенообразные, клубневидные, древовидные;
- по консистенции: мясистые, травянистые, одревесневшие;
- по способу ветвления и внешнему виду: простые, нитевидные, разветвленные;
- по распределению в почвенных горизонтах: поверхностные, глубинные, универсальные;
- по окраске: белые, черные, серые, коричневые, желтые, красные;
- по площади поперечного сечения: округлые, овальные, ребристые.

Зоны корня

На продольном разрезе корня различают следующие зоны: корневой чехлик, зона деления, зона роста, зона всасывания и проводящая зона (рис. 21).

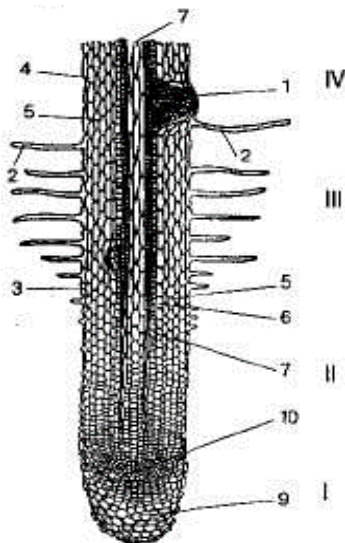


Рис. 21. Зоны молодого корня: I – корневой чехлик; II – зона роста; III – зона всасывания; IV – зона проведения; 1 – закладывающийся боковой корень; 2 – корневые волоски на эпиблеме; 3 – эпиблема; 4 – экзодерма; 5 – первичная кора; 6 – эндодерма; 7 – перицикл; 8 – осевой цилиндр; 9 – клетки корневого чехлика; 10 – апикальная меристема

Корень растет в длину благодаря делению клеток верхушечной меристемы. Кончик корня покрыт *корневым чехликом*, который защищает нежные (клетки апикальной меристемы) от механических повреждений и способствует продвижению корня в почве. Корневой чехлик, состоящий из живых тонкостенных клеток, непрерывно обновляется: по мере того как с его поверхности сплюсчиваются старые клетки, меристема образует новые молодые клетки. Клетки чехлика продуцируют слизь, которая обволакивает корень, облегчая его скольжение между частицами почвы. Продолжительность жизни клеток корневого чехлика 7–9 дней.

Зона деления находится за чехликом и представлена клетками апикальной меристемы. Ее длина около 1 мм. За счет деления клеток этой зоны происходит образование новых клеток.

За зоной деления расположена *зона растяжения (зона роста)* длиной всего несколько миллиметров. Рост клеток именно в этой зоне обеспечивает основное удлинение корня.

Зона всасывания (зона корневых волосков) длиной до нескольких сантиметров начинается над зоной растяжения. Поступление почвенного раствора в корень происходит преимущественно через зону всасывания, поэтому чем больше поверхность этого участка корня, тем лучше он выполняет свою основную всасывающую функцию. Именно в связи с этой функцией часть клеток кожицы корня вытянута в *корневые волоски* длиной 0,1–8 мм. Почти всю клетку корневого волоска занимает вакуоль, окруженная тонким слоем цитоплазмы. Ядро располагается в цитоплазме возле верхушки волоска. Корневые волоски способны охватывать частички почвы, как будто срастаются с ними, что облегчает поглощение из почвы воды и минеральных веществ. Поглощению способствует также выделение корневыми волосками различных кислот (угольной, яблочной, лимонной, щавелевой).

Формируются корневые волоски очень быстро (у молодых сеянцев яблони за 30–40 ч). У одного четырехмесячного растения ржи примерно 14 млрд корневых волосков с площадью поглощения около 400 м² и суммарной длиной более 10 тыс. км; поверхность всей корневой системы, включая корневые волоски, составляет примерно 640 м², то есть в 130 раз больше, чем у побега.

Функционируют корневые волоски недолго, обычно 10–20 дней. Сменяют отмершие корневые волоски в более нижней части корня новые. Таким образом, наиболее деятельная, всасывающая зона корней все время перемещается вглубь и в стороны вслед за растущими кончиками разветвлений корневой системы. При этом общая всасывающая поверхность корней все время увеличивается.

Далее располагается *зона проведения*. Она составляет основную массу корня и включает в себя элементы ксилемы и флоэмы. В этой зоне отсутствуют корневые волоски и образуются боковые корни.

Необходимо отметить, что переход от одной зоны к другой происходит постепенно, без резких границ. Некоторые клетки начинают удлиняться и дифференцироваться еще в зоне деления, в то время как другие достигают зрелости в зоне растяжения.

Анатомическое строение корня

На поперечном разрезе в корне отличают кору и центральный цилиндр (рис. 22).

Первичная кора покрыта эпидермисом, клетки которого участвуют в образовании корневых волосков. В связи с этим эпидермис корня называется *ризодермой* или *эпиблемой*.

В состав первичной коры входят экзодерма, паренхима и эндодерма. *Экзодерма* состоит из одного или нескольких слоев клеток, стенки которых способны утолщаться. После отмирания эпидермы эти слои коры выполняют функцию покровной ткани. Утолщения оболочки имеет и внутренний слой коры – *эндодерма*.

Центральный, цилиндр состоит из элементов проводящих тканей (ксилемы и флоэмы), окруженных кольцом живых клеток *перицикла*, способного к меристематической деятельности. За счет деления клеток перицикла образуются боковые корни. Внутреннюю часть центрального цилиндра у большинства корней занимает сложный проводящий пучок радиального строения: радиально расположенные участки первичной ксилемы чередуются с участками первичной флоэмы. У однодольных и папоротников первичная структура корня сохраняется в течение всей жизни. У двудольных и голосеменных растений за счет деятельности камбия образуется вторичная структура корня.

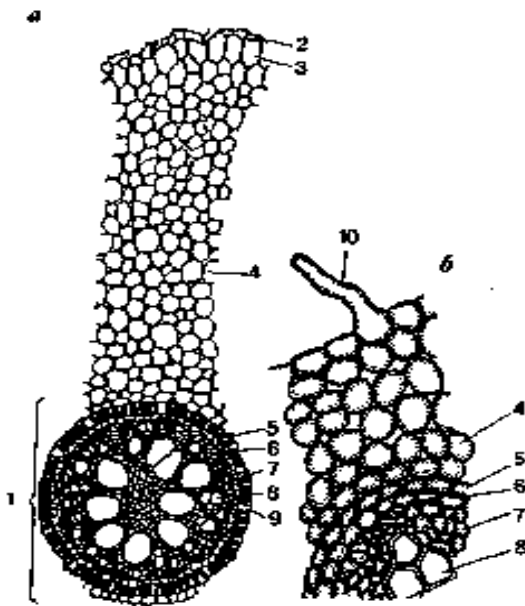


Рис. 22. Поперечный срез корня (а – однодольного, б – двудольного растения):
1 – центральный (осевой) цилиндр; 2 – остатки эпиблемы; 3 – экзодерма;
4 – паренхима первичной коры; 5 – эндодерма; 6 – перицикл; 7 – флоэма;
8 – ксилема; 9 – пропускные клетки эндодермы; 10 – корневой волосок

Вторичное строение корня

Вторичное строение корня, возникающее в результате деятельности вторичных меристем (камбия и феллогена), сопровождается ростом корня в толщину. Отличается от первичного строения корня наличием вторичной ксилемы, вторичной флоэмы и перидермы.

Вторичное утолщение корня происходит за счет деятельности вторичных боковых меристем – *камбия* и *феллогена*.

Камбий возникает в корнях из меристематических прокамбиальных клеток в виде прослойки между первичными ксилемой и флоэмой (рис. 23). Сначала камбиальные прослойки разобщены между собой, но вскоре клетки перицикла, лежащие против лучей ксилемы, делятся тангенциально и соединяют камбий в непрерывный слой, окружающий первичную ксилему. Камбий откладывает внутрь слои **вторичной ксилемы** (*древесины*) и наружу **вторичную флоэму** (*луб*). Если этот процесс длится долго, то корни достигают значительной толщины.

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

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

Ткани первичной коры не могут следовать за вторичным утолщением и обречены на гибель. Они заменяются вторичной покровной тканью – **перидермой**, которая может растягиваться на поверхности утолщающегося корня благодаря работе феллогена. **Феллоген** закладывается в перицикле и начинает откладывать наружу *пробку*, а внутрь – *феллодерму*. Первичная кора, отрезанная пробкой от внутренних живых тканей, отмирает и сбрасывается.

Клетки феллодермы и паренхима, образовавшаяся за счет деления клеток перицикла, образуют *паренхиму вторичной коры*, окружающую проводящие ткани. Снаружи корни вторичного строения покрыты перидермой. Кора образуется редко, лишь на старых корнях деревьев.

Многолетние корни древесных растений в результате длительной активности камбия нередко сильно утолщаются. Вторичная ксилема

у таких корней сливается в сплошной цилиндр, окруженный снаружи кольцом камбия и сплошным кольцом вторичной флоэмы. По сравнению со стеблем границы годовичных колец в древесине корня выражены значительно слабее, луб развит сильнее, сердцевинные лучи, как правило, шире.

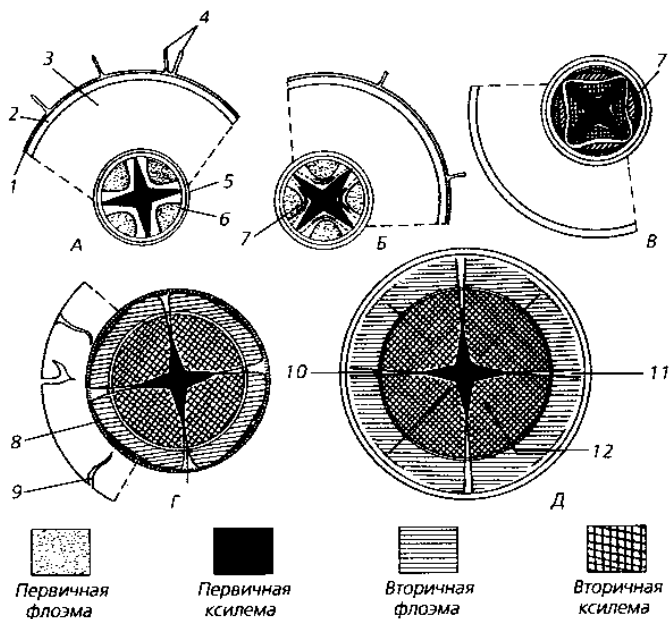


Рис. 23. Стадии вторичного утолщения корня двудольного растения:

- 1 – эпиблема; 2 – экзодерма; 3 – средний слой первичной коры;
4 – корневые волоски; 5 – эндодерма; 6 – перицикл; 7 – камбий; 8 – перидерма;
9 – разрыв первичной коры; 10 – межпучковый камбий; 11 – первичный паренхимный луч; 12 – вторичный флоэмноксилемный луч

Видоизменения (метаморфозы) корней

В процессе эволюции корни отдельных растений приобретали дополнительные функции. Одни из них стали резко отличаться по внешнему виду от типичных корней. Это и есть метаморфозы корней.

Корнеплод – это видоизмененный главный корень, выполняющий функцию запаса питательных веществ (рис. 24). Формирование корнеплодов характерно для двулетних растений из семейств: капустные (репа, редька, брюква, турнепс), сельдерейные (морковь, петрушка, сельдерей, пастернак), астровые (цикорий). Значительно реже корнеплоды формируются у однолетних (редис) и многолетних (катран) растений.

В первый год жизни у большинства корнеплодов развивается розетка листьев и корнеплод. Его верхняя часть несёт розетку листьев и образована укороченным стеблем. Собственно корень – обычно это главный корень проростка – ветвится, образуя боковые корни. Корнеплод состоит из разросшейся паренхимы вторичной ксилемы (семейство капустные) или вторичной флоэмы (семейство сельдерейные), а иногда коры (морковь). У свёклы кольцо прироста из ксилемы и флоэмы образуется несколькими кольцами камбия, а в паренхиме откладываются в запас питательные вещества. На втором году жизни из почек, находящихся в пазухах розеточных листьев, развивается цветущий и плодоносящий стебель. После оплодотворения и созревания семян растение отмирает.

Корневые шишки – значительные локальные утолщения придаточных или боковых корней в результате отложения запасных питательных веществ (батат, маниок, георгины).

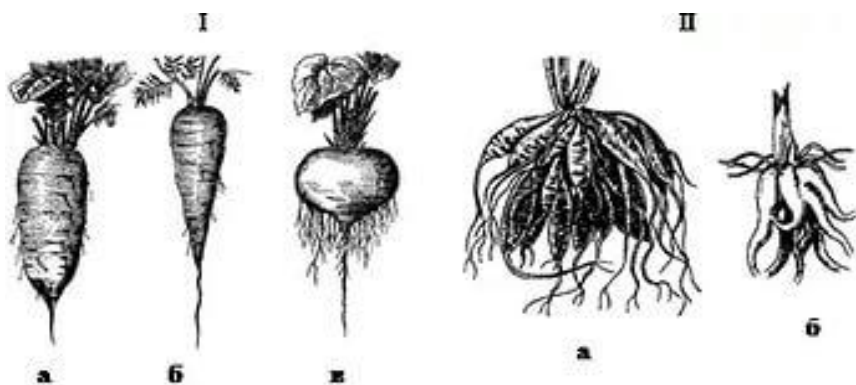


Рис. 24. Запасные корни: I – корнеплоды: а – редьки, б – моркови, в – свеклы; II – корневые шишки: а – георгины, б – орхидеи

Опорные корни – видоизмененные придаточные корни, которые служат для поддержания растений или их частей в воздушной среде. Они могут отходить от стебля, ветвей и, достигнув поверхности почвы, интенсивно ветвиться. Такие корни характерны для тропического растения баньян и кукурузы (рис. 25).

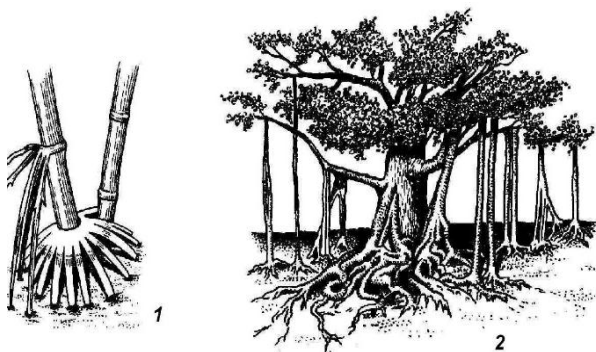


Рис. 25. Опорные корни: 1 – кукурузы; 2 – баньяна

Корни-прицепки (рис. 26) – видоизмененные придаточные корни растений лиан, которые, прикрепляясь к стволам деревьев, скалам, стенам или другой опоре, выносят листья к свету (плющ).

Воздушные корни (рис. 27) – видоизмененные придаточные корни растений эпифитов. Корни таких растений свешиваются с ветвей и способны поглощать атмосферную влагу (орхидеи).

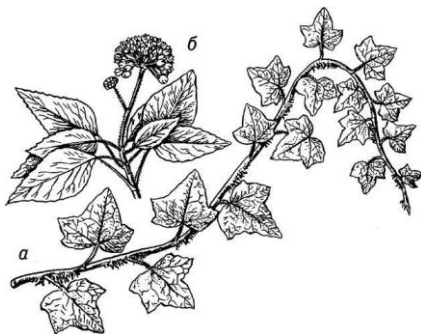


Рис. 26. Плющ обыкновенный:
а – часть стерильного побега;
б – часть плодущего побега



Рис. 27. Воздушные корни орхидеи

Корни-присоски (рис. 28) – видоизмененные корни растений-паразитов. Они внедряются в ткани питающего их растения, после чего проводящие системы обоих растений объединяются.

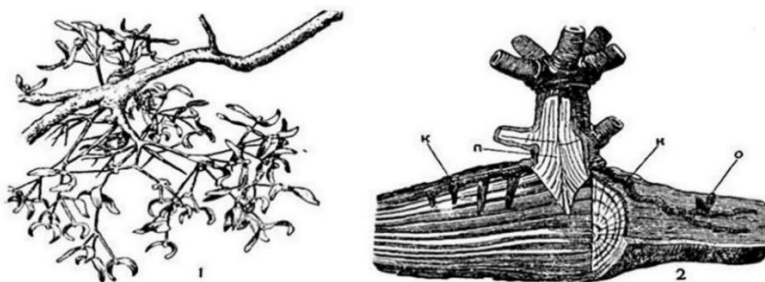


Рис. 28. Корни-присоски: 1 – омела на ветке дерева;
2 – разрез через присоски омелы на дереве: п – первая присоска;
к – коровые корни, на них вторичные присоски и зачаток нового побега

Сократительные или **втягивающие корни** (рис. 29) – видоизмененные корни, способные значительно сокращаться в продольном направлении. При этом они втягивают нижнюю часть стебля с почками возобновления, клубни, луковицы глубоко в почву и таким образом обеспечивают перенесение неблагоприятного холодного зимнего периода. Такие корни имеются у тюльпана, нарцисса, гладиолуса, кислицы.

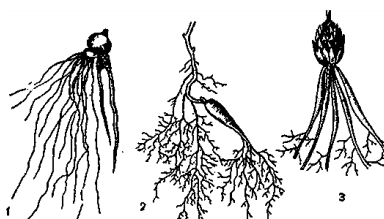


Рис. 29. Втягивающие корни:
1 – крокус, 2 – кислица, 3 – лилия

Дыхательные корни (рис. 30) – видоизмененные корни растений, обитающих на переувлажненных бедных кислородом субстратах. Это ответвления боковых корней, растущих вертикально вверх и возвышающихся над водой или почвой. В них хорошо развита аэренхима, по которой атмосферный воздух поступает в подземные части корней.

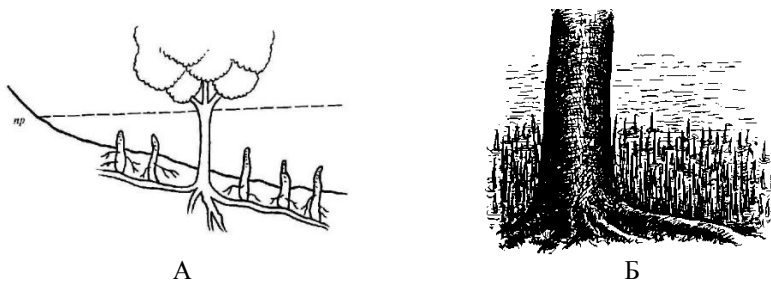


Рис. 30. Дыхательные корни авиценнии;
А – схема (пр – зона прилива); Б – детальный рисунок

Корневые клубеньки (рис. 31) – небольшие утолщения на корнях многих растений, в которых находятся симбиотические азот-фиксирующие бактерии. Вокруг всасывающей зоны корня обычно скапливаются огромное количество микроорганизмов, которые помогают в минерализации органических веществ. Они привлекаются веществами, которые выделяются этой зоной корня. Так, на корнях бобовых растений обитают бактерии из рода *Rhizobium*. Они проникают в кору через корневые волоски, затем усиленно размножаются. Клетки с бактериями давят на другие ткани, образуя бактериоидную ткань. У разных растений размеры и количество корневых клубеньков различно. Клубеньковые бактерии способны усваивать атмосферный азот, который обычно заполняет межклетники паренхимы корня и используется растениями.

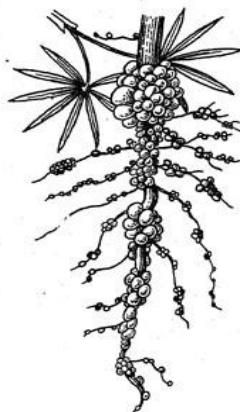


Рис. 31. Клубеньки на корнях люпина

Микориза – симбиотическая ассоциация мицелия гриба с корнями высших растений. Грибы поселяются на корнях как древесных, так и травянистых растений. У многих лесных древесных растений на кончиках корней образуется микориза. К каждому виду растения приспособлен определенный вид гриба. Многие микоризные грибы относятся к шляпочным грибам (белый, масленок, рыжик, подосиновик, подберезовик и т. д.).

Грибы получают от растений безазотистые органические соединения (углеводы растения-хозяина), которые образуются за счет процесса фотосинтеза. Грибы поставляют к корням растений из почвы воду и минеральные вещества. Благодаря сильному ветвлению гиф гриба у корней увеличивается поглощающая поверхность.

Существует три вида микоризы (рис. 32):

Эктотрофная микориза – гифы гриба оплетают кончики корней с наружной стороны и проникают в межклетники (у деревьев, кустарников).

Эндотрофная микориза – гифы гриба развиваются внутри клеток коровой паренхимы (орхидные, вересковые, большинство травянистых растений).

Эктоэндотрофная микориза – гифы гриба проникают в клетки коровой паренхимы, образуют тонкие разветвления, которые проникают внутрь некоторых паренхимных клеток.

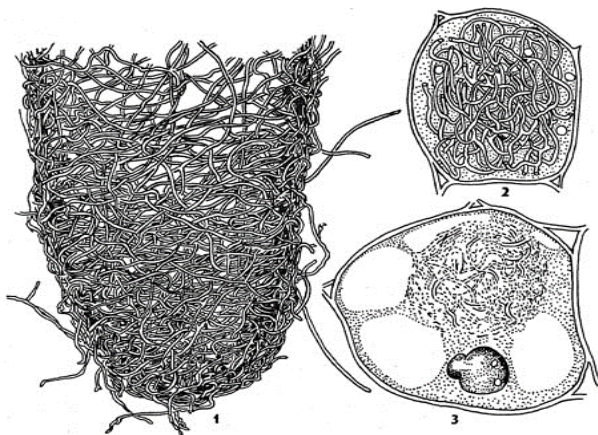


Рис. 32. Типы микоризы:
1 – эктотрофная микориза дуба, 2, 3 – эндотрофная микориза ятрышника

ПОБЕГ. ПОЧКА. СТЕБЕЛЬ

Понятие о побеге

Побег – это основной орган растений, выполняющий функцию воздушного питания. Побег состоит из оси (стебля) с расположенными на ней (нем) листьями и почками.

Побеги состоят из узлов и междоузлий. *Узел* – участок побега, к которому прикрепляются листья или почки. *Междоузлие* – участки побега между соседними узлами (рис. 33). Угол, образованный между листом и участком стебля, называется *листовой пазухой*.

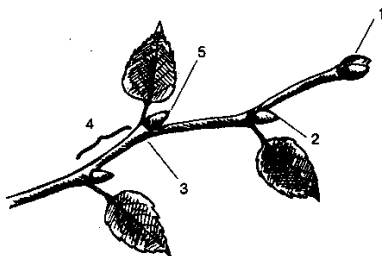


Рис. 33. Строение побега:
1 – верхушечная почка,
2 – пазушная почка,
3 – узел, 4 – междоузлие

Для побега характерно явление метамерии – многократная повторяемость сходных структур. Метамер типичного побега включает узел с листом, боковой почкой (расположенной над узлом, в пазухе листа) и междоузлие.

Различают два типа побегов (рис. 34):

– *укороченные* – междоузлия сближены (качан капусты, плодушки плодовых деревьев).

– *удлиненные* – междоузлия имеют значительные размеры.



Рис. 34. Удлиненные и укороченные побеги

Побег, развивающийся из зародышевого стебелька, называют *главным побегом*. Побеги, которые развиваются из боковых почек, называются *боковыми побегами*.

Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют *годовыми побегами*. Для тропических растений характерно образование нескольких побегов за один вегетационный период. Такие побеги, образующиеся за один цикл роста несколько раз в году, называют *элементарными побегами*.

По направлению роста выделяют побеги *ортотропные* (направлены вертикально), *плагиотропные* (стелющиеся) и *анизотропные* (приподнимающиеся).

Типы ветвления побега

Ветвление побега – это определенный порядок расположения боковых ветвей в пространстве. Ветвление развилось в процессе эволюции растений, как результат необходимости увеличения фотосинтезирующей поверхности и расположения боковых органов в пространстве. Уже древнейшие представители наземной флоры имели два принципиально разных способа ветвления: верхушечное и боковое.

У древесных растений в результате ветвления надземной части образуется *крона*. У деревьев главный стебель начинает ветвиться на определенной высоте от поверхности земли, а часть главного побега, не имеющая боковых разветвлений, называется *стволом*. У кустарников и травянистых растений ветвление чаще всего начинается от почвы и ствол не выражен.

Выделяют несколько основных видов ветвления (рис. 35).

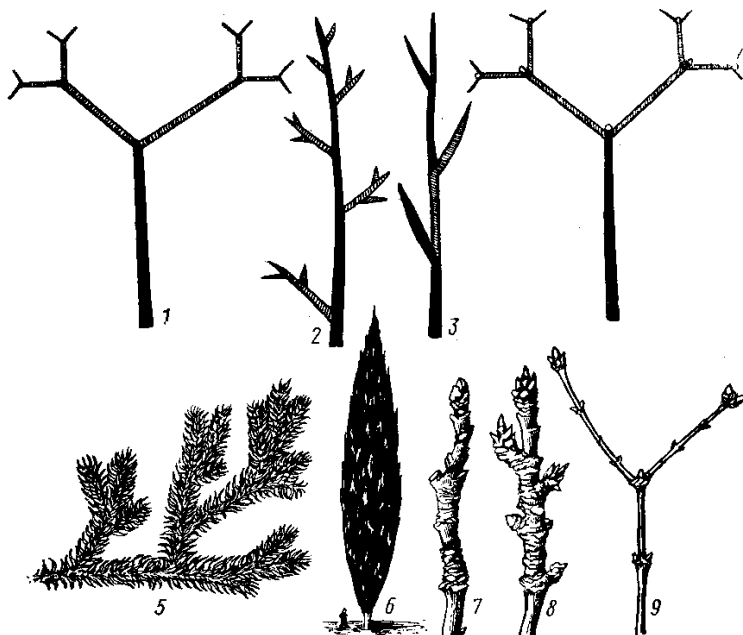


Рис. 35. Типы ветвления побега:
1, 5 – дихотомическое; 2, 6 – моноподиальное; 3, 7, 8 – симподиальное;
4, 9 – ложнодихотомическое

Дихотомической, или вильчатое – рост побега обеспечивается двумя инициалиями верхушечной меристемы, растущими в одинаковом темпе и под углом в разные стороны. Это наиболее древний способ ветвления. Он характерен для водорослей, некоторых мохообразных, плаунообразных, папоротникообразных, некоторых голосеменных. Различают равно- (изотомное) и неравнодихотомическое (анизотомное) ветвление.

Моноподиальное ветвление – верхушечная почка образует главную ось, которая растет из года в год, главный стебель по сравнению с боковыми развит сильнее. Характерно для голосеменных растений, у покрытосеменных встречается редко.

Симподиальное ветвление – происходит сдвиг одного из апикальных инициалиев с конуса нарастания стебля в сторону другого инициалия. Активно растущий в длину инициалий заканчивает свой рост формированием такой же дихотомической развилки с неравноценным функционированием инициалиев. Внешне симподиальный побег напоминает моноподиальный, но состоит из симподиев (последовательного ряда осей).

Симподиальное ветвление характерно для большинства покрытосеменных. При этом ветвлении рост растений в длину относительно небольшой, но формируется множество боковых ветвей, что способствует увеличению численности плодов и семян.

У большинства покрытосеменных моноподиальные и симподиальные типы ветвления комбинируются. Моноподиально ветвящиеся побеги обеспечивают рост, симподиальные – дают цветы и плоды.

Ложнодихотомическое ветвление – особая форма симподиального ветвления. Апикальная почка отмирает, а рост продолжают две боковые почки, супротивно расположенные под верхушечной почкой. Характерно для гвоздичных, сирени, конского каштана.

Кущение – особая форма ветвления побегов, характерная для злаковых (рис. 36). У основания главного побега образуется группа боковых побегов. Ветвление происходит от укороченных узлов побегов, расположенных под почвой или на уровне почвы, которые называются узлами кущения. Каждый побег в кусте на верхушке заканчивается соцветием.

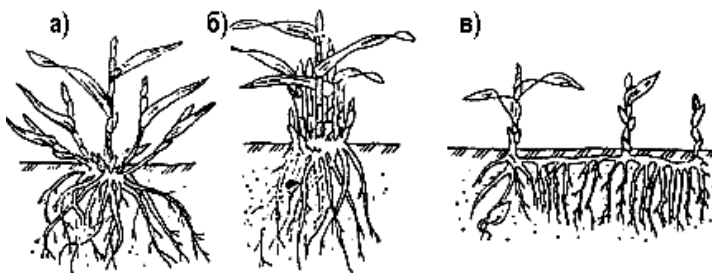


Рис. 36. Схемы кущения злаковых:

а – рыхлокустовой; б – плотнокустовой; в – корневищный злак

Стебель. Морфология стебля

Стебель – осяевая часть побега растения. Стебель проводит питательные вещества и выносит листья к свету.

По расположению относительно уровня почвы стебли бывают:

- надземные;
- подземные.

По степени одревеснения стебли бывают:

- травянистые;
- деревянистые.

По направлению и характеру роста стебли бывают (рис. 37):

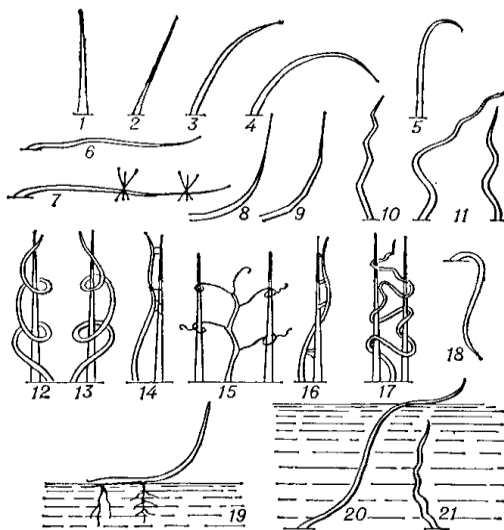


Рис. 37. Типы стеблей по положению в пространстве:

- 1 – прямой, или прямостоячий; 2 – наклонный; 3 – изогнутый; 4 – дуговидный;
 5 – поникающий; 6 – лежащий; 7 – ползучий, укореняющийся в узлах;
 8 – восходящий; 9 – коленчато-восходящий; 10 – изломанный;
 11 – извилистый; 12 – выющийся по направлению часовой стрелки;
 13 – выющийся против направления часовой стрелки; 14 – цепляющийся;
 15 – лазящий; 16 – всползающий; 17 – вплетающийся; 18 – свисающий;
 19 – плавающий; 20 – всплывающий; 21 – погруженный в толщу воды

По форме поперечного сечения:

- округлые;
- сплюснутые;
- трёх-, четырёх-, многогранные;
- ребристые;
- крылатые;
- бороздчатые.

По наличию внутреннего содержимого:

- заполненные;
- полые (соломина) – злаки, зонтичные.

После опадения листьев на стебле остается след – *листовой рубец*. На каждом листовом рубце хорошо видны небольшие точки – это следы, идущих к листу проводящих пучков. Следы пучков на листовых рубцах называются листовыми следами. Листовые рубцы у различных растений различны и расположение их тоже различно. Листовые рубцы имеют форму треугольника, подковы, спирали, круга, полукруга; могут

быть в виде сплошной линии, или состоять из отдельных точек, расположенных различно. Форма и расположение листовых следов и листовых рубцов видоспецифична.

Анатомическое строение стебля

Степень развития различных тканей и их соотношение в стебле зависит от условий обитания и выполняемых функций.

Микроскопическое строение стебля на примере стебля древесного растения.

На поперечном срезе ветви или спила дерева легко различить следующие участки: кору, камбий, древесину и сердцевину (рис. 38).

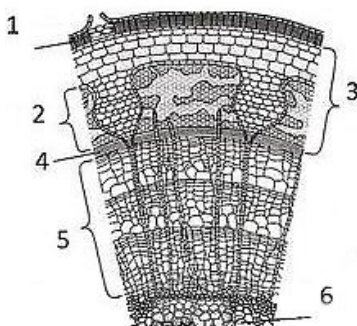


Рис. 38. Анатомическое строение стебля древесного растения:
1 – корка; 2 – луб; 3 – кора; 4 – камбий; 5 – древесина; 6 – сердцевина

Молодые (однолетние) стебли снаружи покрыты эпидермисом, который затем замещается перидермой и пробкой, защищающих расположенные глубже клетки стебля от излишнего испарения, различных повреждений, проникновения внутрь микроорганизмов.

Под пробкой находятся клетки коры. Внутренний слой коры называют лубом. В его состав входят ситовидные трубки, лубяные волокна и группы клеток основной паренхимы. Ниже под лубом располагаются клетки камбия, а затем древесина.

Весной и летом камбий энергично делится, откладывая в сторону коры новые клетки луба, а в сторону противоположную от луба – клетки древесины. За счет деления клеток камбия происходит рост стебля в толщину. При делении клеток камбия древесины образуется значительно больше, чем луба. Осенью деление клеток замедляется, а зимой прекращается полностью.

Древесина – основная часть стебля. Она образована клетками разной формы и величины: сосудами, древесинными волокнами и клетками

основной паренхимы. Все слои клеток древесины, образовавшиеся весной, летом и осенью, составляют *годовичное кольцо прироста*. Мелкие осенние клетки отличаются от крупных весенних клеток древесины следующего года, находящихся рядом с ними. Поэтому граница между соседними годовичными кольцами на поперечном срезе древесины у многих деревьев хорошо заметна. Подсчитав число годовичных колец, можно определить возраст спиленного дерева или срезанной ветки. По толщине годовичных колец можно узнать, в каких условиях росло дерево в разные годы жизни. Узкие годовичные кольца свидетельствуют о недостатке влаги, о затенении дерева и о его плохом питании.

В центре стебля находится более рыхлый слой – сердцевина, в которой откладываются запасы питательных веществ. Сердцевина состоит из крупных клеток основной ткани с тонкими оболочками. У большинства древесных растений, относящихся к отделу Голосеменные, сердцевина не выражена.

От сердцевины в радиальном направлении через древесину и луб проходят сердцевинные лучи. Они состоят из клеток основной ткани и выполняют запасную и проводящую функции.

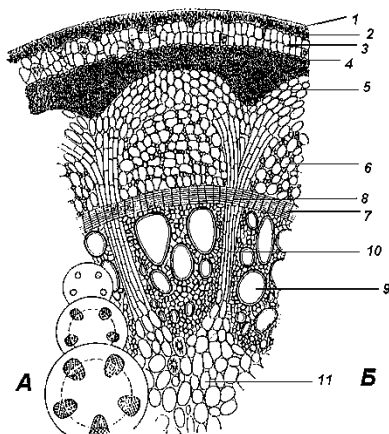


Рис. 39. Строение стебля кирказона:
А – схема срезов на разных уровнях;
Б – на поперечном срезе: 1 – эпидерма;
2 – колленхима; 3 – паренхима первичной
коры; 4 – эндодерма; 5 – склеренхима
перикарпа; 6 – флоэма; 7 – пучковый
камбий; 8 – межпучковый камбий;
9 – ксилема; 10 – сердцевинный луч;
11 – сердцевина

Строение стебля травянистых двудольных растений:

В стебле травянистых растений хорошо выражен эпидермис, который покрывает стебель.

Под ним расположена первичная кора. Ее периферической частью является кольцо склеренхимы.

Среди паренхимных клеток коры расположены открытые проводящие пучки, образующие круг.

Камбий расположенный в пучках, формирует элементы ксилемы и флоэмы. Центральная часть стебля занята паренхимными клетками (рис. 39).

Строение стебля однодольных растений

Стебель однодольных растений не имеет камбия, поэтому не способен ко вторичному росту. Снаружи стебель покрыт эпидермисом, под которым расположено узкое кольцо склеренхимы (рис. 40). Полость стебля заполнена паренхимными клетками коры, среди которых располагаются закрытые коллатеральные проводящие пучки. Вокруг пучков имеются склеренхимные волокна, расположенные или сплошным кольцом, или группами со стороны флоэмы и ксилемы. Флоэмная часть пучка располагается к периферии, а ксилемная к центру.

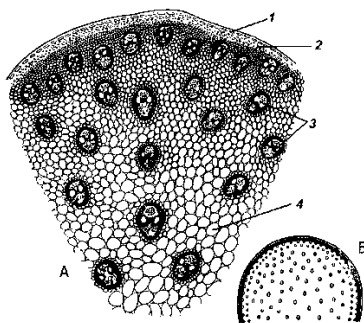


Рис. 40. Строение стебля однодольного растения:

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

Таким образом, отличия в строении стебля двудольных и однодольных травянистых растений можно свести к следующему:

Признаки	Однодольные растения	Двудольные растения
Первичная кора	Состоит из паренхимы	Состоит из паренхимы и колленхимы
Тип проводящих пучков	Закрытые (камбий отсутствует)	Открытые (между флоэмой и ксилемой есть камбий)
Расположение пучков	Беспорядочное	Упорядочено по кругу
Паренхима	Занимает основную часть центрального цилиндра	Образует часть первичной коры, сердцевину, сердцевинные лучи

Стелярная теория

Во второй половине XIX в. в результате исследований Ю. Сакса, А. Дулио, Г. Моля, Ф. Ван Тигема в ботанической науке сложилось представление, что стебель при первичной структуре состоит из трех типов тканей – покровной, основной паренхимы и погруженной в неё проводящих пучков. Однако огромное разнообразие структурной организации стебля, распределение проводящих элементов не находило объяснения с точки зрения данного представления.

В 1886 г. Ф. Ван Тигем и А. Дулио ввели понятие «стела», заложив основы *стелярной теории* – учения о типах строения и закономерностях

эволюции центрального цилиндра высших растений. Они разработали первую классификацию типов стелы.

По Ф. Ван Тигему, *стела* – это совокупность первичных проводящих тканей корня и окружающих их клеток перицикла. Впоследствии этот термин распространился и на стебель.

Согласно современным представлениям, *стела* – это центральная часть (осевой цилиндр) первичного строения стебля и корня высших растений, которую окружает первичная кора.

Ф. Ван Тигем выделил три типа стеблей:

– *моностелический* – в стебле только один центральный цилиндр, изолированный перициклом.

– *полистелический* – в стебле несколько центральных цилиндров (у древовидных папоротников), которые имеют концентрические проводящие пучки, каждый из которых окружен перициклом.

– *астелический* – все проводящие пучки коллатеральные и каждый окружен перициклом (у некоторых двудольных – лютика, кувшинки).

Классификация стел (рис. 41).

1. **Протостела** – наиболее примитивный и древний тип стелы. Проводящая ткань образует сплошной тяж ксилемы, окруженный флоэмой. Это исходный тип, от которого произошли все другие типы стел. Характерна для древнейших типов наземных растений – риниофитов, плаунов, девонских папоротников. Многие современные папоротники на ранних этапах развития имеют протостелу. Она также характерна для плаунов и некоторых водных покрытосеменных растений.

Разновидности протостелы:

Гапlostела – наиболее примитивная состоит из тяжа первичной ксилемы, окруженный цилиндром флоэмы.

Актиностела – протостела с радиальными выступами ксилемы.

Плектостела – ксилема представлена отдельными участками, расположенными параллельно или радиально друг к другу.

2. **Сифоностела** имеет трубчатое строение и обладает центральной паренхимной частью или сердцевинной. Снаружи располагается флоэма, внутри которой ксилема, которая в свою очередь охватывает сердцевину. Возникновение сифоностелы обеспечило существование более крупных растений, так как расположение ксилемы на периферии и трубчатый скелет проводящих элементов сделали стебли более прочными. Возникновение сердцевины увеличило поверхность проводящих пучков, а также создало возможность запасаания питательных веществ.

Разновидности сифоностелы:

Эктофлойная сифоностела – в ней ксилема снаружи обрамлена флоэмой и перициклом.

Амфифлойная сифоностела – образует наружный и внутренний слои флоэмы, между ними слой ксилемы и перичикл.

Диктиостела – высокоспециализированная сифоностела. Её возникновение связано с рассечением центрального цилиндра листовыми и веточными лакунами на отдельные пучки, заполненными паренхимой. Лакуны, идущие от сердцевины к коре в радиальном направлении, представляют первичные сердцевинные лучи.

Эвстела – самый современный тип сифоностелы. Для неё характерна система находящихся в узлах коллатеральных или биколлатеральных пучков, слабая разграниченность листовых щелей и межпучковых зон. Она характерна для голосеменных и покрытосеменных двудольных растений. Разновидность эвстелы – **артростела** – представлена закрытыми пучками, расположенными в паренхиме вокруг центральной полости стелы и соединяющимися между собой в узлах. Она характерна для хвойей.

Полициклическая сифоностела – особый тип стелы. Она формируется у ряда папоротников, когда с возрастом внутри одной стелы образуется вторая, третья и так далее.

3. **Атактостела** – характеризуется закрытыми коллатеральными пучками, сложной картиной прохождения пучков по стеблю (дугообразные индивидуальные листовые следы) с разбросанным расположением по всему поперечному сечению стебля.

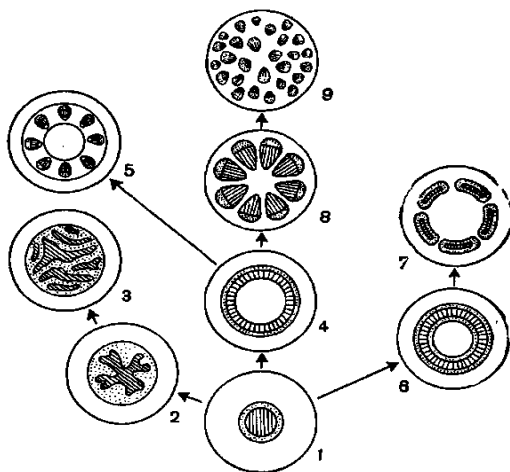


Рис. 41. Типы стелы: 1 – протостела, 2 – актиностела, 3 – плекостела, 4 – эктостела, 5 – артростела, 6 – амфифлойная сифоностела, 7 – диктиостела, 8 – эвстела, 9 – атактостела

Почка

Все побеги развиваются из почек. **Почка** – это темная, влажная камера, содержащая зачаточный побег (рис. 42).

Почки могут быть различной формы, размеров, располагаться на побеге одиночно, сериально (одна над другой), коллатерально (бокoбoчнo). Строение каждой почки максимально приспособлено к защите конуса нарастания.

Почки классифицируют:

По происхождению:

– пазушные или экзогенные (возникают из вторичных бугорков), формируются только на побеге;

– придаточные или эндогенные (возникают из камбия, перицикла или паренхимы). Придаточная почка возникает на любом органе растения, являясь резервной при различных повреждениях.

По расположению на побеге:

– верхушечные;

– боковые (могут быть пазушные и придаточные).

По времени существования:

– летние, функционирующие;

– зимующие, находящиеся в состоянии зимнего покоя;

– спящие, находящиеся в состоянии длительного, даже многолетнего покоя.

По строению:

– вегетативные, из них формируются ассимиляционные побеги;

– генеративные, из них формируются цветки или соцветия;

– смешанные, из них формируются цветки, соцветия и побеги.

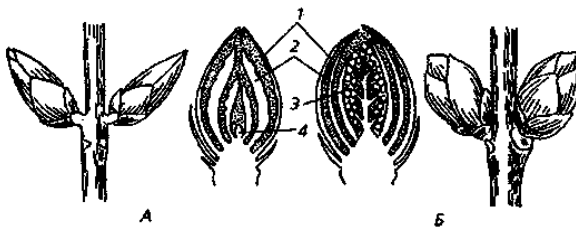


Рис. 42. Почки растений: А – вегетативные; Б – генеративные;
1 – почечные чешуи; 2 – зачаточные листья; 3 – зачаточное соцветие;
4 – конус нарастания

Строение вегетативных почек

У подавляющего большинства растений снаружи почки покрыты почечными чешуями, которые представляют собой видоизменения листьев. Почки, у которых есть почечные чешуи, называются **закрытыми**.

Если же у растения образуются почки без чешуй, то они называются *открытыми*. Почечные чешуи выполняют защитную функцию, защищая растение от перепадов температуры, механического повреждения, высыхания.

Под почечными чешуями находится зачаточный стебель, на котором расположены зачаточные листья. На верхушке зачаточного стебля находится конус нарастания, состоящий из образовательной ткани. Благодаря этим клеткам стебель растет в длину. В пазухах зачаточных листьев находятся очень мелкие зачаточные почки.

Строение генеративных почек

По внешнему виду они отличаются от вегетативных почек более крупным размером и более округлой формой. В генеративной почке под почечными чешуями на зачаточном стебле находится зачаточный бутон цветка или зачаточные соцветия.

Строение смешанных почек

В смешанных почках под почечными чешуями располагаются зачаточные цветки, соцветия и вегетативные побеги.

ЛИСТ

Определение листа и его функции

Лист – боковой вегетативный орган растений, как правило, имеющий билатеральную симметрию и ограниченный рост за счет интеркалярных меристем, расположенных в основании.

Функции листа:

- фотосинтез,
- газообмен,
- транспирация.

Структура листа, сложившаяся в процессе эволюции, оптимально приспособлена для выполнения этих функций.

Первые листовые органы – *семядоли* – возникают в результате дифференциации меристематического тела предзародыша. Все последующие листья возникают из экзогенных выростов (листовых примордиев) на апексе побега.

Морфология листа

В целом все листья можно разделить на три группы:

– *бифациальные* – верхняя и нижняя стороны листа различаются морфологически и анатомически;

– *эквифациальные* – обе стороны листа имеют одинаковое морфологическое и анатомическое строение;

– *унифациальные* – либо округлые в сечении листья (лук), либо уплощенные с боков (гладиолус, ирис), у которых вся поверхность пластинки соответствует нижней стороне.

Размеры листьев варьируют в широких пределах. Многие крестоцветные имеют листья в несколько миллиметров, в то время как длина листьев тропических пальм достигает 14–18 м.

Типичный лист состоит из листовой пластинки, черешка и прилистников (рис. 43). Листья, имеющие черешок, называют *черешковыми*. Листья без черешка называют *сидячими*. У большинства однодольных и некоторых двудольных основание листа разрастается, охватывая узел целиком, и образует трубку, называемую *влагалищем листа*.

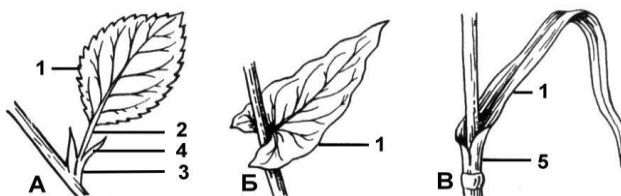


Рис. 43. Типы листьев: А – черешковый, Б – сидячий, В – влагалищный
1 – листовая пластинка; 2 – черешок; 3 – прилистники; 4 – основание листа;
5 – листовое влагалище

Среди особых форм листа выделяют: стреловидный (стреловидный), копьевидный (щавель), лировидный (сурепка), струговидный (одуванчик) (рис. 44).



Рис. 44. Особые формы листьев:
1 – стреловидный, 2 – копьевидный; 3 – лировидный; 4 – струговидный

Чаще форма листовой пластинки определяется соотношением длины и ширины листа. Виды листьев в зависимости от соотношения длины и ширины листовой пластинки листа изображены на рис. 45.

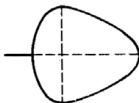
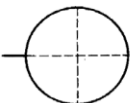
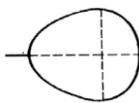
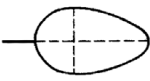
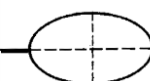
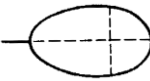
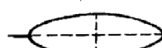
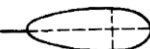
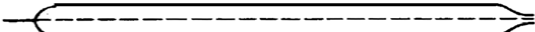
Соотношение длины и ширины	Наиболее широкая часть		
	ближе к основанию листа	посередине листа	ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или немного превышает ее	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1,5–2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратно-яйцевидный
Длина превышает ширину в 3–4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный  Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
Длина больше ширины в 5 и более раз	 Линейный		

Рис. 45. Форма листовой пластинки

В структуре листовой пластинки выделяют верхушку, основание и край.

Виды верхушек листовой пластинки изображены на рис. 46.



Рис. 46. Верхушка листовой пластинки: 1 – тупая; 2 – усеченная; 3 – острая; 4 – заостренная; 5 – остроконечная; 6 – выемчатая

Виды основания листовой пластинки изображены на рисунке 47.

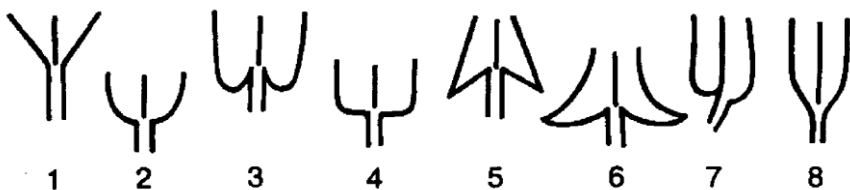


Рис. 47. Основание листовой пластинки: 1 – клиновидная; 2 – округлая; 3 – сердцевидная; 4 – усеченная; 5 – стреловидная; 6 – копьевидная; 7 – неравнобокая; 8 – суженная

Виды края листовой пластинки изображены на рис. 48.

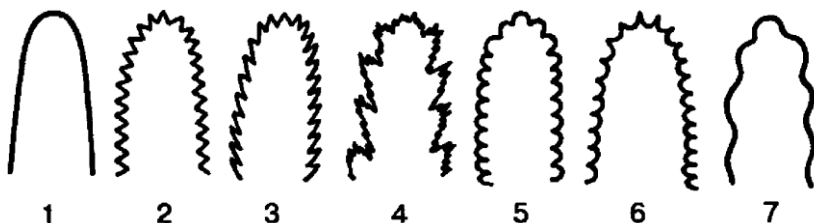


Рис. 48. Край листовой пластинки: 1 – цельнокрайний; 2 – зубчатый; 3 – пильчатый; 4 – дваждыпильчатый; 5 – городчатый; 6 – выемчатый; 7 – волнистый

Листья, состоящие из одной листовой пластинки, называются *простыми*. Простые листья, вырезы края которых глубже $1/4$ ширины полупластинки, называют *расчлененными* (рис. 49). Расчленение может быть тройчатым, пальчатым и перистым. Если надрезы не превышают $1/2$ ширины полупластинки, листья называют *лопастными*, если они более $1/2$ ширины пластинки – *раздельными*; при надрезах, достигающих центральной жилки, листья называют *рассеченными*.

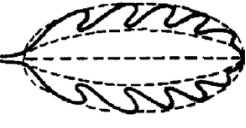
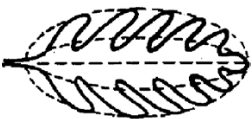
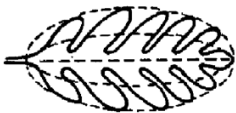
Лист	тройчато-	пальчато-	перисто-
Лопастной			
Раздельный			
Рассеченный			

Рис. 49. Рассечение листовой пластинки

Листья, состоящие из нескольких листовых пластинок, расположенных на общем черешке – рахисе, называют сложными (рис. 50).

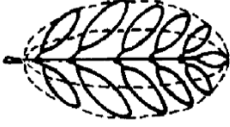
Лист	тройчато-	пальчато-	перисто-
Сложный			

Рис. 50. Типы сложных листьев

Перистосложные листья в свою очередь делятся на непарноперистосложные, парноперистосложные, дваждыперистосложные и т. д. (рис. 51).

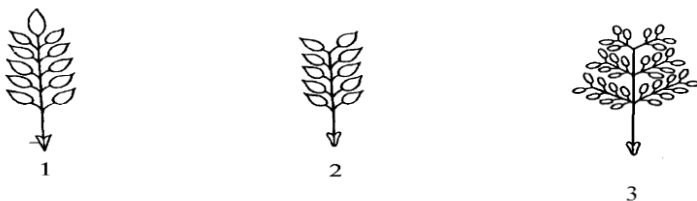


Рис. 51. Типы перистосложных листьев: 1 – непарноперистосложный, 2 – парноперистосложный, 3 – дваждыпарноперистосложный

Важным диагностическим признаком листа является *жилкование* – определенный порядок расположения жилок на поверхности листа (рис. 52).

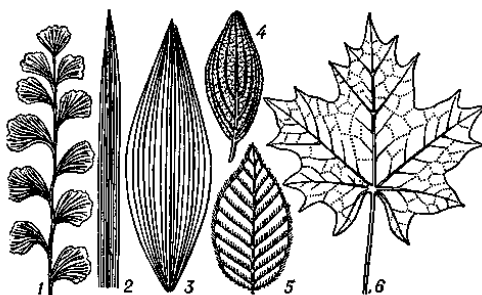


Рис. 52. Жилкование листьев: 1 – дихотомическое; 2 – параллельнонервное; 3 – дугонервное; 4 – перистопараллельное; 5 – перистонервное; 6 – пальчатонервное

Листья располагаются на стебле в определенном порядке, который называют *листорасположением* (рис. 53).



Рис. 53. Листорасположение: 1 – очередное; 2 – супротивное; 3 – мутовчатое

В процессе эволюции у растений выработались приспособления располагать листья в пространстве в определенном порядке не затеняя друг друга, что получило название *листовой мозаики* (рис. 54).



Рис. 54. Листовая мозаика: 1 – площ; 2 – вяз

В зависимости от расположения листьев в пределах одного растения, степени развития листовой пластинки и особенностей анатомического строения выделяют три *формации листьев*:

- *низовые* – недоразвитые или видоизмененные листья, их функция защитная и запасная, часто они имеют вид чешуек;
- *срединные* – типичные для вида листья;
- *верховые* – недоразвитые, часто окрашенные или бесцветные листья, они мельче и проще по очертаниям, иногда редуцированы до пленчатых чешуек.

Формации листьев особенно хорошо выражены у древесных растений.

У некоторых видов растений развиваются различные по морфологическому строению листья. Это явление разнолистности в пределах одной особи получило название *гетерофиллии* (рис. 55).

Есть виды растений, у которых разнолистность наблюдается в пределах одного узла. Такое явление получило название *анизофиллии* (рис. 56).

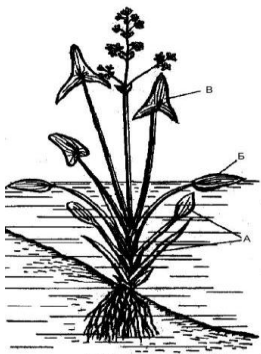


Рис. 55. Гетерофиллия у стрелолиста:
а – подводные; б – плавающие;
в – воздушные листья

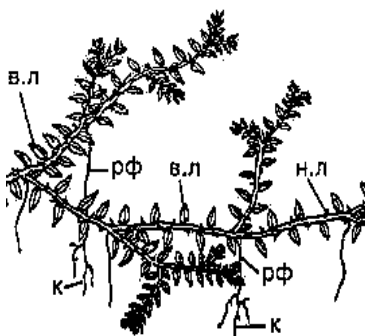


Рис. 56. Анизофиллия у селягинеллы:
рф – ризофоры; к – корни; н. л – нижние
листья; в. л – верхние листья

Анатомическое строение листа

Анатомическое строение листа определяется его главной функцией – осуществление процесса фотосинтеза. Поэтому основной тканью листа является ассимиляционная, или *мезофилл*. Остальные ткани листа обеспечивают работу мезофилла и поддерживают связь с окружающей средой.

С верхней и нижней стороны лист покрыт эпидермисом, который выполняет функции защиты, газообмена и транспирации. Обычно эпи-

дермис однослойный, бесцветный. На верхнем эпидермисе могут откладываться слои кутикулы и воска, снижающие испарение воды, а также развиваются трихомы. Устьица у большинства наземных растений расположены с нижней стороны (рис. 57).

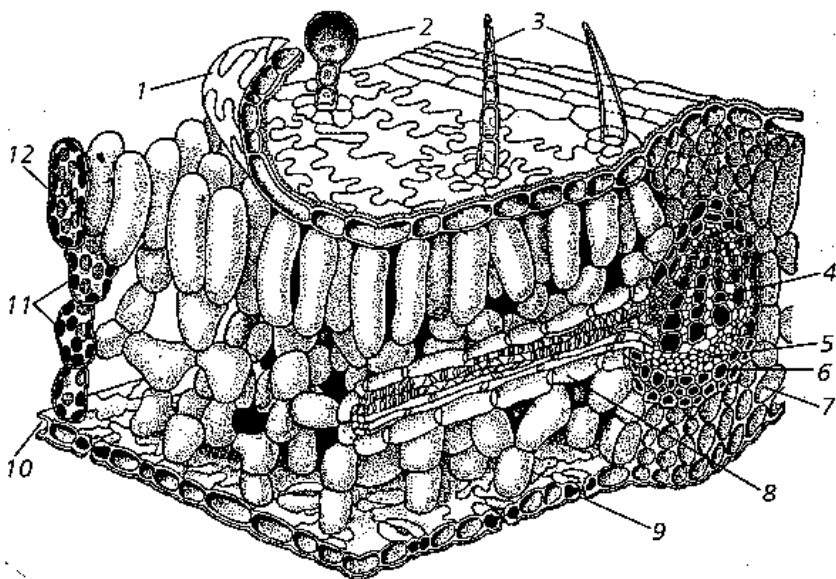


Рис. 57. Анатомическое строение листа: 1 – верхний эпидермис; 2 – железистый волосок; 3 – кроющие волоски; 4 – ксилема; 5 – флоэма; 6 – механические волокна; 7 – колленхима; 8 – обкладочные клетки пучка; 9 – устьице; 10 – нижний эпидермис; 11 – губчатый мезофилл; 12 – столбчатый мезофилл

Если устьица располагаются на обеих сторонах листа, то лист называют *амфистоматическим*. Если устьица располагаются на верхней стороне листа, то лист называют *эпистоматическим*. Если устьица располагаются на нижней стороне листа, то лист называют *гипостоматическим*.

У однодольных растений устьица располагаются правильными рядами, у двудольных – рассеяны по всей поверхности (рис. 58), у голосеменных – рядами параллельными продольной оси листа.

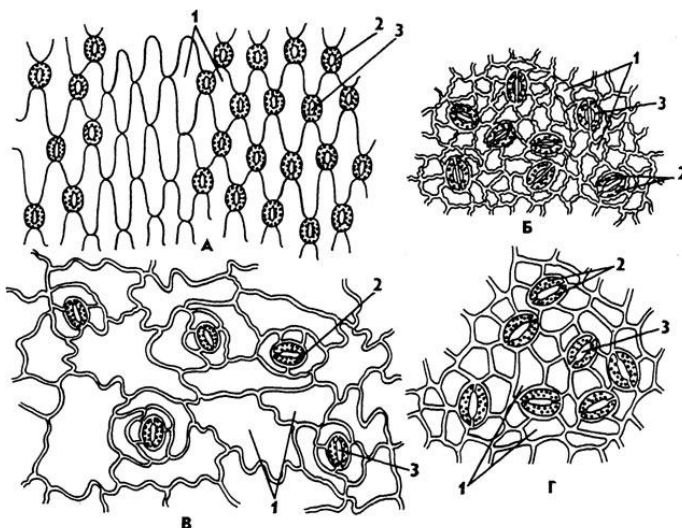


Рис. 58. Эпидермис листа различных растений: А – хлорофитум; Б – плющ обыкновенный; В – герань душистая; Г – шелковица белая
1 – клетки эпидермы, 2 – замыкающие клетки устьиц, 3 – устьичная щель

Устьица могут располагаться на одном уровне с эпидермальными клетками, выше – *выступающие устьица*, или ниже – *погруженные устьица*.

У некоторых растений под эпидермисом образуется слой клеток, усиливающий прочность листа – гиподерма (подкожица). Стенки клеток гиподермы утолщены и выполняют механическую функцию и защиту от излишнего испарения.

Между верхним и нижним эпидермисом листа находится мезофилл. Для унифациальных листьев характерен однородный мезофилл, а у билатеральных листьев мезофилл дифференцирован на *столбчатый* (палисадный) и *губчатый*. Столбчатый мезофилл располагается в один или несколько слоев клеток под верхним эпидермисом. Его клетки плотно сомкнуты, имеют вытянутую форму и содержат около 75 % хлоропластов листа. Основная функция столбчатого мезофилла – фотосинтез.

Губчатый мезофилл расположен под столбчатым. Он представлен паренхимными клетками с большими межклетниками. Губчатый мезофилл выполняет функцию газообмена.

В листе проводящие ткани формируют закрытые коллатеральные пучки, причем ксилема всегда повернута к верхней стороне, а флоэма – к нижней. Флоэму и ксилему в крупных проводящих пучках окружают клетки склеренхимы, а в мелких – *обкладочные клетки*. Мезофилл листа

густо пронизан жилками, образующими единую проводящую систему, которая связана с проводящей системой стебля.

Роль арматурных тканей в листе выполняют склеренхимные волокна, отдельные склереиды и колленхима.

У тенелюбивых растений листовые пластинки тонкие, широкие располагаются горизонтально и имеют темно-зеленую окраску, клетки эпидермиса крупные, с тонкими наружными стенками, кутикула развита слабо, устьица крупные, лежат неглубоко, столбчатый мезофилл однослойный, либо не выражен, хлоропласты крупные, занимают постенное положение, механические и проводящие ткани развиты слабо.

Листья светлюбивых растений имеют толстую, жесткую пластинку с хорошо развитой многослойной столбчатой паренхимой, эпидермис состоит из мелких толстостенных клеток и покрыт мощным слоем кутикулы, устьиц много, они погруженного типа, механические ткани хорошо развиты.

Онтогенез листа. Листопад

Онтогенез листа включает внутри- и внепочечную фазы. В течение первой фазы лист увеличивается в размерах за счет деления клеток и приобретает форму, характерную для взрослого листа, но остается мелким.

Во второй фазе лист развертывается и разрастается за счет деления и растяжения клеток. Его пропорции в процессе внепочечного роста сохраняются.

Лист закладывается внутри почки в виде меристематического бугорка (примордия). Сначала он растет одновременно во всех направлениях за счет верхушечной меристемы. Затем у семенных растений верхушечный рост прекращается. Далее лист растет за счет *вставочных и краевых меристем*. Краевая меристема закладывается в виде валиков по краю зачатка листа и образует пластинку листа. Неравномерность краевого роста приводит к формированию пластинок с различной степенью расчленения.

Достигнув определенных размеров, лист может жить в течение не продолжительного времени. Короткая жизнь листа связана с активным метаболизмом. В зависимости от продолжительности жизни листа растения делят на *листопадные* и *вечнозеленые*.

У вечнозеленых растений новые листья разворачиваются тогда, когда еще не опали старые. Биологическое значение вечнозелености состоит в том, что растение в любой момент может возобновить фотосинтез, не затрачивая времени и ресурсов на образование листьев. К листопадным деревьям относятся в основном покрытосеменные. Осенью из листь-

ев происходит отток питательных веществ в более молодые органы, в листе скапливаются исключенные из метаболизма соединения. При этом разрушается хлорофилл, снижается интенсивность метаболизма. Видимый признак старения листа – его пожелтение или покраснение. Перед листопадом у двудольных растений около основания черешка листа формируется *отделительный слой*, состоящий из легко расслаивающейся паренхимы. Вдоль этого слоя лист отделяется от стебля.

Сигналом к опадению листвы у листопадных деревьев служит сокращение длины светового дня. Также на этот процесс могут влиять температура, влажность. Биологическое значение листопада заключается в снижении испарения и вероятности поломок ветвей при снегопадах.

МЕТАМОРФОЗЫ ПОБЕГА

Побег – это наиболее изменчивый орган. Видоизмененный побег представляет собой орган растения, у которого форма и функция стебля, почек и листьев необратимо изменены в процессе эволюционных приспособлений к определенным условиям существования организма. Метаморфозы побега делят на подземные и надземные.

Подземные видоизменения побегов

Корневище – многолетний видоизмененный подземный побег, выполняющий функцию запаса питательных веществ, вегетативного возобновления и размножения (рис. 59).

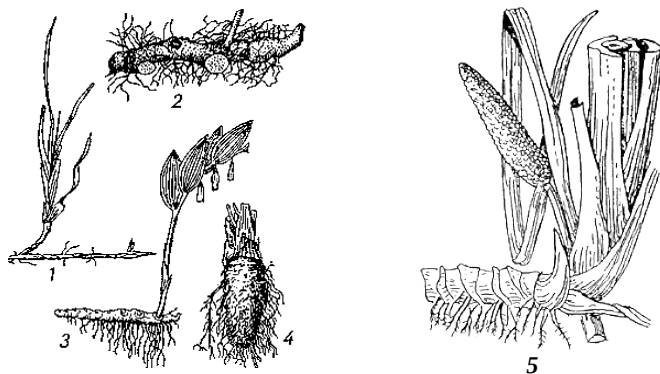


Рис. 59. Корневище: 1 – осока; 2 – ирис; 3 – купена; 4 – вех; 5 – айр

Внешне корневище похоже на корень, но отличается наличием чешуевидных листьев, узлов и междоузлий, придаточных корней, пазушных почек, отсутствием корневого чехлика.

Корневища бывают:

- быстрорастущие, тонкие, крепкие (осоки, пырей ползучий);
- быстрорастущие, толстые, сочные (ландыш майский, мать-и-мачеха);
- медленнорастущие, мясистые, укороченные (ирис, купена, кувшинка).

Корневища формируются двумя путями:

Эпигеогенно – надземный побег после отмирания листьев втягивается в почву придаточными корнями (медуница, гравилат).

Гипогеогенно – побег начинает рост под землей имея лишь чешуевидные листья, и только через некоторое время его верхушка выходит на поверхность (вороний глаз, ландыш, купена).

Продолжительность жизни корневищ от 2–3 до 20–25 лет. У некоторых растений корневища съедобные (канна, лотос, рогоз, тростник), у некоторых – ядовитые (ирис), некоторые используют как лекарственное растительное сырье (валериана, ирис), являются сырьем для парфюмерного, ликероводочного, кондитерского производства (ирис флорентийский), злостными сорняками (пырей, осот полевой).

Столон – видоизмененный тонкий подземный побег с недоразвитыми чешуевидными листьями, формирующий на утолщенном конце клубень или луковицу с запасом органических веществ. Подземные столоны формируются у картофеля, адоксы, седмичника (рис. 60).

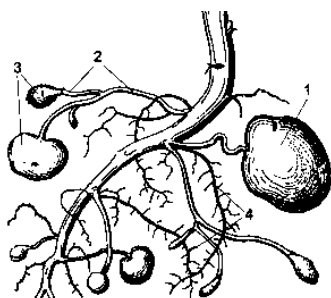


Рис. 60. Столоны и клубни картофеля:
1 – клубень; 2 – стolon; 3 – клубнеобразование на кончике столон;
4 – придаточные корни

Клубень – это видоизмененный паренхиматизированный подземный побег, который включает несколько междоузлий и накапливает запасные вещества (рис. 60). Клубень – это орган возобновления двулетних и многолетних растений, орган вегетативного размножения. Побеговое происхождение клубня доказывает спиральное расположение боковых почек и наличие верхушечной почки. Основная масса клубня состоит из паренхимы флоэмы и сердцевины. Кроме картофеля клубни образуют стрелолист, топинамбур, батат.

Луковица – это видоизмененный подземный побег с коротким уплощенным стеблем – донцем, и мясистыми сближенными чешуевидными листьями, запасывающими воду и питательные вещества (преимущественно сахара). На донце находится верхушечная почка, а в пазухах чешуй – боковые почки, из которых развиваются побеги. От донца отходят

придаточные корни. Снаружи луковица покрыта видоизмененными чешуевидными листьями, выполняющими защитную функцию (рис. 61).

Число чешуй в луковице различно: от 1–2 до многочисленных. Чешуи располагаются:

– *черепитчато* – соприкасаются только краями или лишь слегка прикрывают рядом расположенные (лилия);

– *концентрически* – каждая чешуя, срастаясь краями, полностью охватывает последующую, в результате чего чешуи вложены одна в другую (лук репчатый);

– *полуконцентрически* – чешуи, охватывая наполовину или более последующую, не срастаются своими краями.

Если в рост трогаются две или несколько почек, луковица ветвится, образуя луковицы-детки. У сложных луковиц в пазухе каждой чешуи формируется несколько луковиц – деток-зубков (чеснок).

Луковицы бывают разной формы и окраски и характерны в основном эфемероидам (луки, тюльпаны, подснежники).

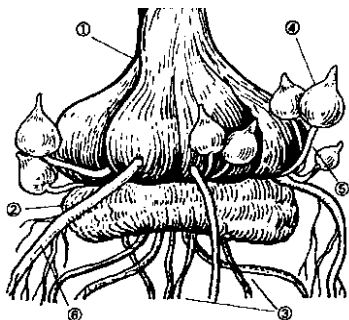


Рис. 62. Клубнелуковица гладиолуса:

- 1 – молодая клубнелуковица; 2 – материнская клубнелуковица; 3 – корневая система материнской клубнелуковицы; 4 – детки; 5 – побег детки; 6 – корневая система замещающей клубнелуковицы

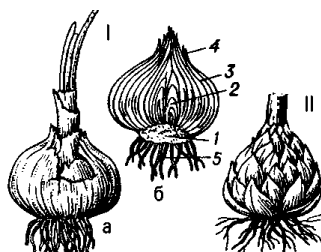


Рис. 61. Луковицы:

- I – плёчатая луковица лука репчатого
а – общий вид; б – продольный разрез
1 – донце, 2 – верхушечная почка,
3 – мясистые чешуи, 4 – сухие чешуи,
5 – придаточные корни;

II – черепитчатая луковица лилии

Клубнелуковица – это видоизмененная луковица с разросшимся донцем, образующим клубень, покрытый основаниями зеленых листьев (рис. 62). Зеленые листья высыхают и образуют пленчатые чешуи.

Клубнелуковица внешне напоминает луковицу, но накапливает питательные вещества в разросшемся мясистом стебле, подобно клубню.

Чешуевидные сухие листья выполняют функцию защиты.

Клубнелуковицы характерны для гладиолуса, безвременника, крокуса.

Каудекс – стеблекорень, образующийся у многолетних травянистых растений и полукустарников с хорошо развитым, сохраняющимся всю жизнь стержневым корнем (рис. 63). Функция каудекса – запас питательных веществ и развитие большого количества почек возобновления.

В состав каудексов могут входить основания отмерших цветоносных побегов, втягивающиеся в почву оси розеточных побегов, одревесневающий гипокотиль, разросшаяся корневая шейка. Каудекс внешне напоминает короткое толстое корневище, но отличается от него отмиранием тканей от центра к периферии. В связи с этим в центральной части каудекса образуется полость. Для каудекса характерен процесс партикуляции – естественное разделение на отдельные участки.

Развитие каудекса характерно для полупустынных, пустынных и высокогорных полукустарников. В нашей зоне каудекс развивается у василька шероховатого, клевера горного, люпина многолистного, люцерны, некоторых видов полыни.



Рис. 63. Каудекс: А – василька шероховатого; Б – клевера горного

Надземные видоизменения побега

Суккулентность – развитие растений с сочными тканями, специализированными для запаса воды органами. Суккулентными могут быть листья, стебель почки (рис. 64).

Листовые суккуленты – это растения Южной Африки, Центральной Азии, Центральной и Южной Америки – приурочены к пустыням и горным местностям. Это очитки, молодило, каланхое, агавы, алоэ.

Стеблевые суккуленты – это растения пустынь и полупустынь, стебель которых приспособлен к запасу воды (кактусы, молочаи, солянки). В связи с этим, стебель сочный, зеленый, без листьев, имеет слабое развитие проводящих пучков, сильно паренхиматизированную кору и сердцевину. Слизистый клеточный сок стебля обладает водоудерживающим свойством, устьица погружены в гиподерму.

Кочан – метаморфоз почки в суккулентный орган. Листья кочана мясистые, запасают воду и питательные вещества. После перезимовки верхушечная почка кочана дает цветоносный побег, а листья отмирают.

Возникновение такого адаптивного приспособления объясняется средиземноморским происхождением растений. Здесь после влажной теплой весны наступает жаркое засушливое лето, которое капуста переживает в виде водозапасающей почки.

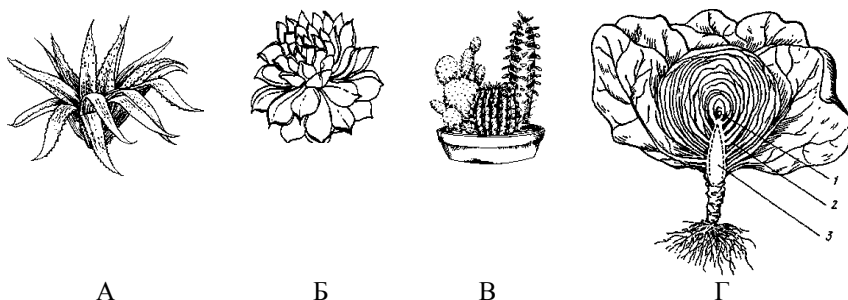


Рис. 64. Растения суккуленты:
А – агавы; Б – алоэ; В – кактусы; Г – капуста
1 – верхушечная почка; 2 – листья; 3 – стебель

Колючки – видоизмененные побеги, возникшие в связи с приспособлением, уменьшения испарения влаги, а также защиты от поедания животными (рис. 65). В колючки могут видоизменяться листья (кактусы, барбарис), отдельные части листа: прилистники (белая акация), рахис листа (чингиль серебристый), черешок листа (астрагал), края листовых пластинок (осот, бодяк, чертополох), стебель (груша лесная, слива), а также побег в целом (верблюжья колючка, боярышник).

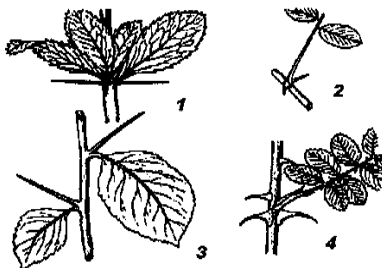


Рис. 65. Колючки и шипы:
1 – барбариса; 2 – белой акации; 3 – боярышника; 4 – шиповника

Шипы – видоизмененные побеги, имеют меньшие размеры, чем колючки и плоскую треугольную форму. Образование шипов – результат постоянного или временного дефицита влаги и защита от поедания животными. Шипы характерны для представителей рода роза (шиповник).

Филлокладии – это видоизмененные уплощенные боковые побеги, имеющие ограниченный рост, так как верхушечная меристема быстро дифференцируется в постоянные ткани. Филлокладии зеленые, плоские, короткие, внешне часто напоминают листья (иглица, омела). У представителей рода Спаржа филлокладии имеют нитевидную форму (рис. 66).

Филлокладии всегда расположены в пазухах мелких чешуевидных или пленчатых листьев. Такие видоизмененные побеги выполняют функцию фотосинтеза и внешне выглядят как листья.



Рис. 66. Филлокладии и кладодии:

а – филлокладии иглицы; б – филлокладии омелы; в – кладодий мюленбекии

Кладодии – боковые видоизмененные побеги способные к продолжительному росту и имеющие зеленые уплощенные длинные стебли, берущие на себя функции листьев. К группе растений, имеющих кладодий, относят шлюмбергеру, мюленбекию (рис. 66).

Филлодии – уплощенные фотосинтезирующие черешки листа. Как правило, они ориентированы ребром к солнцу (австралийская акация, бразильская кислица) (рис. 67).

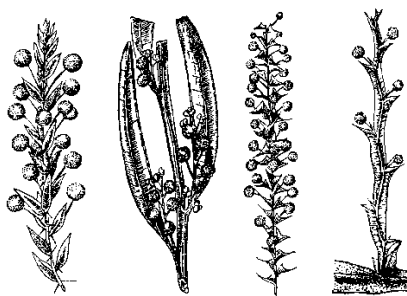


Рис. 67. Различные виды акаций с филлодиями

Усики – видоизмененные побеги, которые характерны для растений лиан. Неветвящаяся прямая часть усика представляет собой первое междоузлие пазушного побега, а закручивающаяся часть соответствует листу. У представителей семейства тыквенные (огурец, дыня) усики простые, неветвящиеся; а у арбуза, тыквы – сложные, образующие от 2 до 5 ветвей.

Усики долго сохраняют верхушечный рост. В усики могут видоизменяться верхняя часть перистосложных листьев (горох) или вся листовая пластинка (чина). Усики листового происхождения также характерны для тыквенных. У некоторых растений в усики видоизменены только прилистники. Усики побегового происхождения характерны для винограда и пассифлоры (рис. 68).

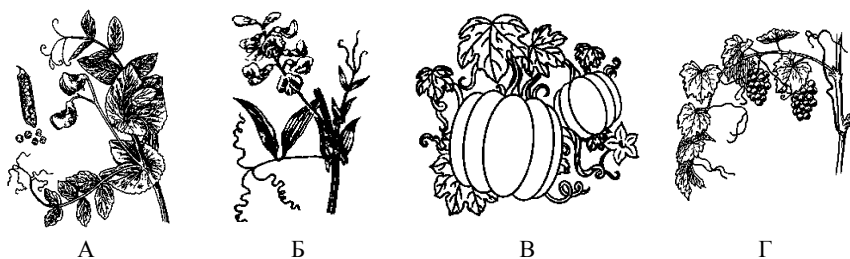


Рис. 68. Усики различных растений:
А – горох, Б – чина, В – тыква, Г – виноград

Листья – ловчие аппараты насекомоядных растений. Растения, произрастающие на бедных азотом субстратах, в процессе эволюции выработали приспособления к ловле и перевариванию мелких насекомых (рис. 69).

Росанка круглолистная – обитает на болотах. Верхняя часть и края листа усажены волосками с красноватой железистой головкой. В центре листа они короткие, по краям более длинные. Головку волоска окружают капельки густой, липкой, тягучей слизи. Насекомые, привлеченные блеском капелек, попадают на лист и прилипают. Волоски листа изгибаются и обволакивают жертву слизью, которая содержит пищеварительные ферменты.

Альдрованда пузырчатая – обитает в озерах и старицах нашей республики. Ловчие листья состоят из двух полукруглых ложечковидных половинок, покрытых щетинками и волосками, воспринимающих раздражения. При прикосновении мелких водных ракообразных половинки листа быстро складываются по средней жилке

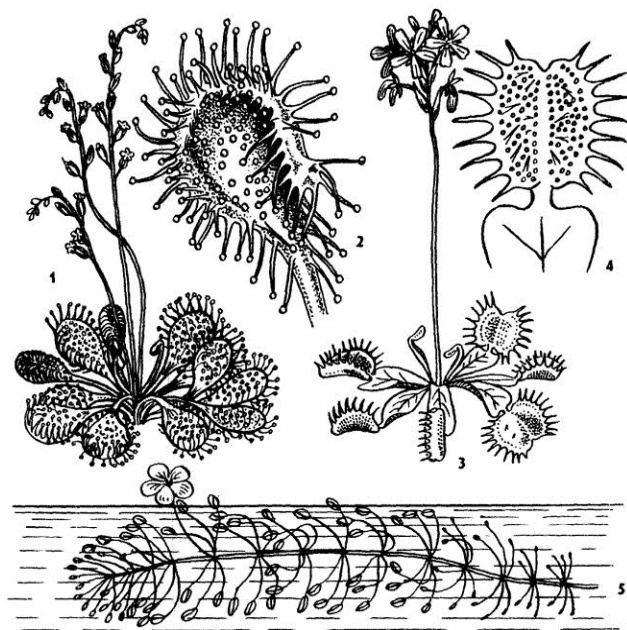


Рис. 69. Листья-ловчие аппараты: 1 – росянка; 2 – лист росянки;
3 – венерина мухоловка; 4 – лист венериной мухоловки;
5 – альдрованда пузырчатая

Венерина мухоловка – эндемик прибрежной части штата Северная Каролина. Листья приподняты над землей, собраны в розетку вокруг цветоноса. Черешок плоский и широкий, пластинка листа состоит из двух округлых створок, снабженных по краям длинными, крепкими зубчиками. На верхней половине створок – по три чувствительных волоска. Внутренняя поверхность усеяна красноватыми железками, содержащими пищеварительные ферменты и муравьиную кислоту.

Пузырчатка обыкновенная имеет листья в виде ловчих пузырьков (рис. 70). В Беларуси обитает в стоячих водоемах. Листья рассечены на нитевидные дольки, на концах которых находятся ловчие пузырьки. Сверху каждого пузырька имеется клапан. Когда мелкие ракообразные заплывают в пузырек, клапан захлопывается и жертва переваривается особыми ферментами.



Рис. 70. Пузырчатка обыкновенная



Рис. 71. Непентес

Непентесы – растения Индо-Малайской области (рис. 71). Листья кувшинчатые. Нижняя часть черешка плоская и широкая, зеленая (выполняет функцию фотосинтеза). Длинный усик обвивает ветку дерева-хозяина. На конце усика кувшинчик. Верхняя часть листовой пластинки превращена в крышечку-зонтик. По краю кувшинчика выделяется сахаристая жидкость. Попадая в кувшинчик, насекомое соскальзывает вниз, где находится жидкость с пищеварительными ферментами.

Плети – это распростерты по земле видоизмененные ползучие побеги с листьями и длинными междоузлиями, укореняющимися в узлах (ястребинка, живучка, лапчатка). Плети способны к фотосинтезу и выполняют функцию вегетативного размножения (рис. 72).

Усы – похожие на плети видоизмененные побеги, но на них не развиваются листья, а стебли хрупкие, тонкие. Выполняют только функцию размножения (лесная и садовая земляника, рис. 73).



Рис. 72. Плети лапчатки гусиной

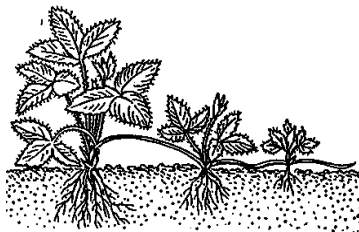


Рис. 73. Усы земляники садовой

ЦВЕТОК. СОЦВЕТИЯ

Цветок. Морфологические типы цветков. Строение цветка

Цветок – это высокоспециализированный орган полового и бесполого размножения покрытосеменных растений. В цветках происходят процессы микро- и мегаспорогенеза, микро- и мегагаметогенеза, опыления, оплодотворения, образования плода и семени.

Цветок состоит из стерильной и фертильной частей. К стерильной части относятся *цветоножка*, *цветоложе* и *околоцветник*, к фертильной – *андроцей* и *гинецей* (рис. 74).



Рис. 74. Строение цветка: 1 – цветоножка; 2 – цветоложе; 3 – чашелистики; 4 – лепестки; 5 – тычинки (андроцей); 6 – пестик (гинецей)

Цветоножка представляет собой междоузлие под цветком и соединяет его со стеблем. Цветки, не имеющие цветоножек, называют *сидячими*. На цветоножке могут располагаться листочки, называемые *прицветниками*.

Цветоложе – это расширенная часть цветоножки, к которой прикрепляются части цветка. Чаще всего оно бывает плоским, реже – выпуклым (лютик, малина) или вогнутым (рис. 75).

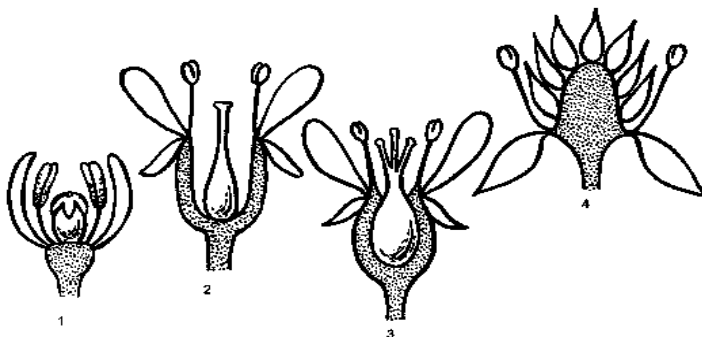


Рис. 75. Формы цветоложа: 1 – плоское; 2 – вогнутое; 3 – стенки завязи срастаются со стенками вогнутого цветоложа; 4 – выпуклое

Части цветка могут размещаться на цветоложе по спирали (*спиральное расположение*), по кругу (*циклическое расположение*) или смешанно (*гемциклическое расположение*). Околоцветник бывает простым (*гомохламидным*) и двойным (*гетерохламидным*). В случае отсутствия околоцветника цветок называют *ахламидным*. Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик (рис. 76). Простой околоцветник состоит только из чашелистиков или только из лепестков венчика.



Рис. 76. Типы околоцветника:
а – простой; б – двойной; в – ахламидный цветок

Чашечка выполняет защитную функцию, состоит из чашелистиков, окрашенных обычно в зеленый цвет. Они могут быть свободными или сросшимися (как у бобовых) и образуют спайную или колокольчатую чашечку, на верхушке которой находятся зубцы. У некоторых растений чашечка редуцируется (сельдерейные) или видоизменяется в волоски, щетинки (астроцветные).

Предполагают, что чашечка произошла от листьев верховой формации, о чем свидетельствует морфологическое и анатомическое сходство, одинаковое число проводящих пучков. Кроме того, у некоторых растений, например, пиона, наблюдается постепенный переход от листьев верховой формации к чашелистикам.

Венчик имеет разнообразную окраску и по размерам обычно значительно превосходит чашечку. Он состоит из *лепестков*. У некоторых растений (гвоздика, мыльнянка) верхняя (расширенная) часть лепестка называется пластинкой, или отгибом, нижняя (суженная) – ноготком. Лепестки венчика могут быть одинаковыми или различаться между собой. У многих растений венчик является сростнолепестным. При этом различают трубку венчика и отгиб, который обычно заканчивается зубцами, или лопастями. Место перехода трубки в отгиб называется зевом.

Предполагают, что венчик произошел от видоизмененных тычинок, о чем свидетельствуют яркая окраска и сходство анатомического строения (один проводящий пучок). У представителей семейства кувшинковых отмечен постепенный переход от тычинок к лепесткам.

Абсолютное большинство цветковых растений имеют *обоеполые цветки*. Для некоторых групп ветроопыляемых растений характерны *раздельнополые цветки*, состоящие из одних тычинок (мужские, или тычиночные) или из одних пестиков (женские, или пестичные) (рис. 77). Такие цветки обычно имеют редуцированный околоцветник или вовсе лишены его. Раздельнополые цветки могут развиваться на одной и той же особи. Такие растения называются *однодомными*. Если раздельнополые цветки образуются на разных особях, растения называют *двудомными*.

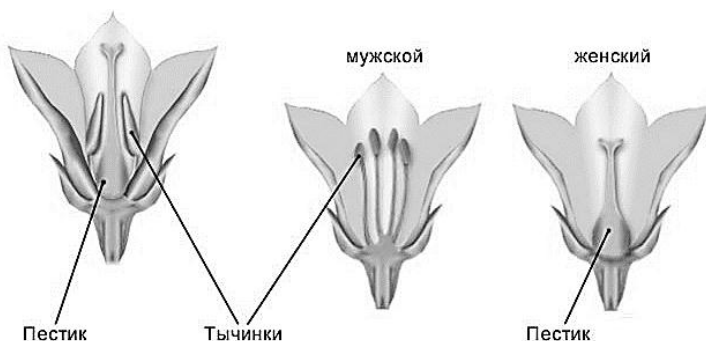


Рис. 77. Типы цветков в зависимости от их пола

В зависимости от симметрии околоцветника различают цветки *актиноморфные* (правильные), *билатерально-симметричные* (с двумя осями симметрии), *зигоморфные* (с одной осью симметрии) и *асимметричные* (рис. 78).

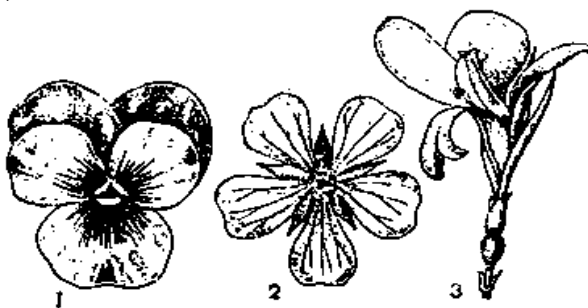


Рис. 78. Симметрия цветка:

1 – зигоморфный; 2 – актиноморфный; 3 – асимметричный цветок

Андроцей – это совокупность тычинок в одном цветке. Их количество варьирует от одной (орхидные) до нескольких сотен (рис. 79). Тычинки могут быть свободными или срастаться, могут иметь одинаковую или неодинаковую длину.

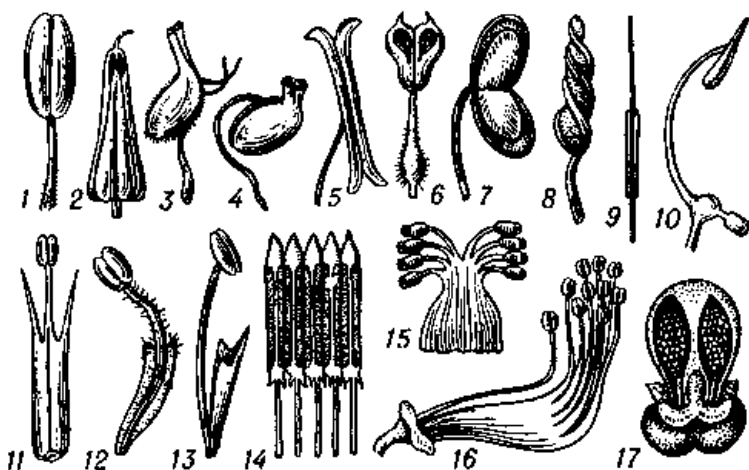


Рис. 79. Различные формы тычинок: 1 – белены чёрной; 2 – подснежника белоснежного; 3 – голубики; 4 – грушанки крупноцветковой; 5 – душистого колоска пахучего; 6 – толокнянки альпийской; 7 – пикульника узколистного; 8 – золототысячника лугового; 9 – вороньего глаза обыкновенного; 10 – шалфея лугового; 11 – лука; 12 – борца; 13 – бурачка Гмелина; 14 – одуванчика лекарственного; 15 – истода; 16 – гороха посевного; 17 – любки двулистной

Тычинка состоит из *тычиночной нити* и *пыльника* (рис. 80). Прикрепление тычиночной нити к пыльнику также может быть разнообразным. Пыльник имеет две половинки – теки, отделенные друг от друга *связником*. Каждая тека содержит по два *пыльцевых гнезда*, являющихся гомологами микроспорангиев.

Снаружи пыльник покрыт эпидермисом. За ним следует *эндотеций*, клетки которого часто имеют разнообразные утолщения, способствующие вскрыванию пыльника. Под эндотецием располагаются 1–3 средних слоя, состоящих из паренхимных клеток. Самый внутренний слой стенки пыльника – *тапетум*, снабжает спорогенную ткань питательными веществами, однако после образования микроспор его клетки, как правило, разрушаются.

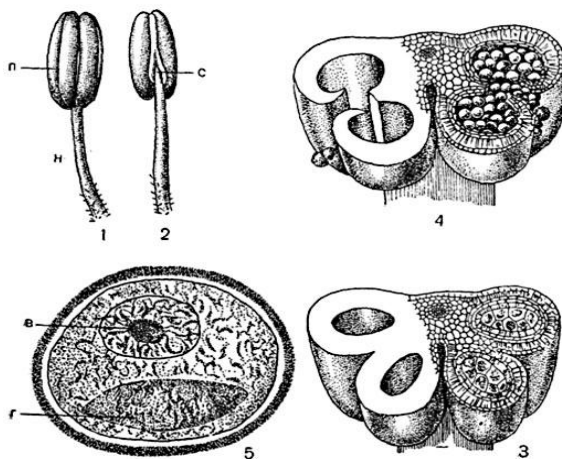


Рис. 80. Строение тычинки: 1, 2 – тычинки (с двух сторон): н – тычиночная нить, п – пыльник, с – связник; 3 – схематический разрез не вполне созревшего пыльника; 4 – схематический разрез созревшего пыльника; 5 – пылинка: в – вегетативное ядро, г – генеративная клетка.

В пыльцевом гнезде находится спорогенная ткань, из которой в процессе мейоза формируются *микроспоры* (пыльцевые зерна). Пыльцевое зерно имеет две оболочки: наружную (*экзину*) и внутреннюю (*интину*). Из пыльцевого зерна развивается *мужской гаметофит*, который редуцирован и состоит из двух клеток: *сифоногенной* и *генеративной*. Сифоногенная клетка в процессе опыления прорастает в пыльцевую трубку. Генеративная клетка дает начало двум *спермиям*.

Гинецей – это совокупность *плодолистиков*, образующих один или несколько пестиков. Плодолистик состоит из стерильной и фертильной (*семязачатков*) частей. У примитивных растений гинецей состоит из несросшихся плодолистиков. Такой тип гинецея называют *апокарпным* (рис. 81).

Плодолистик может быть плоским, а также с не полностью или полностью сращенными краями. По современным представлениям плодолистик произошел от мегаспорофиллов древних голосеменных растений. Вначале он был несомкнутым, затем сложился вдоль, далее началось срастание его краев. В процессе эволюции произошло полное срастание краев плодолистика, что обеспечило большую защиту семязачатков, расположенных внутри завязи.

Гинецей, состоящий из сросшихся плодолистиков, называют *ценокарпным*. Ценокарпный гинецей бывает трех типов:

- *синкарпный* образован в результате срастания плодолистиков своими боковыми поверхностями;
- *паракарпный* возникает в результате разворачивания отдельных плодолистиков и срастания их между собой краями;
- *лизикарпный гинецей* образован в результате разрушения боковых стенок синкарпного гинецея.

Количество плодолистиков, входящих в состав ценокарпного гинецея, можно определить по числу столбиков пестика, количеству лопастей рыльца пестика, числу гнезд завязи.

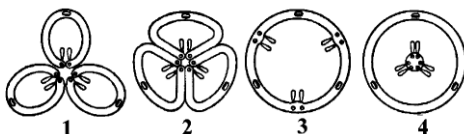


Рис. 81. Основные типы гинецея:

1 – апокарпный; 2 – синкарпный; 3 – паракарпный; 4 – лизикарпный

Пестик состоит из *завязи*, *стилодия* (оттянутая верхушка плодолистика) и *рыльца*. Сросшиеся стилодии нескольких плодолистиков называют *столбиком*. Выделяют три типа завязи (рис. 82):

- *верхняя* – члены околоцветника располагаются на границе завязи и цветоножки. Цветок в этом случае называют *подпестичным*;
- *нижняя* – члены околоцветника располагаются на границе завязи и столбика. Цветок в этом случае называют *надпестичным*;
- *полунижняя (или средняя) завязь* – члены околоцветника располагаются непосредственно на завязи.

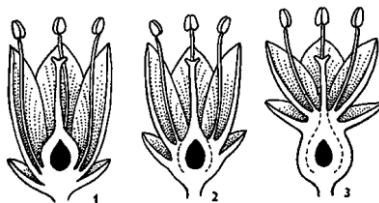


Рис. 82. Типы завязи:

1 – верхняя; 2 – полунижняя; 3 – нижняя

Внутри завязи располагаются семязачатки, число которых может варьироваться от одного до нескольких миллионов. Семязачаток состоит из *нуцеллуса* (мegasporangia), окруженного одним или двумя *интегументами* (покровами), которые на верхушке не смыкаются, образуя узкий канал – *микропиле*. Через этот канал пыльцевая трубка проникает

к зародышевому мешку. Основание нуцеллуса, от которого отходят интегументы, называется *халазой*. Семязачаток прикрепляется к плаценте с помощью *фуникулюса* (семяножки). Место прикрепления семязачатка к семяножке называют *рубчиком* (рис. 83).

Семязачаток возникает на плаценте в виде небольшого бугорка. После достижения им определенной величины у его основания возникают интегументы в виде одного-двух кольцевых валиков, а в апексе вычленяются одна или несколько археспориальных клеток. Далее одна из археспориальных клеток (материнская клетка мегаспор) делится путем мейоза и образует четыре гаплоидные *мегаспоры*. Этот процесс носит название *мегаспорогенеза*. Дальнейшее развитие обычно получает только одна (чаще нижняя) мегаспора, которая дает начало *женскому гаметофиту* (*зародышевому мешку*), а три другие мегаспоры дегенерируют.

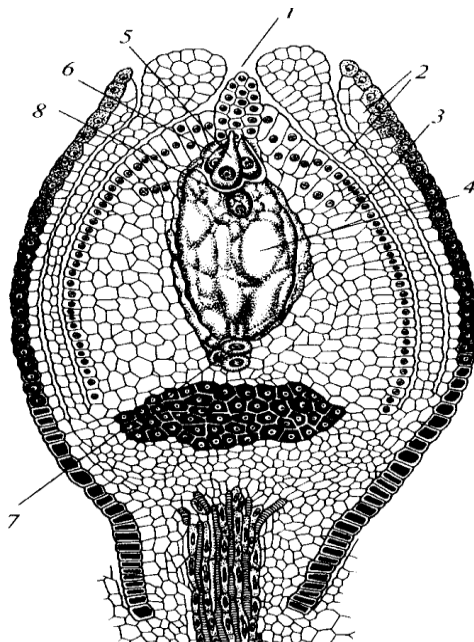


Рис. 83. Строение семязачатка:

- 1 – микропиле; 2 – интегументы; 3 – нуцеллус; 4 – зародышевый мешок;
5 – яйцеклетка; 6 – синергиды; 7 – антиподы; 8 – вторичное ядро

Выделяют 16 типов зародышевых мешков. Наиболее распространен зародышевый мешок *Polygonum*-типа, описанием которого мы и ограничимся. При формировании данного типа гаметофита в мегаспоре трижды

происходит митоз. Образуется восемь свободных ядер; по три ядра отходят к разным полюсам клетки, окружаются собственной протоплазмой и образуют клетки. Три верхние клетки называют яйцевым аппаратом. Средняя из них становится *яйцеклеткой*, две другие – *синергидами*. Три клетки, расположенные на халазальном полюсе – *антиподы*. Два ядра, оставшихся в центральной части зародышевого мешка, называют *полярными*. До или после проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок они сливаются во вторичное (диплоидное) ядро.

Место прикрепления семязачатка к завязи называют *плацентой*, а расположение плацент в завязи – *плацентацией*. В зависимости от того, как располагаются плаценты внутри завязи, различают различные типы плацентаций (рис. 84).

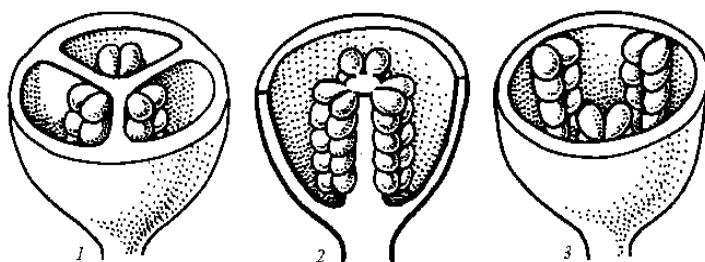


Рис. 84. Типы краевой плацентации:

1 – центрально-угловая; 2 – центрально-осевая; 3 – постенная

В зависимости от ориентации, взаимного расположения частей и степени изогнутости нуцеллуса различают пять основных типов семязачатков (рис. 85):

- *ортотропный* (прямой) – микропиле и семяножка находятся на противоположных концах оси семязачатка (гречишные, ореховые);

- *анатропный* (обращенный) – нуцеллус повернут по отношению к прямой оси на 180° , поэтому микропиле и семяножка расположены рядом (самый распространенный тип семязачатка);

- *гемитропный* (полуповернутый) – семязачаток повернут на 90° , в результате микропиле и нуцеллус расположены по отношению к семяножке под углом 90° (некоторые первоцветные, норичниковые);

- *кампитропный* (односторонне изогнутый) – нуцеллус изогнут только микропилярным концом, фуникулус и микропиле расположены рядом (бобовые, мальвовые);

- *амфитропный* (двусторонне изогнутый) – нуцеллус изогнут с двух сторон, в виде подковы, микропиле и фуникулус расположены рядом (тутовые, ладанниковые).

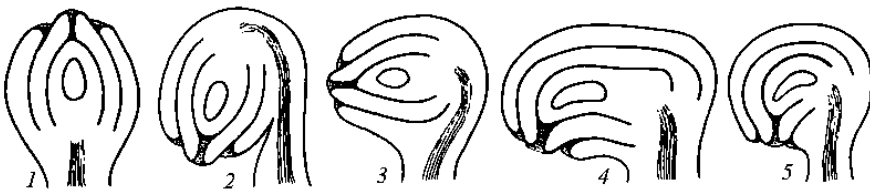


Рис. 85. Основные типы семязачатков: 1– ортотропный; 2– анатропный; 3– гемитропный; 4– кампилотропный; 5 – амфитропный

Формула и диаграмма цветка

Для краткого условного выражения строения цветков применяют *формулы*. При их составлении учитывают симметрию цветка, число кругов в нем, а также число членов в каждом круге, срастание частей цветка и положение пестиков (верхняя или нижняя завязь).

При составлении формулы цветка используют следующие обозначения:

* – актиноморфный (правильный) цветок, $\uparrow$ или $\downarrow$ – зигоморфный, $\curvearrowright$ – асимметричный, σ – мужской цветок, φ – женский цветок, P – простой околоцветник, Ca – чашечка, Co – венчик, A – андроцей, G – гинецей.

У каждой буквы внизу ставится индекс, указывающий на число членов данной части цветка (например, Ca₅, A₅). Если членов много, то ставят знак бесконечности ∞ . Если данные части цветка располагаются не в одном, а в двух кругах, то у буквы ставят две цифры, соединенные знаком «+» (например, P₃₊₃). При срастании каких-либо частей цветка цифра, указывающая на их число, заключается в скобки (Co₍₅₎). Верхняя завязь отмечается чертой под цифрой, обозначающей число плодолистиков, которые образуют пестик (G₍₃₎), нижняя завязь – чертой над цифрой (G₍₃₎).

Примеры формул цветков:

Формула цветка капусты огородной: $*\varphi\sigma Ca_4 Co_4 A_{2+4} G_{(2)}$ – цветок актиноморфный, обоеполый; околоцветник двойной, в котором чашечка состоит из 4 свободных чашелистиков, венчик – из 4 свободных лепестков; андроцей имеет 4 длинные и 2 короткие тычинки; гинецей образован 2 сросшимися плодолистиками, завязь верхняя.

Формула цветка яснотки белой: $\uparrow\varphi\sigma Ca_{(5)} Co_{(2+3)} A_{2+2} G_{(2)}$ – цветок зигоморфный, обоеполый; околоцветник двойной, в котором чашечка состоит из 5 сросшихся чашелистиков, а венчик – из 5 сросшихся лепестков; андроцей образован 4 свободными тычинками, из которых 2 длинные и 2 короткие; гинецей образован 2 сросшимися плодолистиками, завязь верхняя.

Диаграмма представляет собой проекцию цветка на плоскость, перпендикулярную оси цветка (рис. 86). При изображении диаграммы

цветка чашелистики указываются в виде скобки с килем на спинке, лепестки – круглой скобкой. Для тычинок дается поперечный срез через пыльник (при большом числе тычинок возможно упрощенное изображение в виде овала), для гинецея – поперечный разрез завязи с плацентацией семян. Диаграмма отражает также срастание органов, наличие нектарников, дисков и т. д.



Рис. 86. Диаграмма цветка: 1 – ось соцветия; 2 – прицветник; 3 – чашелистик; 4 – лепесток; 5 – тычинка; 6 – гинецей; 7 – кроющий лист

Соцветия. Классификация соцветий

Соцветие – это группа цветков, расположенных на общем цветоносе. Образование соцветий является приспособлением к более эффективному опылению. Как при энтомофилии, так и при анемофилии вероятность опыления цветков в соцветиях возрастает. К тому же цветки в соцветиях распускаются не одновременно, а последовательно, что удлиняет период возможного опыления.

Для описания и морфологической характеристики соцветий используют четыре группы признаков: характер олиственности, порядок ветвления побегов, способ их нарастания, деятельность апикальной меристемы.

По наличию и характеру листьев на осях соцветия делят на *фрондозные*, *брактеозные* и *эбрактеозные*. На осях фрондозных соцветий имеются хорошо развитые зеленые прицветники (фуксия, фиалка трехцветная). Брактеозными называют соцветия, прицветники которых представлены чешуевидными листьями верховой формации – брактеями (ландыш, сирень). У эбрактеозных (голых) соцветий прицветники вообще редуцированы (пастушья сумка).

В зависимости от степени разветвленности выделяют *простые* и *сложные* соцветия. У простых соцветий на главной оси располагаются одиночные цветки, а у сложных – частные соцветия, то есть ветвление достигает двух и более порядков.

Способ ветвления осей может быть моноподиальным и симподиальным. В случае моноподиального ветвления каждая ось формируется за счет деятельности одной верхушечной меристемы. Соцветия с такими осями называют *моноподиальными*, или *рацемозными*. Если оси ветвятся симподиально и являются составными, соцветия относят к *симподиальным*, или *цимозным*.

В зависимости от особенностей функционирования апикальной меристемы выделяют *открытые* и *закрытые* соцветия. В открытых соцветиях апикальная меристема не формирует цветки и обладает неограниченным ростом. Цветки возникают на боковых осях и распускаются снизу вверх (ландыш, черемуха). В закрытых соцветиях апикальная меристема образует верхушечный цветок (чистотел, барбарис), а цветки распускаются сверху вниз.

В основу общей морфологической классификации соцветий положены два признака: способ ветвления осей и степень их разветвленности. Соответственно выделяют рацемозные, цимозные, составные соцветия и тирсы.

Рацемозные соцветия могут быть *простыми* (цветки сидят непосредственно на главной оси соцветия) и *сложными* (цветки сидят на разветвлениях главной оси соцветий).

К простым рацемозным соцветиям относят (рис. 87):

– *кисть* – цветки расположены на цветоножках на общей неразветвленной оси соцветия (черемуха);

– *колос* – соцветия имеют сходное с кистью строение, но цветки сидячие (подорожник);

– *початок* – соцветия имеют сходное с колосом строение, но ось соцветия толстая, мясистая (кукуруза);

– *головка* – соцветия имеют сходное с кистью строение, но главная ось сильно укорочена, расширена, цветки сидячие или на коротких цветоножках (клевер);

– *щиток* – на укороченной оси развиваются нижние цветки на более длинных цветоножках, а верхние – на более коротких, благодаря чему все цветки расположены почти в одной плоскости (спирея);

– *зонтик* – главная ось соцветия сильно укорочена, цветоножки выходят из ее верхушки и имеют одинаковую длину (примула);

– *корзинка* – сидячие цветки расположены на очень уплощенной и расширенной главной оси (василек, одуванчик).

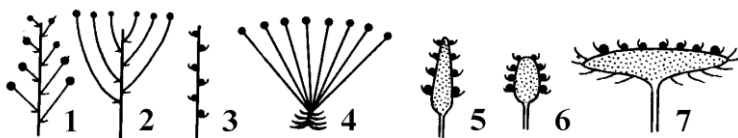


Рис. 87. Типы простых рацемозных соцветий: 1 – кисть; 2 – щиток; 3 – колос; 4 – зонтик; 5 – початок; 6 – головка; 7 – корзинка

К сложным рацемозным соцветиям относят (рис. 88):

- *сложный колос* – на главной оси соцветия расположены простые колоски (пшеница);
- *метелка* – на главной оси соцветия расположены пазушные простые кисти. В нижней части они более ветвистые, чем в верхней (сирень);
- *сложный зонтик* – главная ось соцветия укорочена, от нее отходит несколько осей, несущих на конце простые зонтики (укроп).

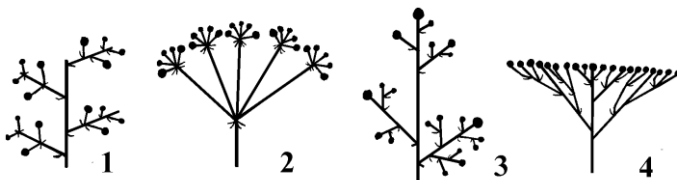


Рис. 88. Типы сложных рацемозных соцветий: 1 – двойная кисть; 2 – сложный зонтик; 3 – метелка; 4 – сложный щиток

Цимозные соцветия представлены следующими типами (рис. 89):

- *монохазий* – ось первого порядка заканчивается цветком, под цветком закладывается одна ось второго порядка, которая перерастает ось первого порядка и также заканчивается цветком, ниже закладывается следующая ось.

В зависимости от порядка заложения боковых осей среди монохазиев различают *завиток* и *извилину*. В завитке все цветки направлены в одну сторону (незабудка). В извилине боковые оси с цветками отходят поочередно в противоположные стороны (гладиолус);

- *дихазий* – ось первого порядка несет на вершине цветок, под которым образуются, обычно супротивно, две боковые оси, также заканчивающиеся цветками. Под цветком на боковых осях могут закладываться по две оси третьего порядка и т. д. (герань, гвоздика);

- *плейохазий* – из каждой оси, несущей верхушечный цветок, выходит более двух ветвей, перерастающих главную ось.

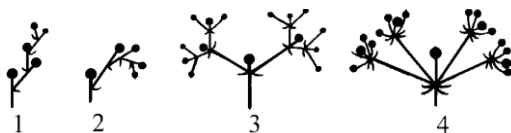


Рис. 89. Типы цимозных соцветий:

1 – извилина (монохазий); 2 – завиток (монохазий); 3 – дихазий; 4 – плейохазий

У *составных соцветий* характер ветвления главной и боковых осей различен. Например, если главная ось ветвится по типу кисти, а боковые частные соцветия представлены корзинками, то такое соцветие называется кистью корзинок (рис. 91). Наиболее распространенными типами составных соцветий являются: щиток корзинок, кисть корзинок, кисть зонтиков, метелка колосков.

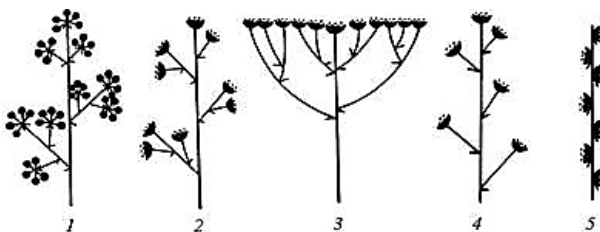


Рис. 90. Составные соцветия: 1 – метелка зонтиков; 2 – метелка корзинок; 3 – щиток корзинок; 4 – кисть корзинок; 5 – колос корзинок

Тирс – это соцветие, имеющее моноподиально ветвящуюся главную ось, несущую боковые цимозные соцветия (монохазии и дихазии) (рис. 91). К тирсам относят сережки березы, имеющие гибкую главную ось.



Рис. 91. Тирсоидное соцветие

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ. ОПЫЛЕНИЕ. ОПЛОДВОРЕНИЕ СЕМЯ. ПЛОД

Размножение растений

Размножение – это присущее всем живым организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни, процесс увеличения числа особей во времени. У растений различают два типа размножения – бесполое и половое.

Бесполое размножение – это размножение, происходящее без участия половых клеток и полового процесса. При бесполом размножении различают: вегетативное размножение и размножение с помощью спор.

Вегетативное размножение – это отделение частей тела от материнского растения и развитие из него самостоятельных (дочерних) организмов. Вегетативное размножение может происходить естественным путем или может быть вызвано искусственно человеком.

Естественное вегетативное размножение у некоторых растений (одноклеточные зеленые водоросли) чаще осуществляется путём деления, у некоторых грибов (дрожжи) – почкованием или участками мицелия (шляпочные грибы), у лишайников – частями таллома, у высших растений – частями вегетативных органов (корень, стебель, лист), но чаще видоизменёнными вегетативными органами – корневищами (пырей), клубнями (картофель), луковицами (лук, тюльпан), корневыми отпрысками (малина, вишня, слива), усами (земляника). Естественное вегетативное размножение свойственно почти всем многолетним растениям и основано на их способности к регенерации. Возникающее в данном случае вегетативное потомство одной особи называется клоном и является точной генетической копией материнского организма.

Искусственные способы вегетативного размножения включают все естественные, а также размножение *черенками* (стеблевые – смородина, корневые – малина, листовые – бегония), делением куста (флоксы), *прививкой* черенками и почкой (груша, яблоня, роза, сирень), *отводками* (крыжовник, фундук).

Вегетативное размножение культурных растений применяется уже многие столетия. В современной практике широко используется также эффективный метод – *микроразмножение* (*микрореклональное размножение*), которое основано на получении посадочного материала из клеток верхушечной меристемы. Этот метод позволяет из одного в короткие сроки получать тысячи растений, обладающих признаками материнского и свободных от вирусной и другой инфекции. Таким образом получают посадочный материал овощных, плодовых и декоративных растений.

Достоинства и преимущества вегетативного размножения перед половым размножением заключаются:

- в сохранении свойств материнского растения (так если растение обладает высокими декоративными качествами, то для сохранения этих качеств у последующих поколений);
- лёгкость размножения;
- высокая скорость размножения.

Размножение с помощью спор происходит благодаря развитию у некоторых растений особых, специализированных клеток – спор. Такое размножение свойственно водорослям, мохообразным, плаунообразным,

хвощееобразным и папоротникообразным. Споры – это специализированные клетки, способные в благоприятных условиях прорасти и образовывать новые (дочерние) растения.

Половое размножение – это размножение, при котором происходит слияние женских и мужских половых клеток, с образованием зиготы, из которой развивается дочерний организм, обладающий новыми (в сравнении с родительскими) наследственными свойствами.

Половые клетки, называемые гаметами, развиваются у двух родительских организмов в разных половых органах. В женских половых органах формируются яйцеклетки. В мужских половых органах образуются мужские половые клетки – неподвижные спермии (у семенных растений) или подвижные сперматозоиды (у споровых растений). В связи с этим значение полового размножения заключается в обновлении свойств организмов. Такие организмы с новыми наследственными свойствами, полученными от обоих родителей, имеют больше шансов на выживание.

В простейшем случае у некоторых одноклеточных водорослей при половом размножении сливаются целые организмы, выступающие в роли гамет. Такой половой процесс, при котором сливающиеся клетки неотличимы друг от друга и являются самостоятельными организмами, называется *хологамией*. Диплоидная зигота в этом случае обычно сразу же делится мейотически с образованием 4 дочерних гаплоидных одноклеточных организмов.

В зависимости от размера и подвижности гамет, наряду с хологамией, различают несколько типов полового процесса:

– *изогамия* – когда гаметы, образующиеся в гаметангиях, одинаковы по форме и размеру, а их попарное слияние основано лишь на физиологическом различии (некоторые водоросли и грибы);

– *оогамия* – когда женская гамета, называемая яйцеклеткой, неподвижна, лишена жгутиков, имеет крупные размеры и большой запас питательных веществ, а мужская гамета, называемая сперматозоидом или спермием, – маленькая, подвижная, со жгутиком или без него (у всех высших растений).

Неподвижная яйцеклетка образуется при оогамии в гаметангии, называемом либо *оогонием* (у водорослей и некоторых грибов), либо *архегонием* (у мохообразных, папоротникообразных и голосеменных), либо *зародышевым мешком* (у цветковых растений).

Сперматозоиды у споровых растений образуются в гаметангиях, называемых *антеридиями*.

Опыление растений

Опылением называется процесс переноса пыльцы с тычинки на рыльце пестика цветка. Различают два основных типа опыления: *авто-*

гамью, или самоопыление, при котором опыление происходит в пределах одного цветка, и *аллогамью* (перекрестное опыление) – перенос пыльцы с тычинки одного цветка на пестик другого цветка.

Перекрестное опыление встречается в природе гораздо чаще и обеспечивает генетически более разнообразное потомство. Самоопыление является резервной возможностью опыления в том случае, когда по каким-то причинам (погодные условия, отсутствие опылителя) не произошло перекрестное опыление.

В обоеполых цветках есть различные приспособления, препятствующие самоопылению:

- *дихогамия* – одновременность созревания тычинок и пестика (более раннее созревание пыльцы называют *протерандрией*, рыльца – *протерогинией*);

- *гетеростилия* (разностолбчатость): у одних цветков тычинки имеют короткие тычиночные нити, а столбик пестика длинный, у других – наоборот;

- *самостерильность* – неспособность пыльцы прорасти на рыльце пестика того же цветка;

- *раздельнополость цветков*;

- *двудомность растений*.

В зависимости от того, как переносится пыльца, выделяют различные типы опыления:

- *энтомофилия* – опыление с помощью насекомых. Для цветков энтомофильных растений характерны крупные, ярко окрашенные венчики с хорошо развитыми нектарниками;

- *анемофилия* – опыление растений с помощью ветра. У ветроопыляемых растений цветки обычно мелкие, с плохо развитым околоцветником, пыльца легкая, мелкая;

- *орнитофилия* – опыление с помощью птиц. Цветки обычно яркие, имеют прочную структуру и выделяют большое количество нектара;

- *хироптерофилия* – опыление летучими мышами. Цветки раскрываются по ночам, обладают резким запахом;

- *гидрофилия* – перенос пыльцы водой. Цветки погружены в воду или плавают на поверхности водной глади.

Двойное оплодотворение и его значение

У цветковых растений пыльцевое зерно, попав на рыльце пестика, начинает прорасти. При этом его содержимое выпячивается и образует *пыльцевую трубку*. Между опылением и оплодотворением у разных растений проходит различное время. Ядро клетки пыльцевой трубки и два спермия находятся на растущем конце трубки. Достигнув завязи, пыль-

цевая трубка направляется к семязачатку и проникает в его чаще всего через микропиле (*порогамия*), в редких случаях – через халазу (*халазогамия*). Далее пыльцевая трубка растет по направлению к зародышевому мешку. Оболочка пыльцевой трубки растворяется – и спермии оказываются внутри зародышевого мешка. Один из них сливается с яйцеклеткой, другой – с диплоидной центральной клеткой. В результате образуются диплоидная зигота и триплоидная клетка, которая дает начало *эндосперму*. Происходит так называемое *двойное оплодотворение* – процесс характерный только для покрытосеменных растений (рис. 92). Из оплодотворенного семязачатка впоследствии сформируется семя.

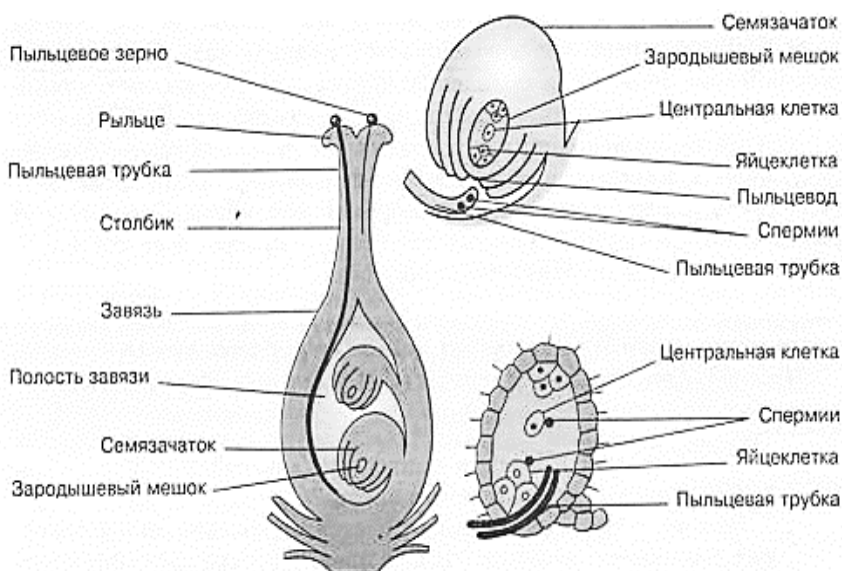


Рис. 92. Рост пыльцевой трубки и двойное оплодотворение

Типы отклонений от нормального оплодотворения у цветковых растений

Апомиксис – размножение организмов, не сопровождающееся половым процессом. В более узком понимании апомиксис – размножение, при котором зародыш развивается без оплодотворения вследствие нарушения предшествующих этапов полового размножения. В зависимости от того, даёт ли начало новому организму половая или вегетативная клетка, различают две основные формы апомиксиса – партеногенез и апогамию.

Партеногенез – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

Апогамия – развитие зародыша из антипод или синергид.

Полиэмбриония – процесс развития нескольких зародышей из одной оплодотворенной яйцеклетки. Различают истинную и ложную полиэмбрионию.

Истинная полиэмбриония – развитие в одном зародышевом мешке нескольких зародышей из одной зиготы в результате ее неправильного деления или расщепления ее верхушечной клетки.

Ложная полиэмбриония – образование зародыша в результате развития в семязачатке не одной, а нескольких мегаспор (лилия, манжетка), либо в результате развития дополнительных зародышевых мешков из клеток нуцеллуса или интегумента.

Строение семян

Семя – орган воспроизведения, расселения и переживания неблагоприятных условий у семенных растений.

Семена могут быть разной окраски, формы и величины. Самые мелкие семена развиваются у орхидных, а самые крупные у пальм (до 20–25 кг).

Семя развивается из семязачатка после оплодотворения (в случае апомиксиса – без оплодотворения). Семена состоят из семенной кожуры, эндосперма или перисперма, зародыша.

Снаружи семя покрыто *семенной кожурой*. Она формируется из интегумента. Иногда в её образовании принимают участие и другие части семязачатка (нуцеллус, халазальная ткань). Семенная кожура защищает зародыш от механических повреждений, проникновения микроорганизмов, потери влаги; обеспечивает проникновение влаги, предотвращает преждевременное прорастание, способствует распространению семян.

На семенной кожуре имеется небольшое отверстие – *микротиле*, способствующее проникновению воды, и *рубчик* – место прикрепления семени к семяножке. Степень развития, твердость семенной кожуры определяются характером околоплодника: тонкая (вишня, дуб, сложноцветные); твердая (виноград, калина), сочная (гранат).

По наличию запасных тканей семена делят на:

- с эндоспермом (клешевина, злаки, пасленовые);
- с эндоспермом и периспермом (перец, кувшинка);
- с периспермом (звездчатка, куколь, свекла);
- без эндосперма и перисперма (бобовые, орхидные).

Эндосперм – это питательная ткань, формирующиеся в семени из центральной триплоидной клетки зародышевого мешка, состоит из па-

ренхимных, плотно расположенных клеток, с тонкими оболочками, густой цитоплазмой. В эндосперме запасаются крахмал, масла, белки.

В покоящемся семени эндосперм твердый. При прорастании, соединения эндосперма гидролизуются под действием ферментов и поглощаются зародышем.

В зависимости от типа запасаемых питательных веществ эндосперм бывает:

- *мучнистый*, если в нем преобладает вторичный крахмал (зерновка злаков);

- *маслянистый*, запасаются жирные масла, иногда в сочетании с запасными белками в виде алейроновых зерен (маковые, зонтичные);

- *стекловидный* или *каменистый*, когда запасаются белки (зерновка кукурузы).

Перисперм – запасаящая ткань, которая развивается из нуцеллуса. Перисперм схож по функциям с эндоспермом, но имеет диплоидный набор хромосом, содержит малое количество белковых веществ, в основном крахмал, а иногда масла. Перисперм может составлять либо всю запасную ткань семени, либо её часть.

Зародыш развивается из оплодотворенной яйцеклетки и состоит из меристематических и паренхимных тканей. Зародыш – зачаток новой особи. Зародыш представлен осью (зародышевый корешок, стебелек, почка) и семядольными листьями (две семядоли – у двудольных, одна – у однодольных).

Зародышевый корешок – часть, из которой развивается главный корень растения.

Зародышевая почечка, или плюмула – часть, из которой развивается главный побег растения.

Семядоли – первые листья растения, развивающиеся у зародыша ещё в семени. Они существенно отличаются от последующих листьев по форме, внутреннему строению, функциям. Семядоли выполняют выделительную, запасную, всасывающую функции. У голосеменных растений число семядолей составляет от двух до восемнадцати, причём их число может различаться даже в пределах вида. У однодольных семядоля одна, у двудольных – обычно две (но есть исключения: у некоторых видов магнолии могут быть как две, так и три семядоли, а у дегенерии – три или четыре семядоли). У некоторых высокоспециализированных однодольных растений семядоля трансформировалась в особый орган, защищающий зародышевую почечку – *колеоптиль*, который имеет вид колпачка (щитка). При прорастании семени он пробивает почву твёрдой верхушкой.

Место прикрепления семядоли к стебельку называется *семядольным узлом*. Часть стебелька ниже семядольного узла называется *гипокотиль*

(подсемядольное колено). Граница между гипокотилем и зародышевым корешком называется *корневая шейка*.

В зародышах двудольных точка роста находится между семядолями и является верхушечной или терминальной, а зародыш – билатерально симметричный.

В зародышах однодольных почка одна, занимает терминальное положение.

Имеется немало представителей цветковых растений (орхидные, заразиховые, грушанковые), у которых зародыш не дифференцирован. В одних случаях такая организация зародыша является признаком примитивности, в других – признаком вторичной упрощённости.

Семена многих растений могут иметь придатки в виде сочных, мясистых, часто окрашенных выростов, богатых питательными веществами. Если эти выросты развиваются из семяножки (пассифлора, бересклет, мускатный орех), их называют *ариллусами*, если из интегументов (хохлатка, клещевина) – *ариллоидами*. Они служат для привлечения животных, участвующих в распространении семян.

Для прорастания семян необходимы определенные условия:

- наличие воды (ткани семян обезвожены и содержат 10–15 % влаги);
- доступ воздуха (обеспечивает процессы дыхания);
- оптимальная температура;
- для некоторых семян – свет (табак, салат).

Однако не всегда семена прорастают при наличии всех благоприятных условий. Часто наблюдается *глубокий покой семян*, причины которого могут быть различны:

– недоразвитый зародыш (на дозревание семени женшеня требуется три года), обуславливающий так называемый морфологический покой семян;

– водонепроницаемые (бобовые) или твердые (косточковые) покровы, механически препятствующие прорастанию;

– наличие веществ-ингибиторов, тормозящих прорастание (ясень);

– пониженная газопроницаемость внутренних слоев покровов (злаки, табак).

Покой характерен для многих семян умеренной зоны и является приспособлением к перенесению неблагоприятных условий (зима). Затем покровы разрушаются, перегнивают, ингибиторы прорастания вымываются, зародыш дозревает и семя прорастает.

Для ускорения процесса прорастания семян в сельскохозяйственном производстве используют ряд специальных приемов:

– *стратификация* – выдерживание семян при низких положительных температурах;

– *скарификация* – разрушение покровов семян с толстыми оболочками.

По скорости прорастания и сохранения всхожести можно выделить следующие типы семян:

- с длительным глубоким покоем и длительно сохраняемой всхожестью (многие древесные растения);
- прорастающие сразу или через некоторое время после опадения и сохраняющие всхожесть в течение нескольких лет (культурные злаки, овощные культуры);
- прорастающие сразу и быстро теряющие всхожесть (ива, тополь);
- прорастающие на материнском растении (авиценния).

Процессу прорастания предшествует набухание, связанное с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. При этом кожура обычно разрывается. Начинается активная ферментативная деятельность, связанная с мобилизацией запасных веществ, которые начинают поглощаться зародышем. Зародыш увеличивается в размерах. Из разрыва кожуры или микропиле выходит корешок, укрепляющий растение в почве, и начинает самостоятельно всасывать воду.

Строение и классификации плодов

Плод – генеративный орган покрытосеменных растений. Его функции заключаются в защите и распространении семян. Плоды образуются обычно из стенок завязи. Иногда в образовании плода могут принимать участие цветоложе, цветоножка, части околоцветника.

Разнообразие плодов определяется четырьмя группами признаков: строение околоплодника; способ вскрывания; строение гинецея; особенности, связанные с распространением.

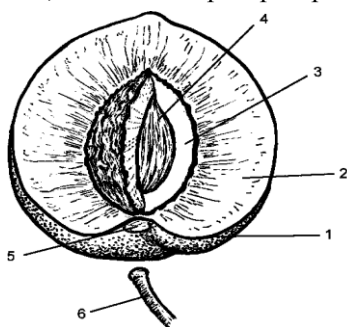


Рис. 93. Строение плода персика:
1-3 – околоплодник; 1 – экзокарпий,
2 – мезокарпий, 3 – эндокарпий,
4 – семя, 5 – след плодоножки,
6 – плодоножка

Околоплодник (перикарпий)

представляет собой разросшуюся стенку завязи. Иногда в его образовании принимают участие и другие части цветка. У некоторых растений (вишня, слива) перикарпий четко дифференцирован на три зоны: *экзокарпий* (кожица), *мезокарпий* (мясистая часть) и *эндокарпий* (косточка, окружающая семя, рис. 93).

В зависимости **от консистенции** околоплодника плоды делят на *сухие* (боб, коробочка, зерновка) и *сочные* (костянка, ягода).

По количеству семян различают:

- *односемянные плоды* – содержат одно семя (вишня, слива, дуб);
- *многосемянные плоды* – содержат много семян (мак, яблоня, арбуз).

По типу вскрывания различают:

– *невскрывающиеся плоды* – околоплодник разрушается под влиянием механического воздействия, деятельности микроорганизмов (рис. 94);

– *вскрывающиеся* (сухие, многосемянные плоды) (рис. 95).

Вскрывание плодов может происходить: продольными щелями; разрывом по перегородкам; разрывом по гнездам, зубчиками, дырочками, крышечкой, створками.

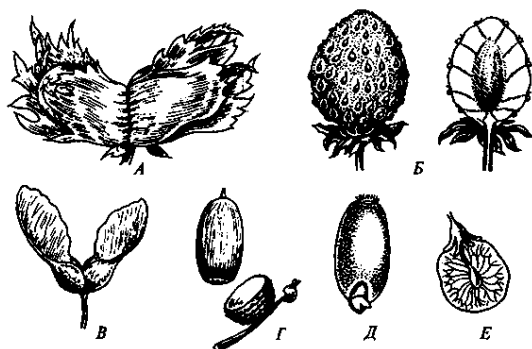


Рис. 94. Невскрывающиеся плоды: А – орех лещины; Б – мясистый плод земляники лесной; В – дробная крылатка клена остролистного; Г – желудь дуба; Д – зерновка пшеницы; Е – крылатка вяза равнинного

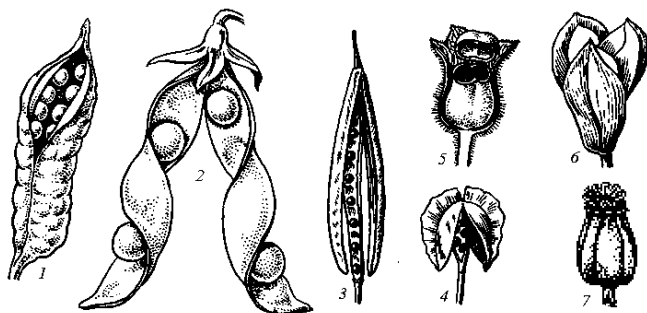


Рис. 95. Вскрывающиеся плоды: 1 – листовка (сои); 2 – боб (горох); 3 – стручок (капуста); 4 – стручок (ярутка); 5 – коробочка (белена); 6 – коробочка (дурман); 7 – коробочка (мак)

Распадающиеся плоды эволюционно более продвинуты. Среди них выделяют две группы (рис. 96):

– **дробные** – распадаются продольно в плоскости срастания плодолистиков. При этом образуются замкнутые односемянные *мерикарпии* (зонтичные, губоцветные, бурачниковые);

– **членистые** – распадаются поперечно в плоскостях, перпендикулярных продольной оси плодолистика. При этом образуются замкнутые членики с поперечными ложными перегородками (растения районов с засушливым климатом).

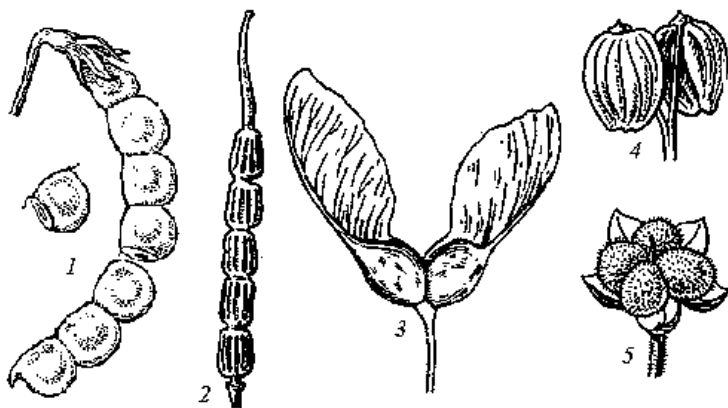


Рис. 96. Дробные и членистые плоды: 1–2 – членистые: 1 – членистый боб (копеечник); 2 – членистый стручок (редька дикая); 3–5 – дробные: 3 – двукрылатка (клен); 4 – вислоплодник (сельдерейные); 5 – ценобий (яснотковые)

Существует несколько классификаций плодов. Согласно морфологической классификации их делят на простые, сборные и соплодия.

Простые плоды развиваются из одного пестика, представленного одним или несколькими сросшимися плодолистиками (фасоль, тюльпан). **Сборные плоды** образуются из нескольких свободных плодолистиков, каждый из которых формирует пестик (малина, земляника, ветреница, рис. 97). **Соплодия** развиваются из целого соцветия (ананас, инжир).

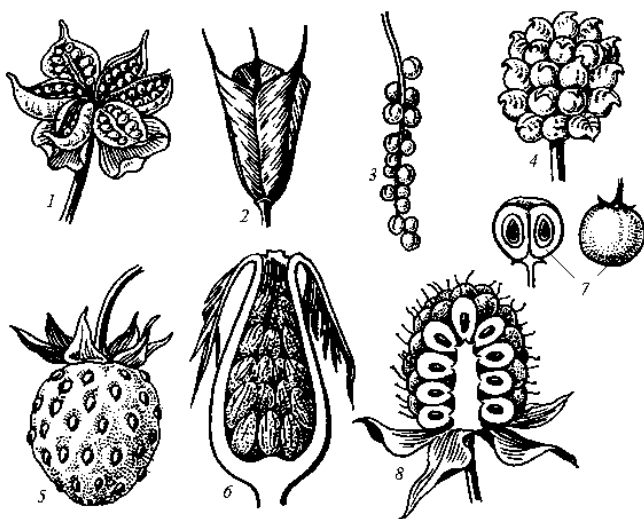


Рис. 97. Сборные плоды: 1 – сухая многолистровка (калужница); 2 – сухая многолистровка (водобор); 3 – сочная многолистровка (лимонник китайский); 4 – сухой многоорешек (лютик); 5 – сочный многоорешек (земляника); 6 – цинародий (шиповник); 7 – сухая многокостянка (толокнянка); 8 – сочная многокостянка (малина)

По типу консистенции околоплодника, количестве семян в плоде, вскрывании или не вскрывании околоплодника плоды делят на:

1. Сочные плоды

1.1. Сочные ягодовидные плоды (рис. 98):

– *ягода* – синкарпный многосемянный плод (виноград, картофель, помидор, крыжовник, смородина, черника, брусника, клюква). Мезокарпий сочный, эндокарпий отсутствует, семенная оболочка очень твердая;

– *яблоко* – синкарпный многосемянный плод (яблоня, груша, айва, рябина), внутри которого 5 гнезд с пергаментобразными стенками. Мясистые ткани плода – это разросшаяся нижняя часть тычинок, лепестков, чашелистиков, цветоложа.

– *тыква* – синкарпный многосемянный плод, образуется из нижней завязи, состоит из трех плодолистиков. Экзокарпий твердый, деревянистый, мякоть – разросшаяся плацента (тыква, дыня, кабачок, огурец);

– *гесперидий (померанец)* – синкарпный многосемянный плод цитрусовых. Экзокарпий – плотный, кожистый, с шаровидными вместилищами и эфирными маслами, окрашены каротиноидами в желтый или оранжевый цвет. Мезокарпий – губчатый, белый, с пектиновыми веществами. Мякоть плодов (пульпа) формируется в результате появ-

ления выростов, развивающихся в сочные мешочки, которыми заполняются гнезда завязи;

– *гранатина* – ценокарпный многосемянный плод. Имеет сухой кожистый, очень плотный околоплодник, раскрывающийся неправильными трещинами. Гнезда плода плотно заполнены крупными семенами с ярко-красной, очень сочной кожурой (съедобная часть плода). В процессе развития плода, вследствие разрастания цветоложа, плодолистики наружного круга смещаются вверх и оказываются над плодолистиками внутреннего круга (гранат обыкновенный).

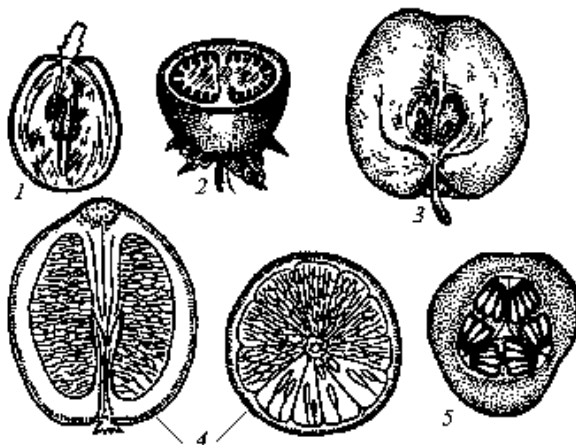


Рис. 98. Сочные ягодовидные плоды: 1 – ягода (виноград, продольный разрез); 2 – ягода (картофель, поперечный разрез); 3 – яблоко (яблоня, продольный разрез); 4 – померанец (лимон, продольный и поперечный разрезы); 5 – тыква (огурец, поперечный разрез)

1.2. Сочные костяновидные плоды:

– *костянка* – апокарпный односемянный плод (вишня, слива, абрикос, алыча). Характерна четкая дифференциация околоплодника на три части: тонкий экзокарпий, толстый деревянистый эндокарпий (косточка), сочный мезокарпий. У некоторых растений мезокарпий не сочный, а плотный или волокнистый (кокосовый орех, миндаль, грецкий орех) – это *сухие костянки*;

– *сборная костянка* – апокарпный односемянный плод, состоящий из мелких костянок, расположенных на общем цветоложе (малина, ежевика, костяника, морошка).

2. Сухие плоды

Околоплодник таких плодов не содержит воды и запасных питательных веществ. Он выполняет функцию защиты плода.

2.1. Коробочковидные многосемянные вскрывающиеся:

- *листовка* – апокарпный многосемянный плод, образованный одним плодолистиком и вскрывающийся по брюшному шву (живокость);

- *многолистовка (сборная листовка)* – несколько несросшихся листовок, собранных вместе (водосбор, купальница);

- *боб* – апокарпный многосемянный плод, образованный одним плодолистиком. Вскрывается и по брюшному шву и по средней жилке плодолистика. При раскрывании, створки плода закручиваются, что обеспечивает распространение семян (люцерна, клевер, вязель);

- *стручок* – паракарпный многосемянный сухой плод. Имеется внутренняя перегородка, к которой прикрепляются семена. Вскрывается по двум швам. Длина стручка превышает ширину более, чем в 4 раза. Если длина менее, чем в 4 раза ширины, то такой плод называют *стручочком* (пастушья сумка, ярутка, редька);

- *коробочка* – синкарпный многосемянный плод, образованный двумя и более плодолистиками. Различается способами вскрывания: крышечкой (белена, партулак), дырочками (мак, колокольчик, львиный зев), зубцами на верхушке (гвоздичные, первоцветные, хлопчатник), продольными трещинами от верхнего до нижнего конца (дурман, молочай, фиалка, многие лилейные).

2.2. Ореховидные плоды:

- *орех* – синкарпный односемянный плод. В незрелом околоплоднике экзокарпий склерифицирован, мезокарпий – губчатая ткань. Со временем мезокарпий разрушается (граб, лещина);

- *желудь* – синкарпный односемянный плод, частный случай ореха. Околоплодник кожистый, у основания имеет чашечковидную плюску (дуб);

- *орешек* – отличается от ореха меньшими размерами (липа, гречиха);

- *сборный орешек (многоорешек)* – совокупность множества орешков, возникающих из апокарпного гинецея (лютик, горицвет, шиповник, лапчатка);

- *цинородий* – многоорешек шиповника, плодики которого сидят внутри сильновогнутого кувшинчатого сочного гипантия;

- *погруженный многоорешек* – плод лотоса орехоносного, у которого каждый из отдельных орешков сидит в углублении дисковидного разросшегося цветоложа;

- *фрага* – многоорешек земляники и клубники, у которых мелкие орешки сидят на выпуклой поверхности сильно разросшегося мясистого цветоложа;

- *семянка* – паракарпный односемянный плод с кожистым перикарпием не срастающимся с семенем. Плод семянка характерен для всех представителей семейства астровые;

– *дробная семянка (вислоплодник)* – синкарпный плод, состоит из двух семян, которые подвешены на особых семяножках, прикрепленных к семяносу (петрушка, укроп);

– *крылатка* – синкарпный плод, (орешек или семянка) с крыловидным придатком околоплодника, способствующим распространению семян ветром (вяз, ясень, береза, клен);

– *зерновка* – паракарпный односемянный нескрывающийся плод, имеющий тонкий кожистый околоплодник, который плотно прилегает к семенной кожуре и сростается с семенем. Плод зерновка развивается у всех представителей семейства мятликовые.

Соплодия

Соплодие – совокупность зрелых плодов, образовавшихся в пределах одного соцветия, чётко обособленная от побега и других соплодий. Соплодия могут быть как достаточно рыхлыми (рис. 99), когда плоды сидят на обособленных плодоножках (виноград, рябина, калина), так и более компактными (рис. 100) – из сухих свободных односемянных плодов, окружённых обёрткой (астроцветные) или сочным вместилищем (инжир). При дальнейшей специализации соплодия могут сростаться голые плоды (панданус) или окружающие их сочные (шелковица) или сухие (свёкла) околоцветники. Крупные соплодия образуют ананасы, при этом плоды сростаются с осью и другими элементами соцветия.

Соплодие следует отличать от сборного плода, который возникает из одного цветка, а не из соцветия; отдельные части сборного плода есть части плода, развившиеся из завязей обособленных плодolistиков, а части соплодия – это настоящие плоды, развившиеся из завязей всего цветка.

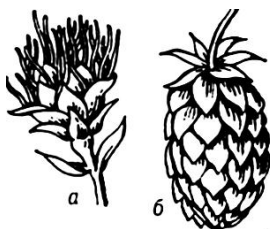


Рис. 99. Хмель обыкновенный:
а – соцветие; б – соплодие

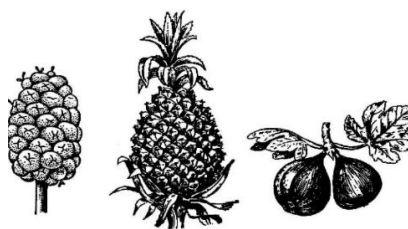


Рис. 100. Соплодия:
1 – шелковица; 2 – ананас; 3 – инжир

Несмотря на то, что морфология плода является устойчивым для вида признаком, у некоторых видов на одном растении могут развиваться плоды, различающиеся по строению. Это явление называется *гетерокар-*

нией. Неоднородными могут быть целые плоды (у сложноцветных, ма-ревых, некоторых крестоцветных) или части распадающихся плодов – мерикарпии, членики (у сельдерейных, бурачниковых, некоторых крестоцветных).

У многих растений также хорошо выражена *гетероспермия* – разно-семянность. Например, у мари белой формируются семена трех типов: крупные светло-коричневые, более мелкие черные и самые мелкие – блестящие черные. Эти семена прорастают не одновременно, а группами. Если по каким-то причинам не прорастают крупные семена, прорастают средние, а мелкие остаются в покое.

Гетерокарпия и гетероспермия встречаются только в высокоразви-тых семействах и часто характерны для сорных растений, отличающихся высокой экологической пластичностью и жизнеспособностью.

Распространение плодов и семян

Единой классификации способов распространения семян и плодов нет. Обычно указывают главный фактор, обеспечивающий этот процесс.

Автохория – наиболее простой способ распространения плодов и семян, осуществляемый без посредников. При этом происходит либо активное разбрасывание семян при вскрывании плода с помощью особых структур (*баллистохория* у недотроги, бешенго огурца), либо самопроиз-вольное опадение под действием собственного веса (*барохория* у пальм, каштана, дуба).

Анемохория – распространение плодов и семян с помощью ветра. Анемохорные виды характеризуются высокой семенной продуктивно-стью. Мелкие семена орхидей, грушанок распространяются слабыми конвекционными потоками. Специальные приспособления – летучки, волоски, крылатки – облегчают парение семян и плодов в воздухе. Ино-гда такую функцию выполняет сохраняющийся при плоде прицветный лист (липа). Семена-летучки характерны для ивы, тополя, кипрея. Пло-ды-летучки образуются у одуванчика, осота, прострела. Плоды-крылатки имеются у таких растений, как береза, вяз, щавель. Иногда летательные приспособления помогают не только передвижению плодов с помощью ветра, но и зарыванию их в землю, как это наблюдается у ковыля, аист-ника (рис. 101).

Особый случай – растения «перекати-поле», распространенные в степях или пустынях. При созревании семян основания растений отла-мываются и перегоняются ветром на большие пространства, постепенно рассеивая семена (верблюжья колючка, клоповник, гипсофила).

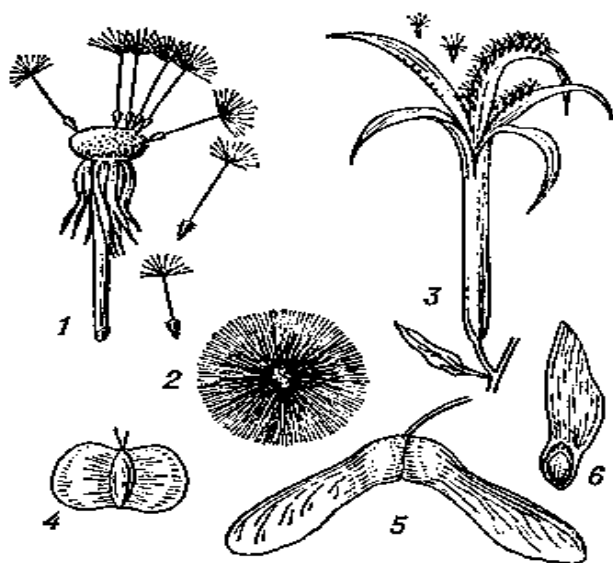


Рис. 101. Плоды и семена анемохорных растений:
1 – одуванчик; 2 – хлопчатник; 3 – кипрей; 4 – берёза; 5 – клён; 6 – сосна

Гидрохория – распространение семян и плодов с помощью воды. Семена защищены от смачивания и, как правило, обладают плавучестью. У многих водных и болотных растений (кувшинка, частуха, осоки) плоды имеют специальные воздухоносные приспособления, позволяющие им держаться на поверхности воды некоторое время и переноситься с помощью водных течений.

Уникальный пример – плоды тропической энтады и кокоса, которые разносятся морскими течениями и даже обнаружены в северных морях.

У некоторых растений (вероника, очиток едкий) плоды приспособлены к вымыванию из них семян дождевой водой.

Зоохория – распространение плодов и семян с помощью животных (птиц, млекопитающих, насекомых). Зоохория реализуется тремя способами:

– **эндозоохория**, когда животные поедают плоды, а не переваренные семена пройдя через пищеварительный тракт выводятся наружу. Обычно это сочные плоды, семена которых защищены каменистым эндокарпием, либо твердой семенной кожурой;

– **синзоохория** – распространение плодов и семян животными при запасании кормов, строительстве гнёзд, нор и т. п. Агентами синзоохории являются птицы (кедровки, сойки, дятлы) и грызуны (белки, бурундуки, мыши);

– *мирмекохория* – распространение плодов и семян с мясистыми придатками муравьями;

– *эпизоохория* – случайный перенос плодов и семян, снабженных различными прицепками, крючками, цепляющимися за шерсть животных (репейник, лопух, липучка).

Антропохория – распространение плодов и семян с помощью человека. Так, благодаря трансконтинентальным перевозкам в Европу были завезены бодяк, элодея, овсюг, а в Америку – подорожник. С каждым годом растет количество заносных сорных растений, составляющих мощную конкуренцию культурным и аборигенным дикорастущим видам.

Значение плодов и семян

Плоды и семена играют большую роль в хозяйственной деятельности человека как источники питательных веществ: углеводы (гречиха, хлебные злаки), белки (горох, фасоль, соя бобы), витамины (розоцветные, цитрусовые, тыквенные), лекарственные средства (опий, кофеин, стрихнин), источник масел (подсолнечник, лен, конопля, оливки), эфиров и технических масел (горчица, клещевина), кондитерское производство (какао), тонизирующие напитки (кофе), сырье для текстильной промышленности (хлопчатник).

ЦАРСТВО ГРИБЫ (МУСОТА)

Грибы – царство живой природы, объединяющее эукариотические организмы, сочетающие в себе некоторые признаки как растений, так и животных.

Грибы отличаются от всех эукариотов наиболее простым строением клетки.

Обычно она состоит из оболочки, протопласта, вакуолей. В состав протопласта входит цитоплазма и ядро. Цитоплазма содержит органоиды, находящиеся в гиалоплазме.

Грибы отличаются разнообразным составом клеточной оболочки. Она может быть целлюлозно-хитиновой, хитиново-глюкановой. В ней имеются гетерополимеры, содержащие маннозу, глюкозу, галактозу. Один из основных компонентов клеточной оболочки – хитин. Он составляет у некоторых грибов до 60 % сухого веса оболочки. Клеточная оболочка придает форму вегетативным клеткам гиф и органам размножения, ее поверхность является местом локализации некоторых ферментов. Она часто многослойна, устойчива к разрушению. По мере старения оболочка может кутинизироваться, инкрустироваться оксалатом кальция. Наружные слои оболочки могут ослизняться.

От клеточной оболочки протопласт грибной клетки отделен плазмалеммой – мембраной, содержащей липиды и белки. Главная ее функция – регуляция поступления растворов из окружающей среды в клетку и наоборот. В протопласте различают ядро и цитоплазму. В состав цитоплазмы входят разнообразные органоиды (митохондрии, эндоплазматическая сеть, рибосомы и др.), связанные гиалоплазмой. В ней формируются надмолекулярные агрегаты – микрофиламенты и микротрубочки, составляющие цитоскелет клетки. У грибов большее значение имеют микрофиламенты. Рибосомы находятся в основном в цитоплазме. Эндоплазматический ретикулум выражен слабо. Митохондрии похожи на митохондрии растений, но кристы сплюснутые или тарелкообразные. Диктиосомы, имеющие большое значение у растений в формировании клеточной стенки, практически не встречаются. Вместо диктиосом обнаруживаются скопления эндоплазматического ретикулума с небольшим количеством ламелл. Одной из особенностей протопласта клетки грибов является наличие окоlocитоплазматической мембраны ломасом.

Ядро у большинства грибов обычно небольших размеров, окружено двойной мембраной, круглое, удлиненное, расположено либо в центре, либо у клеточной оболочки или перегородки. Клетки гиф содержат одно или несколько ядер. В ядре обычно находится одно ядрышко, но иногда оно отсутствует. К особенностям ядерного аппарата грибов относится наличие дикарионов ($n + n$) – спаренных ядер и способность ядер передвигаться из одной клетки в другую.

Следует отметить некоторые особенности митоза. У большинства грибов митоз происходит без разрушения ядерной оболочки, отсутствуют центриоли. Образование перегородки между разделившимися клетками не всегда происходит сразу после деления ядра, в результате чего могут образоваться многоядерные клетки.

Вакуоли грибной клетки отграничены от протопласта мембраной – тонопластом. В молодых клетках вакуоли мелкие. Впоследствии они сливаются, образуя крупную вакуоль. В вакуолях в коллоидном состоянии находятся полифосфаты и другие соединения. У низкокoрганизованных грибов и в зооспорах имеются особые пульсирующие вакуоли, способные сокращаться.

Жгутики имеются у представителей отдела хитридиомикота. Они способствуют передвижению зооспор и гамет. По строению отличаются от жгутиков бактерий, но похожи на жгутики простейших и гаметы растений животных.

Сходство и различия грибов с животными и растениями можно свести к следующему:

Особенности	Животные	Растения	Грибы
Питание	Гетеротрофное	Автотрофное	Гетеротрофное
Способ питания	Активное поглощение	Всасывание	Всасывание
Передвижение	Подвижны	Неподвижны	Неподвижны
Раздражимость	Регулируется гормонами и нервной системой. Быстрый ответ на раздражение	Регулируется только гормонами. Нервной системы нет. Медленно отвечает на раздражение	Регулируется только гормонами. Нервной системы нет. Медленно отвечает на раздражение
Выделение	Есть специальные органы выделения	Нет специальных органов выделения	Нет специальных органов выделения
Рост	Ограниченный, но растёт все тело	Неограничен, но нарастают только отдельные участки тела - там, где располагаются меристемы.	Неограниченный
Строение клеток	Нет клеточных стенок Нет пластид Запасают углеводы в виде гликогена Имеются центриоли	Есть клеточные стенки, содержащие целлюлозу. Есть хлоропласты и другие пластиды. Запасают углеводы в виде крахмала. Нет центриолей	Есть клеточные стенки, содержащие хитин Нет пластид Запасают углеводы в виде гликогена. Не запасают крахмал. Нет центриолей

Грибы обладают исключительно осмотротфным, то есть всасывающим типом питания. Такой способ питания обусловливает характерные особенности морфологии и физиологии грибов:

1. Вегетативное тело их одноклеточное, или состоит из мицелия. Это обеспечивает максимально эффективное извлечение питательных веществ всей поверхностью тела, поскольку многократно разветвлённые гифы стремятся освоить весь доступный субстрат.

2. Погружённость таллома в субстрат вызывает трудности с распространением спор. В связи с этим спороносящие органы у большинства видов выносятся над поверхностью субстрата, часто с образованием сложно устроенных структур – плодовых тел.

3. Субстрат часто содержит питательные вещества в виде биополимеров (полисахаридов, белков), непригодных для непосредственного всасывания через клеточные оболочки. Поэтому грибы выделяют в окружа-

ющую среду ферменты – гидролазы, или деполимеразы, выполняющие функцию пищеварительных ферментов.

4. Для всасывания воды с питательными веществами из окружающей среды клетки грибов создают значительно более высокое тургорное давление, чем клетки других эукариот.

Вегетативное тело подавляющего большинства видов грибов – это мицелий, или грибница, состоящая из тонких бесцветных (иногда слегка окрашенных) нитей, или гиф, обладающих неограниченным ростом и боковым ветвлением.

Мицелий обычно дифференцируется на две функционально различные части: субстратный, служащий для прикрепления к субстрату, поглощения и транспортировки воды и растворенных в ней веществ, и воздушный, поднимающийся над субстратом и образующий органы размножения.

В процессе приспособления к различным наземным условиям обитания у грибов возникают многочисленные видоизменения мицелия: склероции, столоны, ризоиды, ризоморфы, аппрессории, гаустории и др.

Склероции – продолговатые или округлые тела различной формы и величины, состоящие из тесно сплетённых нитей мицелия грибов и составляющие стадию покоя гриба, возникающую в неблагоприятных условиях для их переживания. На склероциях могут образовываться плодовые тела грибов. Склероции бывают истинными и ложными. В образовании истинных склероциев принимают участие либо только гифы грибов, либо гифы грибов и ткани пораженного организма, в которых накапливается меланин и они мумифицируются. У таких склероциев наружный слой гиф плотный, с меланином, часто темного цвета. Внутренний слой рыхлый, светлой окраски, с запасом питательных веществ, служит для питания прорастающего склероция.

Столоны и ризоиды. Столоны служат для захвата территории, способствуют распространению гриба, выглядят обычно в виде гиф, поднимающихся над субстратом. В месте соприкосновения столона и субстрата образуются ризоиды, внедряющиеся в субстрат и способствующие закреплению в нем.

Ризоморфы – обычно более мощные образования, имеющие снаружи часто темную окраску. Внутренние гифы, более светлые, служат для проведения воды и питательных веществ, а наружные выполняют защитную функцию, обеспечивая грибам выживаемость при неблагоприятных условиях. Диаметр ризоморфов может достигать нескольких миллиметров, а длина – нескольких метров.

Аппрессории – образуются при прорастании спор на концах проростковых гиф, способствуют удерживанию гриба-паразита на поверхности поражаемых органов растений, так как плотно прилегают к кутикуле

растения-хозяина, имеют плоскую, неправильную, разветвленную форму. Если аппрессории имеют постоянную форму, закладываются регулярно, то они называются гифоподиями, которые являются диагностическим признаком для разграничения видов, родов и семейств.

Гаустории – отростки гиф, внедряющиеся в клетки поражаемого растения. Функция – поглощение питательных веществ.

Среди грибов по способу питания различают: сапротрофы, симбионты, паразиты.

Грибы-сапротрофы – это организмы, питающиеся остатками растений (опавшая листва, перегной, солома, пни, валежник) и животных (рога, перья, навоз). Особенностью сапротрофных грибов является то, что отдельный гриб может за сутки образовать мицелий суммарной длиной гиф более километра. Такой быстрый рост и нитчатое строение мицелия обуславливает особый тип взаимоотношений грибов с окружающей средой, не характерный для других групп эукариот. Почти все клетки мицелия отделены от субстрата лишь тонкой клеточной стенкой. Пищеварительные ферменты, выделяемые грибами, очень быстро воздействуют на материал субстрата и способствуют его частичному перевариванию вне грибной клетки. Такой полупереваренный материал затем всасывается всей поверхностью клетки.

Грибы-симбионты живут в симбиозе с растениями. Оплетая своими нитями корни растений, они образуют микоризу. От растений грибы получают необходимые для их жизнедеятельности вещества. Однако это не вредит самому растению, а наоборот позволяет ему получать из почвы необходимые минеральные вещества. Каждый вид грибов-симбионтов образует симбиоз с определенными видами растений. Например, чтобы семена большинства видов орхидей проросли, они должны быть в симбиозе с определенным видом гриба.

Грибы-паразиты питаются только за счет своих хозяев – живых организмов, в следствие чего организм-донор получает вред или погибает. Крупные грибы-паразиты встречаются редко. Например, опенок осенний, обитает на живых деревьях. Большинство грибов-паразитов имеют микроскопические размеры и вызывают у растений, животных и человека различные заболевания – микозы.

У грибов различают вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение осуществляется путем отделения частей мицелия от основной массы. В других случаях на мицелии могут развиваться артроспоры и хламидоспоры, которые образуются вследствие распада гиф на отдельные клетки.

Другой способ вегетативного размножения – почкование. На мицелии начинает нарастать почка, которая потом или отделяется от материн-

ской особи или остаются связанной с ней. Почкование характерно для дрожжевых грибов.

Бесполое размножение осуществляется спорами. Споры могут развиваться эндогенно в специальных споровместилищах или на концах особых выростов мицелия – конидиеносцах. У некоторых грибов бесполое размножение осуществляется подвижными зооспорами или неподвижными спорангиоспорами, которые развиваются в спорангиях.

Половое размножение. Заключается в слиянии мужских и женских гамет с образованием зиготы.

У низших грибов наблюдается изогамия, гетерогамия и оогамия.

У представителей класса зигомицеты наблюдается особый тип полового процесса – зигогамия, который заключается в слиянии двух внешне не различимых клеток на концах мицелия.

У сумчатых грибов оплодотворение происходит выростом антеридия женского полового органа – архикарпа с недифференцированным на яйцеклетки содержимым. Половой процесс у сумчатых грибов всегда заканчивается образованием сумки (аска) с аскоспорами.

Для базидиальных грибов описан способ полового размножения – соматогамия. Он состоит в слиянии двух вегетативных клеток мицелия с образованием базидия, в котором развиваются базидиоспоры. Базидиоспоры прорастают в гаплоидный мицелий, который с помощью анастомозов соединяется между собой и образует дикариотический мицелий, опять формирующий базидии с базидиспорами.

У несовершенных грибов отмечены два процесса – гетерокариоз и парасексуальный процесс. При гетерокариозе происходит переход неоднородных ядер из одного участка мицелия в другой путем образования анастомозов или через гифы. Но слияния ядер при этом не происходит. При парасексуальном процессе происходит слияние ядер. Диплоидные ядра впоследствии способны размножаться, причем возможна рекомбинация хромосом.

Грибы – это обширная группа организмов, которые насчитывают около 100 тыс. видов. Общепринятой классификации грибов в настоящее время не существует, поэтому приведённые в литературе, либо иных источниках сведения могут существенно различаться у разных авторов. За основу классификации чаще всего берётся способ размножения. Таким образом, выделим основные классы грибов и их характеристики:

Классы	Характеристика мицелия	Приспособления для бесполого размножения	Половой процесс	Представитель
Хитридио-мицеты (<i>Chytridiomycetes</i>)	Мицелия не имеют или он зачаточный	Зооспоры и подвижные гаметы	Изо-, гетеро-, оогамия	<i>Synchytrium endobioticum</i> – паразит, вызывающий рак картофеля
Оомицеты (<i>Oomycetes</i>)	Развитый, неклеточный	Зооспоры с двумя жгутиками	Оогамия	<i>Phytophthora infestans</i> – возбудитель картофельной гнили
Зигомицеты (<i>Zygomycetes</i>)	Большей частью неклеточный	Неподвижные спорангиоспоры или конидии	Зигогамия	<i>Rhizopus stolonifer</i> – обыкновенная хлебная плесень
Сумчатые, или Аскомицеты (<i>Ascomycetes</i>)	Хорошо развит	Аскоспоры или конидии	Гаметангиогамия	<i>Penicillium, Aspergillus</i> – сапрофитные плесени
Базидиомицеты (<i>Basidiomycetes</i>)	Развитый, клеточный	Иногда конидии	Соматогамия	<i>Agaricus campestris</i> – шампиньон обыкновенный
Дейтеромицеты или Несовершенные грибы (<i>Deuteromycetes</i>)	Развитый	Конидии	Известен гетерокариоз и парасексуальный процесс	<i>Trichophyton</i> – вызывает грибковые заболевания ног и стригущий лишай

В целом, все грибы по величине плодовых тел можно разделить на микро- и макромицеты. *Микромицеты* – грибы микроскопических размеров. *Макромицеты* – грибы, плодовые тела которых имеют макроскопические размеры.

Экологические группы грибов характеризуют их распределение по субстрату, который является источником питания грибов. В микологической литературе выделяют следующие группы макромицетов:

- *симбиотрофные макромицеты* (микоризообразователи) – макромицеты, образующие микоризу на корнях деревьев и кустарников;
- *сапротрофные макромицеты* (сапротрофы) – макромицеты, использующие в качестве источника пищи мёртвое органическое вещество, за счёт которого осуществляются все их процессы жизнедеятельности;

- *подстилочные* и *гумусовые сапротрофы* – грибы, использующие для питания лесной опад, подстилку и гумусовый слой почвы;
- *ксилотрофы* (дереворазрушающие грибы) – грибы, осуществляющие разложение древесины;
- *карботрофы* – грибы, растущие на кострищах и пожарищах;
- *копротрофы* – грибы, использующие для жизнедеятельности органику из экскрементов животных;
- бриотрофы – грибы, разлагающие отмершие части мхов (если мхи сфагновые, то грибы имеют название сфагнотрофы);
- *микотрофы* (сапротрофные микофилы) – грибы, развивающиеся на мумифицированных плодовых телах шляпочных грибов (в основном, груздях и сыроежках).

Грибы, наряду с бактериями, играют важную роль в общем круговороте веществ в биосфере. Разлагая с помощью ферментов органические вещества до простых неорганических соединений, они делают их доступными для автотрофных организмов, участвуют в образовании плодородного слоя почвы – гумуса, выполняют большую санитарную работу по очищению среды.

Грибы широко используются в народном хозяйстве для получения кормового белка, лимонной кислоты, ферментов, витаминов, антибиотиков, ростовых веществ. Многие грибы являются съедобными. Для пищевых целей грибы выращивают как сельскохозяйственные культуры, так собирают в естественных местах произрастания.

В пищевой промышленности находят применение различные микроскопические грибы. Дрожжевые культуры имеют важное значение для приготовления уксуса, алкоголя и различных напитков: вина, водки, пива, кумыса, кефира, кваса, а также в хлебопечении.

Плесневые культуры с давних пор применяются для изготовления сыров (Рокфор, Камамбер), а также некоторых вин (Херес).

Ввиду того, что в грибах велико содержание хитина, их питательная ценность невелика, и они трудно усваиваются организмом. Однако пищевая ценность грибов заключается не столько в их питательности, сколько в высоких ароматических и вкусовых качествах, поэтому их применяют для приправ и заправок, а также в свежем, вареном, сушёном, соленом, маринованном виде.

Грибы и препараты из них широко применяются в медицине. В официальных препаратах содержатся многочисленные препараты из грибов: чаги, спорыньи, пеницилла.

Некоторые виды грибов содержат психотропные вещества и у древних народов применялись в различных обрядах и инициациях, в частности, мухоморы употребляли шаманы некоторых народов Сибири, американские индейцы издавна использовали псилоцибинсодержащие грибы.

Многие грибы способны к взаимодействию с другими организмами посредством своих метаболитов, или прямо инфицируя их. Применение сельскохозяйственных пестицидов из некоторых грибов рассматривается как возможность управлять численностью таких вредителей сельского хозяйства, как насекомые-вредители и нематоды.

Велика и отрицательная роль грибов. Паразитируя на растениях и животных, а также развиваясь на пищевых продуктах, промышленных материалах и изделиях из кожи, дерева, бумаги, пластмассы, произведениях искусства, грибы вызывают их порчу и наносят большой ущерб народному хозяйству.

ЛИШАЙНИКИ (LICHENES)

Лишайники – своеобразная группа организмов, представляющих собой симбиоз гриба и водоросли. Природа лишайникового организма широко обсуждается в научной литературе, однако еще многое остается неясным, поэтому общепринятой трактовки термина «лишайник» до сих пор нет.

Наиболее полно отражает современное понимание лишайниковых организмов определение: «Лишайник – это ассоциация между грибом – микобионтом и одним (или более) фотосинтезирующим партнером – зеленой водорослью или цианобактерией – фотобионтом».

Тело лишайника представлено талломом. Обычно таллом развивается на поверхности субстрата (почве, стволах и ветвях деревьев, камнях); реже оно частично или полностью погружено в субстрат, на поверхности которого в таком случае заметны только плодовые тела.

Каждый таллом лишайника предстает как отдельный организм, хотя фактически такой таллом представляет собой морфологическое выражение взаимодействия двух, а то и трех организмов из разных царств органического мира (грибов, зеленых водорослей, цианобактерий). Каждому виду лишайников, за редким исключением, соответствует определенный вид водоросли, что является одним из признаков при определении конкретных видов лишайников.

По внешнему строению таллома лишайники делят на три группы (рис. 102).



Рис. 102. Типы лишайников: 1 – накипной; 2 – листоватый; 3 – кустистый

Если талломы плотно прилегают к субстрату в виде зернистого либо пылевидного налета или в виде чешуек и корочек разной формы, то такие лишайники называют **накипными**.

Если слоевища лишайников имеют вид более или менее расчлененных пластинок (лопастей), то их называют **листоватыми**.

Лишайники, которые имеют кустистый таллом, состоящий из в разной степени разветвленных «веточек» – подециев, называют **кустистыми**.

Не имея корней, лишайники довольно крепко прикрепляются к субстрату особыми выростами гиф гриба.

По отношению к субстрату и другим условиям местообитания лишайники подразделяются на ряд экологических групп:

- **эпилитные** – развиваются на каменистом субстрате. Среди эпилитных лишайников есть группы с накипными (роды *Rhizocarpon*, *Lecidea*, *Lecanora*), листоватыми (роды *Parmelia*, *Cetraria*, *Physcia*, *Xanthoria*) и кустистыми (роды *Alectoria*, *Ramalina*, *Stereocaulon*) талломами. Среди эпилитных лишайников различают группу **кальцефилов**, поселяющихся на известняках, доломитах и других горных породах, содержащих известь, и группу **кальцефобов**, растущих на гранитах, кварцах и других не известковых породах;

- **эпигейные** – поселяются на бедных питательными веществами почвах, малопригодных для развития других организмов;

- **эпифитные** – растут на коре деревьев и кустарников. Они включают листоватые, кустистые и накипные формы. Для них большое значение имеет структура коры, ее жесткость, частота отслаивания и другие особенности. Поэтому разные виды лишайников отличаются определенной приуроченностью к древесным породам и частям деревьев (основание, средняя и верхняя части стволов и ветви);

– *эпифильные* – развиваются на хвое и листьях вечнозеленых растений. Они немногочисленны и произрастают в основном в тропиках и субтропиках.

– *эпиксильные* – обитают на гниющей древесине. К этой группе относятся многочисленные виды накипных, кустистых и листоватых лишайников.

Внутреннее строение различных видов лишайников неодинаково. Наиболее примитивно устроены некоторые накипные лишайники, у которых клетки водорослей равномерно распределены среди гиф гриба по всему слоевищу. Эти лишайники называются гомеомерными (рис. 103 а).

Талломы более высокоорганизованных лишайников имеют несколько различных слоев клеток, каждый из которых осуществляет определенную функцию. Такие лишайники называют гетеромерными (рис. 103 б).

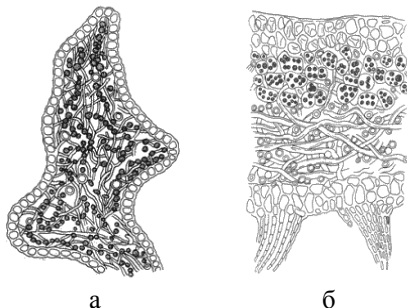


Рис. 103. Внутреннее строение лишайников: а – гомеомерный лишайник; б – гетеромерный лишайник

Снаружи таллома лишайников находится защитный слой коры, состоящий из плотного сплетения гиф гриба. Под верхним слоем коры размещается слой водорослей. Здесь размещены водорослевые клетки, окруженные тонкими грибными гифами. Чаще всего зона водорослей очень тонка, и поэтому все водоросли равномерно освещаются солнцем через слой коры. Ниже слоя водорослей расположена сердцевина. Это наиболее толстый слой, определяющий толщину всего лишайникового таллома. Бесцветные грибные тифы сердцевинки лежат рыхло, так что между ними остается воздушное пространство. Это обеспечивает свободный доступ внутрь таллома углекислого газа и кислорода, которые нужны лишайнику для фотосинтеза и дыхания. Снизу таллом, обычно, защищен нижним слоем коры.

Лишайники способны размножаться несколькими способами, причем оба компонента – гриб и водоросль – могут размножаться самостоятельно, независимо один от другого.

Вегетативное размножение лишайников обеспечивают соредии и изидии (рис. 104).

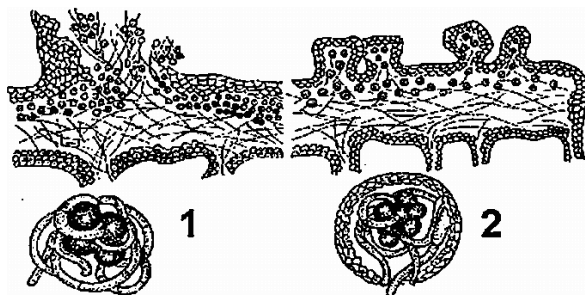


Рис. 104. Вегетативное размножение лишайников:
1 – разрез таллома с соредиями; 2 – разрез таллома с изидиями

Соредии – это микроскопически малые, пылевидные комочки, состоящие из одной или нескольких клеток водоросли, оплетенных гифами гриба. Образуются соредии в гонидиальном слое лишайника и через разрыв корового слоя выпадают наружу в виде пыли. Отделившись от слоевища, соредии разрастаются и дают начало новым талломам лишайника.

Изидии – палочковидные или чешуевидные выросты на верхней стороне слоевища. Они также состоят из гриба и водоросли, в определенный период развития отламываются, разносятся водой или ветром, прорастают и дают начало новой особи лишайника.

Существует около 20 тысяч видов лишайников. Их классификация основана, главным образом, на признаках гриба. Обычно лишайники делят на 2 класса: *сумчатые лишайники* (в строение их таллома входит сумчатый гриб) и *базидиальные лишайники* (в строение их таллома входит базидиальный гриб). Некоторые лихенологи выделяют третий класс – *несовершенные лишайники*, куда относят виды, у которых не были обнаружены плодовые тела.

Лишайники считаются медленнорастущими организмами. Однако у различных видов средний годовой прирост неодинаков: один и тот же вид в различных географических и экологических условиях может расти с разной скоростью. Самые медленнорастущие лишайники – накипные. В среднем, прирост таких лишайников составляет менее 1 мм в год. Быстрее растут листоватые и кустистые формы.

Значение лишайников:

- первыми осваивают незаселенные субстраты и со временем делают их пригодными для жизни других организмов;
- участвуют в процессах почвообразования;
- выступают в роли индикаторов чистоты воздуха;
- используют в археологии и геоморфологии для установления возраста субстрата;

- являются кормовой базой для оленей, косуль, лосей и других животных;
- некоторые виды лишайников используют в пищу человеком (лишайниковая манна);
- являются сырьем для парфюмерной и химической промышленности (краски, лакмус, закрепители запахов);
- используются как лекарственное сырье в медицине.

СИСТЕМАТИКА. КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТЕНИЙ

Систематика – наука о разнообразии живых организмов, методах их описания и закономерностях развития. Она является фундаментом и одновременно вершиной биологической науки, началом для любой биологической научной работы и одновременно сумма знаний из всех разделов биологии.

Конечной целью систематики является построение системы органического мира – единой классификации, объединяющей все живые существа и построенной на основании всестороннего анализа присущих им признаков.

Перед систематикой стоят две задачи:

- распределение живых существ по группам;
- описание и наименование живых существ.

В соответствии с этими задачами систематика делится на две составляющие ее дисциплины: таксономию и номенклатуру.

Таксономия – наука об объединении живых существ в группы на основании анализа присущих им признаков. В каждом конкретном случае при описании группы организмов принято указывать, какие признаки являются наиболее существенными для узнавания этой группы. Такие наиболее значимые признаки называют диагностическими. На основании диагностических признаков организмы объединяются в группы, называемые таксонами.

Таксон – группа индивидуумов, создаваемая в процессе классифицирования. Первыми обычно создаются самые мелкие таксоны, которые затем объединяются в более крупные, а последние, в свою очередь, ещё в более крупные. В результате образуется иерархия таксонов. **Иерархия** – расположение групп объектов в порядке соподчинения, то есть включения одних групп в состав других. С целью упорядочения системы органического мира, для всех групп организмов принята единая система иерархии, образованная общепринятыми таксономическими категориями. В настоящий момент в систематике приняты следующие таксономические категории:

- | | |
|-----------------------------------|--|
| 1. <i>Imperia</i> – империя; | 9. <i>Genus</i> – род; |
| 2. <i>Dominion</i> – доминион; | 10. <i>Sectio</i> – секция; |
| 3. <i>Regnum</i> – царство; | 11. <i>Series</i> – ряд, серия; |
| 4. <i>Divisio</i> – отдел; | 12. <i>Species</i> – вид; |
| <i>Phylum</i> – филум; | |
| <i>Typos</i> – тип; | |
| 5. <i>Classis</i> – класс; | 13. <i>VarSetas</i> – разновидность, сорт; |
| 6. <i>Ordo</i> – порядок, отряд; | 14. <i>Forma</i> – форма; |
| 7. <i>Familia</i> – семейство; | 15. <i>Forma specialis</i> – специализированная форма. |
| 8. <i>Tribus</i> – триба, колено; | |

В случае необходимости в систему можно вводить дополнительные категории путём прибавления к имеющимся наименованиям категорий приставок «под-» (*sub-*) и «над-» (*super-*), например, *subregnum* – подцарство или *superordo* – надпорядок. Некоторыми авторами вводятся также дополнительные приставки: «*infra-*» (внутренний) и «*parvi-*» (малый), которые следуют в порядке подчинения за приставкой «под-».

Фундаментом таксономической иерархии служит вид и внутривидовые категории – подвиды, разновидности, формы и специализированные формы. Эти таксоны имеют наиболее четкие границы и создаются непосредственно при изучении отдельных особей и популяций. В систематике растений приняты лишь четыре внутривидовые категории:

Подвид – часть вида, особи которой приобрели устойчивый комплекс фенотипических особенностей, отличающих их от других особей данного вида. Подвиды одного вида географически и/или экологически обособлены друг от друга. Признаки подвидов устойчиво наследуются.

Разновидность – часть вида, отличающаяся наличием нескольких фенотипических особенностей, обусловленных комбинативной изменчивостью в генетически гетерогенных популяциях. Признаки разновидностей наследуются неустойчиво, их потомство подвержено расщеплению.

Форма – группа особей, характеризующаяся наличием определенной, как правило, единственной фенотипической особенностью, которая обусловлена модификационной изменчивостью особей под действием факторов внешней среды. Признаки форм не наследуются (за исключением редчайших случаев влияния условий обитания на структуру генома).

Специализированная форма – группа особей вида, ведущего паразитический образ жизни, приуроченная к данному виду организма-хозяина.

В отличие от вида и внутривидовых категорий, надвидовые таксоны являются просто ступенями иерархической лестницы и лишены какой бы то ни было индивидуальности.

Номенклатура – система правил описания живых существ и присвоения названий организмам и их группам с целью облегчения их идентификации. Чтобы упорядочить этот процесс и подчинить его определенным правилам, создаются номенклатурные кодексы.

Номенклатурные кодексы – своды правил, регламентирующих принципы номенклатуры той или иной группы живых существ.

В современной биологической систематике существует несколько номенклатурных кодексов. Основными являются: «Международный кодекс ботанической номенклатуры» (ICBN), «Международный кодекс зоологической номенклатуры (ICZN)» и «Международный кодекс номенклатуры бактерий (ICNB)». Кроме того, существует «Международный кодекс классификации и номенклатуры вирусов» (ICVCN) и «Международный кодекс номенклатуры культурных растений» (ICNCP). Номенклатура грибов, в соответствии с исторической традицией, подчиняется ICBN.

Существование независимых номенклатурных кодексов приводит к противоречиям, которые существенно усложняют работу. Поэтому в настоящее время ведется работа по созданию единого «Международного кодекса биологической номенклатуры» (BioCode). Кроме того, в связи с интенсификацией филогенетических исследований, инициирована разработка «Филогенетического кодекса биологической номенклатуры» (PhyloCode).

Первый свод правил ботанической номенклатуры был предложен в 1867 г. известным французским ботаником Альфонсом Декандалем. В дальнейшем, он был существенно дополнен решениями ряда ботанических конгрессов. В 1952 г. в Стокгольме был принят первый «Международный Кодекс ботанической номенклатуры», который далее подвергался незначительным частным изменениям. Все изменения и дополнения вносятся в номенклатурные кодексы в соответствии с решениями *международных конгрессов* – ботанического (IBC), зоологического (IZC), бактериологического (ICB) и вирусологического (IVC). Эти международные форумы собираются раз в 4–5 лет для решения важнейших таксономических и номенклатурных проблем. В течение последних десятилетий организованы также Международный микологический конгресс (IMC), Международный конгресс по систематике и экологии миксомицетов (ICSEM) и др. Эти конгрессы представляют для специалистов по соответствующим группам значительно больший интерес, чем IBC и IZC, однако все вопросы, касающиеся кодексов, по-прежнему обсуждают основные конгрессы.

ВОДОРОСЛИ (ALGAE)

Особенности строения водорослей

Водоросли (*Algae*) – понятие не систематическое, а биологическое, под которым понимают совокупность отделов, преимущественно водных организмов. Это древние представители биоты. Благодаря постоянству условий жизни в водной среде, в которой они возникли и пережили целые геологические эпохи, многие из них сохранились до наших дней в формах, мало отличающихся от первоначальных.

Вегетативные клетки таллома снаружи покрыты твердой стенкой, состоящей из целлюлозы и пектиновых веществ. Иногда снаружи клеточная стенка покрыта или инкрустирована кремнеземом. Цитоплазма заполняет всю полость клетки или расположена постенно. В цитоплазме также имеются одна крупная или несколько мелких вакуолей с клеточным соком. В клетке водорослей имеется одно или несколько ядер.

Хлоропласты водорослей разнообразны по форме: пластинчатые, цилиндрические, лентовидные, чашевидные, звездчатые и т. д. Это служит важным признаком при определении конкретных видов. В хлоропластах имеются белковые тельца – пиреноиды, вокруг которых откладываются запасные продукты в виде крахмала или близкого к нему углевода. Кроме крахмала, в качестве запасных продуктов могут накапливаться жирные масла, лейкозин, волютин.

По способу питания большинство водорослей являются автотрофами, но есть и гетеротрофные формы. Первые стоят ближе к растениям, вторые – к животным.

В процессе филогенеза водоросли эволюционировали от одноклеточных и колониальных к многоклеточным, сложно организованным формам, иногда достигающим в длину десятков метров, с телом, напоминающим органы высших растений. Вместе с тем водоросли не имеют настоящих органов и тканей, в связи с чем, тело многоклеточных форм представлено талломом.

В пределах талломного строения водоросли отличаются исключительным морфологическим разнообразием. По структуре вегетативное тело водорослей можно разделить на несколько категорий:

– *амебоидная* – первичная и наиболее примитивная, представлена одноклеточными организмами, лишенными твердой клеточной оболочки и постоянной формы тела. Такие организмы, выпуская псевдоподии, способны совершать ползающие движения. Псевдоподии часто бывают длинными и тонкими, и тогда их называют ризоподиями (отсюда другое название этой структуры – ризоподиальная). Иногда несколько клеток

подобного строения соединяются своими ризоподиями или даже сливаются в плазмодии (золотистые и желтозеленые водоросли);

– *монадная* – свойственна одноклеточным организмам с твердой клеточной оболочкой и характеризуется наличием у таких клеток одного, двух или нескольких жгутиков, с помощью которых они активно двигаются в воде. Монадная структура очень широко распространена в мире водорослей и характерна представителям отделов пиррофитовые, золотистые, эвгленовые, желтозеленые и зеленых водоросли, причем у первых трех она является преобладающей;

– *коккоидная* – характеризуется неподвижными клетками различной формы и размеров, с плотной клеточной стенкой, одиночными или соединенными в колонии. Вследствие такого устройства водоросли коккоидной структуры не способны к активному движению (исключение составляют только десмидиевые и диатомовые водоросли, но аппарат движения у них совершенно другой). Многим водорослям коккоидной структуры свойственно образование колоний различной формы. Коккоидная структура чрезвычайно широко распространена у водорослей и в большей или меньшей степени наблюдается во всех отделах, где имеются одноклеточные формы. В отделе диатомовых водорослей она является единственной;

– *пальмеллоидная* – представляет собой усложненный вариант коккоидной структуры, выражающийся в образовании водорослями достаточно крупных, преимущественно прикрепленных к субстрату слизистых тел определенной формы, содержащих внутри множество коккоидных клеток. Клетки объединяются в этой слизи чисто механически и плазматических связей не имеют. Такое строение широко распространено среди водорослей, но о пальмеллоидной структуре говорят лишь тогда, когда оно является постоянной формой их вегетативного роста, если же только временной стадией – то тогда его называют пальмеллоевидным состоянием;

– *нитчатая* – представлена талломами, состоящими из нескольких, нередко многих клеток, расположенных в форме нити. Нити могут быть простыми и разнообразно ветвящимися, свободноживущими, прикрепленными и объединенными в слизистые колонии. Нитчатая структура в мире водорослей свойственна огромному количеству представителей из разных отделов. Клетки в нитчатых талломах тесно связаны друг с другом, сообщаются с помощью пор и плазмодесм, проходящих через поперечные клеточные перегородки. В простейших случаях талломы нитчатой структуры слагаются из одного ряда клеток, подобных друг другу. Наряду с этим многочисленны водоросли, у которых нити изменяются к концам – утончаются, или расширяются, или имеют конечные клетки, отличающиеся по форме от остальных. Различия в строении концов ни-

тей бывают наиболее отчетливыми при прикрепленном образе жизни, определяющем полярность нити. При этом нередко нижняя клетка превращается в ризоид или стопу, а к вершине нити меняется форма клеток. Рост нитчатых талломов происходит по-разному. Если способностью делиться обладают все клетки нити, то рост называют диффузным. В других случаях делятся не все клетки, а только часть их, и тогда рост нити происходит в определенных ее участках, называемых зоной роста. В зависимости от положения на нити зон роста различают: интеркалярный, апикальный и базальный рост;

– *разнонитчатая* – талломы данной структуры, будучи нитчатыми в своей основе, подразделяются на две части: стелющуюся по субстрату, горизонтальную, и прямо стоящую, вертикальную. Горизонтальная часть таллома состоит из ветвящихся, обычно тесно расположенных нитей, которые или отчетливо различимы, или полностью смыкаются в сплошную псевдопаренхиматическую клеточную пластинку, нарастающую по периферии и уже не имеющую следов нитчатого строения. Вертикальную часть образует одна или многие, часто ветвящиеся нити, на которых обычно развиваются органы размножения. Разнонитчатая структура представлена в отделах синезеленых, зеленых, золотистых, бурых и красных водорослей, где она является или постоянной формой существования, или временным состоянием;

– *пластинчатая* структура характеризуется многоклеточными талломами в форме пластинок, состоящих из одного, двух или нескольких слоев клеток. Образование их всегда начинается с нити и происходит в результате продольного деления клеток, составляющих нить. Если возникающие продольные перегородки располагаются строго в одном направлении, то пластинка сохраняется однослойной; при возникновении перегородок, параллельных первоначальной пластинке, образуется два и более клеточных слоев. Двухслойные пластинчатые слоевища у некоторых водорослей еще на начальных стадиях их формирования превращаются в трубку или мешок вследствие расхождения слоев в середине при сохранении их связи по краям. В результате этого внутри образуется полость, а стенки становятся однослойными. Трубочатые слоевища по мере разрастания могут ветвиться. Пластинчатые водоросли растут либо свободно распростертыми по субстрату, либо прикрепленными к нему в одном месте края пластинки. Они хорошо представлены в отделах зеленых, бурых и красных водорослей;

– *сифональная* – представляет собой особый тип строения, свойственный только некоторым водорослям и нередко называемый неклеточным. Отличительной чертой его является отсутствие внутри таллома клеточных перегородок при наличии большого количества ядер. Такие слоевища иногда достигают довольно крупных размеров, а внешнее их

расчленение может быть очень сложным. Пресноводные водоросли сифональной структуры имеют вид или слабоветвящихся нитей, различных простым глазом, или шаровидных телец размером с булавочную головку, снабженных разветвленными ризоидами. Сифональные представители морских водорослей отличаются большим разнообразием внешнего облика и подчас очень сложным расчленением талломов, принимающих у некоторых видов подобие деления на стебли, листья и корни. У таких сложных форм внутри обычно образуются выпячивания стенок, придающих всему сифону механическую прочность. Сифональная структура хорошо выражена в отделах зеленых и желтозеленых водорослей;

– *харофитная* – свойственная только харовым водорослям, характеризуется крупными многоклеточными талломами линейно-членистого строения, состоящими из главного побега с ветвями и отходящими снизу ризоидами и сидящих на нем мутовками членистых боковых побегов. Места расположения мутовок на главном побеге называют узлами, части главного побега между узлами – междоузлиями. Междоузлия и членики боковых побегов всегда образованы только одной сильно вытянутой клеткой, но у многих видов рода хара (*Chara*) эти клетки снаружи обрастают еще одним слоем линейно расположенных дополнительных клеток, слагающих так называемую кору.

Размножение водорослей

Водоросли имеют все типы размножения: вегетативное, бесполое и половое.

Вегетативное размножение у одноклеточных происходит путем деления клетки, у колониальных – распадом колонии на части, у многоклеточных – частями таллома, а иногда путем образования специальных органов вегетативного размножения.

Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор или спор – одноклеточных образований, возникающих внутри вегетативных клеток или в особых органах – зооспорангиях или спорангиях. Вскоре после выхода в воду через отверстия в стенке спорангия, зооспоры сбрасывают жгутики, покрываются оболочкой и прорастают в новую особь.

Половой процесс у водорослей может быть в различных формах: изо-, гетеро- и оогамии. Изо- и гетерогаметы образуются в обычных вегетативных клетках, яйцеклетки – в oogониях, сперматозоиды – в антеридиях. Яйцеклеток бывает одна или несколько, а сперматозоидов – много.

У некоторых водорослей наблюдают половой процесс в виде соматогамии (конъюгации), в результате которой происходит слияние протопластов двух вегетативных клеток. Конечный результат любой из названных форм полового процесса – образование зиготы. После некото-

рого периода покоя из зиготы образуются зооспоры, дающие начало новым особям, или зигота сразу же прорастает в новую неподвижную особь.

Особи, формирующие споры, называют спорофитом, а образующие гаметы – гаметофитом. Они могут быть обоеполыми и раздельнополыми. У большинства водорослей это самостоятельные растения. Однако у некоторых видов споры и гаметы образуются на одних и тех же растениях. Их называют спорогаметофитами. Спорофит и гаметофит могут иметь одинаковое строение (изоморфная смена поколений) или разное (гетероморфная смена поколений).

Наступление бесполого или полового размножения у водорослей зависит от внешних условий, поэтому у большинства видов в жизненном цикле нет регулярного чередования спорофита и гаметофита, то есть регулярной смены ядерных фаз (диплоидной и гаплоидной). Строго упорядоченные жизненные циклы существуют лишь у эволюционно продвинутых видов.

Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле зависит от того, когда происходит мейоз: если при прорастании зиготы – тогда вся жизнь проходит в гаплоидной фазе, диплоидна лишь зигота; при образовании гамет – тогда вся жизнь проходит в диплоидной фазе, гаплоидны лишь гаметы; если при образовании спор – тогда в жизненном цикле чередуются диплоидная и гаплоидная фазы.

Экологические группы водорослей

У водорослей в зависимости от состава особых светочувствительных пигментов, максимальная активность фотосинтеза наблюдается при разной длине световых волн. В наземных условиях частотные характеристики света довольно постоянны, поэтому постоянна и интенсивность фотосинтеза. При прохождении через воду свет красной и синей области спектра поглощается, и на глубину проникает зеленоватый свет, слабо воспринимаемый хлорофиллом. Поэтому там выживают в основном красные и бурые водоросли, имеющие дополнительные фотосинтезирующие пигменты, способные использовать энергию зеленого света. Отсюда становится понятным огромное влияние света на вертикальное распределение водорослей в морях и океанах: в приповерхностных слоях, как правило, преобладают зеленые водоросли, глубже – бурые, и на наиболее глубоководных участках – красные. Однако подобная закономерность не является абсолютной. Многие водоросли способны существовать в условиях крайне низкой, не свойственной им освещенности, а иногда и в полной темноте. При этом у них могут происходить определенные изменения в пигментном составе или в способе питания. Так,

представители многих отделов водорослей способны при отсутствии света и избытке органических веществ переходить к питанию органическими соединениями мертвых тел или экскрементов животных.

Для водорослей, обитающих в водных биотопах, движение воды играет огромную роль. Движение водных масс обеспечивает приток питательных веществ и удаление продуктов жизнедеятельности водорослей. В любых континентальных и морских водоемах существует относительное движение водных масс, поэтому почти все водоросли водоемов – обитатели текучих вод. Исключение составляют лишь водоросли, развивающиеся в особо крайних условиях (в пустотах скал, толще льда).

Водорослям свойственны очень широкие диапазоны температурной устойчивости. Некоторые их виды способны существовать как в горячих источниках, температура которых близка к температуре кипения воды, так и на поверхности льда и снега, где температуры колеблются около 0 °С.

По отношению к температуре среди водорослей выделяют: *эвритермные виды*, существующие в широком температурном диапазоне (например, зеленые водоросли из порядка *Oedogoniales*, стерильные нити которых можно найти в мелких водоемах с ранней весны до поздней осени), и *стенотермные*, приспособленные к очень узким, иногда экстремальным температурным зонам. К стенотермным относятся, например, *криофильные* (холодолюбивые) водоросли, растущие только при температуре, близкой к 0 °С и *термофильные* (теплолюбивые) водоросли, не способные существовать при температурах ниже 30 °С.

Температура определяет географическое распространение водорослей, развивающихся в водной среде. В целом, за исключением широко распространенных эвритермных видов, в распространении водорослей наблюдается географическая зональность: конкретные таксоны морских планктонных и бентосных водорослей приурочены к определенным географическим поясам. Так, крупные бурые водоросли (*Macrocystis*) доминируют в северных морях. По мере продвижения к югу все более заметную роль начинают играть красные водоросли, а бурые отходят на второй план. В фитопланктоне тропических вод чрезвычайно богато представлены динофитовые и золотистые водоросли. В северных морях в фитопланктоне господствуют диатомовые водоросли. Температура оказывает влияние и на вертикальное распределение планктонных и бентосных водорослей. Здесь она воздействует в основном косвенным образом, ускоряя или замедляя темпы роста отдельных видов, что приводит к их вытеснению другими видами, растущими более интенсивно в данном температурном режиме.

Водоросли, входя в состав экосистем, связаны с остальными их компонентами множественными связями. Претерпеваемые водорослями

прямые и косвенные воздействия, обусловленные жизнедеятельностью других организмов, относят к биотическим факторам.

В большинстве случаев в экосистеме водоросли выступают как продуценты органического вещества. Поэтому важнейшим фактором, ограничивающим развитие водорослей в конкретной экосистеме, является наличие животных, существующих за счет поедания водорослей.

Различные виды водорослей способны оказывать воздействие друг на друга, путем выделения химических веществ во внешнюю среду (такое взаимодействие растений называется аллелопатией). Иногда это является препятствием для их совместного существования.

У некоторых видов водорослей могут складываться конкурентные отношения друг с другом за места обитания.

Человек оказывает значительное воздействие на природные экосистемы, что делает антропогенный фактор весьма существенным для развития водорослей. Прокладывая каналы и сооружая водохранилища, человек создает новые местообитания для водных организмов, нередко принципиально отличающиеся от водоемов данного региона по гидрологическому и тепловому режиму. Сбросы сточных вод нередко приводят к обеднению видового состава и гибели водорослей или к массовому развитию отдельных видов. Следствием неумеренного сброса биогенных веществ в водоем может быть его эвтрофикация, которая приводит к бурному развитию водорослей («цветение воды»), дефициту кислорода, замору рыб и других водных животных. На водоросли, особенно аэрофитные и почвенные, могут оказывать влияние и атмосферные выбросы токсичных промышленных отходов. Очень часто последствия вмешательства человека в жизнь экосистем имеют необратимый характер.

Водоросли распространены по всему земному шару и встречаются в различных водных, наземных и почвенных биотопах. Известны разнообразные *экологические группы* этих организмов:

– *планктонные водоросли* – населяют толщу воды континентальных и морских водоемов и не способны противостоять переносу течениями (то есть как бы парить в воде);

– *нейстонные водоросли* – обитают у поверхностной пленки воды, прикрепляются к ней или передвигаются по ней. Некоторые нейстонные водоросли имеют характерные приспособления для существования у поверхности воды: слизистые или чешуйчатые парашюты, удерживающие их на поверхностной пленке;

– *бентосные водоросли* – приспособлены к существованию в прикрепленном или неприкрепленном состоянии на дне водоемов и на разнообразных предметах, живых и мертвых организмах, находящихся в воде. В зависимости от места произрастания, среди бентосных водорослей различают *эпилиты*, растущие на поверхности твердого грунта

(скалы, камни); *эпителиды*, населяющие поверхность рыхлых грунтов (песок, ил); *эпифиты*, живущие на поверхности других растений; *эндолиты*, внедряющиеся в известковый субстрат (скал, раковин моллюсков, панцирей ракообразных); *эндофиты* и *паразиты*, поселяющиеся в слоевищах других водорослей (эндофиты имеют нормальные хлоропласты, а паразиты таковых не имеют); *эндосимбионты*, обитающие в клетках других организмов, беспозвоночных или водорослей; *эпизоиты*, обитающие на некоторых донных животных;

– *наземные водоросли* – массово развиваются на поверхности почвы в условиях атмосферного увлажнения или разрастаются на поверхности почвы, постоянно пропитанной водой;

– *почвенные водоросли* – населяют почвенную толщу, имеют способность переносить неустойчивую влажность, резкие колебания температуры и отсутствие света;

– *водоросли горячих источников* – поселяются в горячих источниках, гейзерах и вулканических озерах. Нередко они обитают в водах, которые кроме высокой температуры характеризуются повышенным содержанием солей или органических веществ (сильно загрязненные горячие сточные воды заводов, фабрик, электростанций или атомных станций);

– *водоросли снега и льда* – поселяются на замерзших субстратах. Их объединяет способность выдерживать замерзание без нарушения тонких клеточных структур и затем, при оттаивании, быстро возобновлять вегетацию, используя минимальное количество теплоты. Развиваясь в массовом количестве, способны вызывать зеленое, желтое, голубое, красное, коричневое, бурое или черное «цветение» снега и льда;

– *водоросли соленых водоемов* – вегетируют при повышенной концентрации в воде солей, достигающей 285 г/л в озерах с преобладанием поваренной соли и 347 г/л в глауберовых (содовых) озерах;

– *водоросли, существующие в известковом субстрате* – обитают в глубине твердых пород определенного химического состава, окруженных воздухом (то есть вне воды) или погруженных в воду. Различают две группы сообществ: *сверлящие* водоросли и *туфообразующие* водоросли. Сверлящие водоросли – внедряются внутрь известкового субстрата. Туфообразующие – отлагают вокруг своего тела известь и обитают в периферических слоях отлагаемой ими среды, в пределах, доступных для диффузии света и воды.

Значение водорослей

Большинство водорослей живет в воде, преимущественно морской. Одни из них свободно плавают, составляя существенную часть *планкто-*

на, другие свободно лежат на дне или прикрепляются к нему, составляя значительную часть *бентоса*. В морях массовое распространение водорослей наблюдают на глубине до 30 м. Однако наиболее теневыносливые бурые и красные водоросли достигают глубин 100–200 м.

Отдельные виды водорослей, попадая вместе с бактериями на бесплодные субстраты, становятся пионерами их заселения. Многие из них активно участвуют в процессе почвообразования. Азотфиксирующие водоросли накапливают в почве азот. Некоторые виды зеленых водорослей входят в состав лишайников.

Водоросли не только обогащают воду и атмосферу кислородом, но и служат кормом для рыб и водоплавающих птиц.

Муку из водорослей используют на корм сельскохозяйственным животным.

Водоросли могут служить удобрением.

Бурые и красные водоросли – источник получения агар-агара, используемого в кондитерской промышленности и в микробиологии, а их зола – сырье для получения брома и йода.

Некоторые водоросли непосредственно используются в пищу человеком и служат сырьем для фармацевтической промышленности.

Классификация водорослей

Водоросли – крайне гетерогенная группа организмов. На основании различий в наборе пигментов, структуре хроматофора, особенностях морфологии и биохимии (состав клеточных оболочек, типы запасных питательных веществ) большинством отечественных систематиков выделяется 11 отделов водорослей, из которых рассмотрим краткие характеристики и представителей 7 отделов.

Отдел Синезеленые водоросли (*Cyanophyta*)

С точки зрения современных представлений, они не являются растениями. Их относят к прокариотам – цианобактериям. Однако традиционно рассматриваются в курсе ботаники. Общее число видов около 1,4 тысяч.

Это колониальные и многоклеточные, реже одноклеточные организмы разнообразной окраски (сине-зеленой, оливковой, темно-зеленой). Она обусловлена пигментами, которые содержатся в клетках в разных сочетаниях: фикоцианином (сине-зеленого цвета), хлорофиллом (зеленого цвета), каротиноидами (желтого цвета) и фикоэритрином (красного цвета).

В клетках синезеленых водорослей нет обособленных ядер, хлоропластов, митохондрий и вакуолей с клеточным соком. Клеточная стенка

в основном пектиновая и легко ослизняется. Полость клетки заполнена цитоплазмой, которую подразделяют на два слоя: хроматоплазму – плотный постенный слой, содержащий мембраны с пигментами, и центроплазму (нуклеоид) – бесцветную центральную часть, содержащую ДНК (рис. 105).

Многоклеточные синезеленые водоросли, как правило, имеют форму нитей. Протопласты соседних клеток соединены плазмодесмами. Рост нитей осуществляется за счет простого деления клеток. Среди однородных клеток, составляющих нить, имеются более крупные толсто-стенные клетки с желто-бурым содержимым – гетероцисты. Нередко одноклеточные и нитчатые синезеленые водоросли выделяют слизь и объединяются в довольно крупные колонии.

Питаются синезеленые водоросли автотрофно. Однако многие из них, живя в водоемах, загрязненных гниющими остатками, имеют миксотрофное (смешанное) питание, то есть наряду с фотосинтезом обладают способностью усваивать и органические вещества. В качестве запасных веществ образуются гликопротеид похожий на гликоген, волютин (белок) и характерный для сине-зеленых водорослей цианофицин (липопротеид).

Размножение у синезеленых водорослей преимущественно вегетативное. У одноклеточных форм вегетативное размножение осуществляется путем деления клетки, у многоклеточных – путем распада нитей на части. Нити распадаются у основания гетероцист или по неспециализированным отмершим клеткам. Участок нити, служащий для вегетативного размножения, называют гормогонием.

Половое размножение отсутствует. Специализированных органов размножения нет.

При неблагоприятных условиях из клеток формируются толсто-стенные споры. Содержимое их богато запасными продуктами. В данном случае споры правильнее именовать покоящимися клетками, поскольку они значительно устойчивее вегетативных.

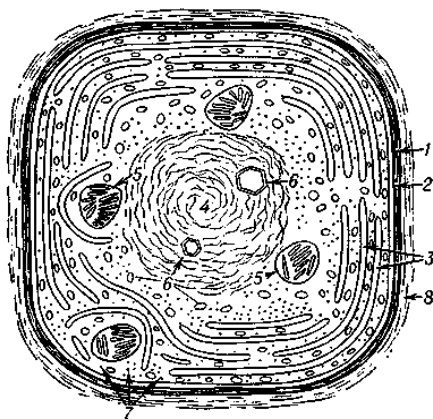


Рис. 105. Схема строения клетки синезелёной водоросли: 1 – клеточная стенка; 2 – цитоплазматическая мембрана; 3 – фотосинтезирующие ламеллы; 4 – ядерное вещество (нуклеоплазма); 5 – зёрна цианофицина; 6 – разнообразные включения; 7 – рибосомы; 8 – слой слизи

Распространение и хозяйственное значение. Синезеленые водоросли очень пластичны и легко приспосабливаются к неблагоприятным условиям. Они живут в пресных и морских водах, на почве и в почве, на голых скалах, в снегу и горячих источниках. Некоторые планктонные виды вызывают «цветение» воды в водоемах, другие очищают воду, минерализуя продукты гниения. Почвенные виды синезеленых водорослей из родов формиდიум (*Phormidium*) и плектонема (*Plectonema*) способны усваивать атмосферный азот.

В слизи, окружающей колонии некоторых видов, могут поселяться азотфиксирующие бактерии. Многие виды вступают в симбиоз с грибами, образуя лишайники.

Наиболее обычными в Беларуси являются представители родов анабена (*Anabaena*) и носток (*Nostoc*) (рис. 106).

Anabaena – род нитчатых синезелёных водорослей, представители которого входят в состав планктона. Клетки округлые или бочонковидные, имеются гетероцисты. Являются организмами, которые производят нейротоксины.

Nostoc – колонии макроскопические, чаще от 1 мм до 1 см в диаметре, реже еще более крупные, достигающие величины сливы или куриного яйца, более или менее шаровидные, реже эллипсоидные, позднее у многих видов распростертые, неправильной формы, снаружи плотные, хрящеватые, внутри мягкие, студенистые или твердые. Встречаются в пресных водоемах и на почве.

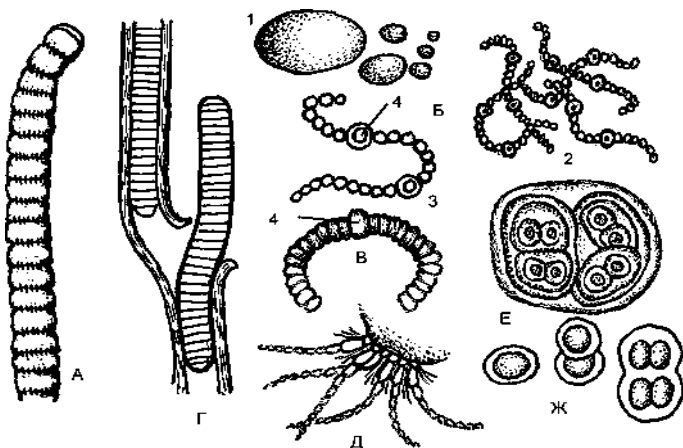


Рис. 106. Синезеленые водоросли (*Cyanophyta*): А – осциллятория (*Oscillatoria*); Б – носток (*Nostoc*); В – анабена (*Anabaena*); Г – лингбия (*Lyngbya*); Д – ривулярия (*Rivularia*); Е – глеокапса (*Gloeocapsa*); Ж – хроококк (*Chroococcus*); 1 – общий вид; 2 – вид при малом увеличении микроскопа; 3 – отдельная нить при большом увеличении; 4 – гетероцисты анабены

Отдел Желтозеленые водоросли (*Xanthophyta*)

Отдел объединяет около 2,5 тысяч видов. Желтозеленые водоросли представлены одноклеточными, колониальными, многоклеточными и неклеточными организмами. Распространены желтозеленые водоросли в водоемах с пресной, реже соленой водой, где они служат важным компонентом планктона, а иногда и бентоса, живут также в почве, на камнях.

Стенки их клеток чаще пектиновые, реже целлюлозные. Ядро у большинства видов одно, реже – ядер много. Клетки, кроме хлорофилла, содержат каротиноиды, придающие таллому желто-зеленую окраску. Пиреноиды встречаются редко. Запасные продукты накапливаются в виде жирных масел, иногда в виде лейкозина и волютинина.

Вегетативное размножение осуществляется путем деления клеток или частями таллома. Половое размножение известно у немногих видов. Половой процесс преимущественно изогамный, изредка оогамный. Одноклеточные особи, а также ооспоры и сперматозоиды имеют два жгутика неодинаковой длины: один из них короткий, прямой, гладкий, а другой – длинный, перистый.

Типичными представителями отдела являются виды рода *вошерия* (*Vaucheria*) (рис. 107).

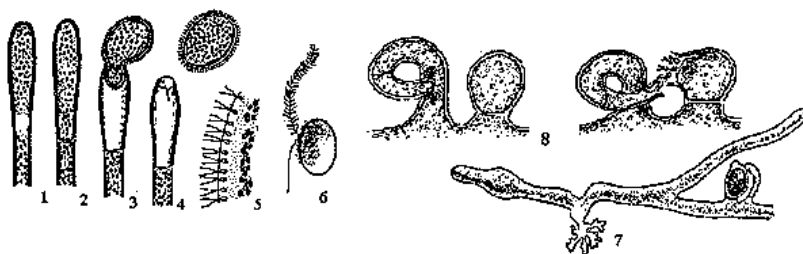


Рис. 107. Внешнее строение и половой процесс вошерии:

- 1–2 – этапы образования зооспорангия; 3–4 – выход зооспоры;
 5 – участок зооспоры при большом увеличении; 6 – сперматозоид;
 7 – фрагмент таллома вошерии; 8 – участок таллома (оогонии, антеридии)

В природе виды этого рода образуют скопления нитевидных темно-зеленых талломов в пресной стоячей и проточной воде, а также по берегам высыхающих водоемов, прикрепляясь к почве с помощью ризоидов. Таллом ветвистый, многоядерный, но между ядрами нет клеточных перегородок. В цитоплазме имеются многочисленные мелкие хлоропласты дисковидной формы.

При бесполом размножении на конце нити образуется зооспорангий с одной большой зооспорой, снабженной многочисленными парными жгутиками. Зооспора некоторое время плавает в воде, а затем сбрасывает жгутики и прорастает в новый таллом. Половой процесс оогамный. Антеридии и оогонии одноклеточные. После периода покоя зигота делится путем мейоза и прорастает, образуя новую особь.

Отдел диатомовые водоросли (*Diatomophyta*)

Общее число видов более 10 тысяч. Это одноклеточные организмы микроскопических размеров, иногда объединяющиеся в колонии. Диатомовые водоросли распространены повсеместно. Они обитают в соленых и пресных водоемах, на влажной почве, скалах, стволах деревьев.

Клеточные стенки диатомовых водорослей состоят в основном из кремнезема (SiO_2), образующего защитный панцирь, который имеет две отдельные створки (теки), плотно надетые друг на друга: верхнюю – эпитеку и нижнюю – гипотеку. Каждая створка состоит из плоской стороны с немного загнутыми краями и пояса – узкого кольца, плотно соединенного со створкой. Поясок эпитеки плотно надвинут на пояс гипотеки. В створках имеются сквозные отверстия – поры, а также пустоты. Скульптура поверхности створок очень разнообразна и имеет значение при определении видов.

Внутри клетки расположены протопласт и вакуоли. Ядро одно. Хлоропласты имеют бурую окраску, так как хлорофилл в них замаскиро-

ван пигментами – каротиноидами и диатомином. Запасные продукты откладываются в виде жирных масел, волютина и лейкозина.

Вегетативное размножение осуществляется митотическим делением протопласта. Затем дочерние протопласты расходятся, неся по одной из створок. Впоследствии каждая из дочерних особей достраивает новую створку. Серия таких делений ведет к последовательному измельчению особей. В связи с этим половой процесс приводит не к численному увеличению особей, а к восстановлению их нормальных размеров. Форма полового процесса очень своеобразна: измельченные особи приближаются одна к другой, сбрасывают теки и покрываются слизью. Каждая из клеток делится путем мейоза, в результате образуются четыре гаплоидные клетки – тетрада. Две клетки у каждой особи отмирают, а остальные сливаются попарно. Зиготу называют аукоспорой. Из нее вырастает новая особь нормальных размеров.

Диатомовые водоросли играют большую роль в природе и широко используются в хозяйственной деятельности человека. Из створок отмерших диатомовых водорослей образовались мощные отложения горных пород – диатомита и трепела. Их используют при производстве диамита, материалов для звуковой и тепловой изоляции, при шлифовке металлов, изготовлении фильтров.

Наиболее массовыми в пресных водоемах Республики Беларусь являются виды родов пиннулария, табеллария и циклотелла.

Виды рода пиннулария (*Pinnularia*) являются одноклеточными, в большом количестве накапливаются в иле на дне водоемов. Клетка имеет продолговатую форму с закругленными концами и более широкой средней частью. В центре створки расположен шов (щель), у концов его и в средней части имеются три утолщения, называемые узелками. Благодаря движению цитоплазмы, соприкасающейся через шов с водой, пиннулария может передвигаться. На створке имеются поперечные штрихи, образовавшиеся вследствие неравномерного отложения кремнезема (рис. 108).

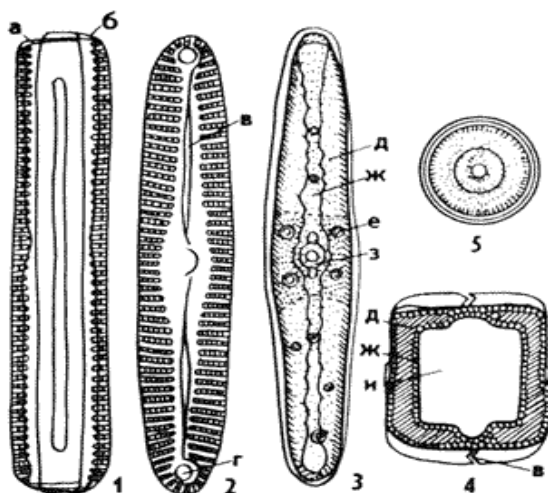


Рис. 108. Диатомовая водоросль пиннулярия:

- 1 – вид со стороны пояса; 2 – вид со стороны шва; 3 – вскрытая клетка;
4 – поперечный срез через клетку 5 – циклотелла; а – гипотека, б – эпитека,
в – шов, г – узелок, д – хромопласт, е – пиреноиды, ж – цитоплазма,
з – ядро, и – вакуоль

Род табеллария (*Tabellaria*) объединяет несколько широко распространенных пресноводных видов, встречающихся как в бентосе, так и в планктоне. Клетки соединены в лентовидные или зигзаговидные цепочки. Панцирь с пояса прямоугольный. Створки линейные или овальные, на концах или на середине расширенные.

Род циклотелла (*Cyclotella*) объединяет виды, клетки которых имеют вид невысокой круглой коробочки. Краевая зона створки имеет радиальные штрихи или ребрышки, средняя выпуклая и обычно бесструктурная. Хроматофоры в виде мелких пластинок, локализованных в пристворковой цитоплазме. Клетки циклотеллы иногда соединены слизью или щетинками в прямые либо изогнутые нити. Виды рода циклотелла часто встречаются в планктоне и обрастаниях стоячих водоемов.

Отдел Бурые водоросли (*Phaeophyta*)

Общее число видов около 1,5 тыс. Распространены главным образом в морях и океанах всего мира, преимущественно в прибрежном мелководье, но иногда и вдали от берегов. Считаются важным компонентом бентоса. Окраска таллома от оливково-желтоватой до темно-бурой. Цвет

обусловлен смесью разных пигментов: хлорофилла, каротиноидов, фукоксантина.

Таллом бурых водорослей многоклеточный. Среди них есть гиганты, достигающие иногда 30–50 м. У низкоорганизованных видов таллом нитчатый, состоит из одного ряда клеток. У высокоорганизованных клетки делятся в разных плоскостях и отчасти дифференцируются, формируя обособленные комплексы клеток, напоминающие ассимиляционную, запасную, механическую и проводящую ткани. Такая дифференциация обусловлена расчленением таллома на участки, выполняющие различные функции: ризоиды, осевую («стеблевую») часть и филлоиды («листовую» часть).

Клетки бурых водорослей одноядерные. Многочисленные хлоропласты чаще дисковидные. Запасные продукты накапливаются в виде ламинарина, маннита и жирных масел. Пектиновоцеллюлозные клеточные стенки легко ослизняются. Рост таллома верхушечный или интеркалярный. Продолжительность жизни достигает нескольких лет.

Вегетативное размножение может осуществляться участками таллома. Бесполое размножение происходит при помощи многочисленных двужгутиковых зооспор, образующихся в одногнездных, изредка многогнездных зооспорангиях, или неподвижных тетраспор, образующихся в одногнездных тетраспорангиях.

Половой процесс изогамный, гетерогамный и оогамный. У всех бурых водорослей, кроме фукусовых, в жизненном цикле хорошо выражена смена ядерных фаз. Мейоз происходит в зооспорангиях или тетраспорангиях. Зооспоры или тетраспоры дают начало гаметофиту (n), который бывает обоеполым или раздельнополым. Зигота без периода покоя прорастает в спорофит ($2n$). У видов разных родов характер смены ядерных фаз различный: у одних спорофит и гаметофит по внешнему виду не различаются, у других спорофит более мощный и более долговечный, чем гаметофит.

Бурые водоросли образуют подводные луга с огромной фитомассой. Они имеют значение как кормовые, пищевые, лекарственные и технические растения. Наибольшее значение в качестве пищевого сырья имеют виды рода ламинария (*Laminaria*) (рис. 109).

Виды рода – многолетние растения, которые растут в Охотском, Белом, Черном, Красном и Японском морях, имеют длинное листовидное слоевище зеленовато-коричневого цвета. Нижняя часть таллома своим внешним видом похожа на черешок листа. С помощью ризоидов ламинария прикрепляется к камням.

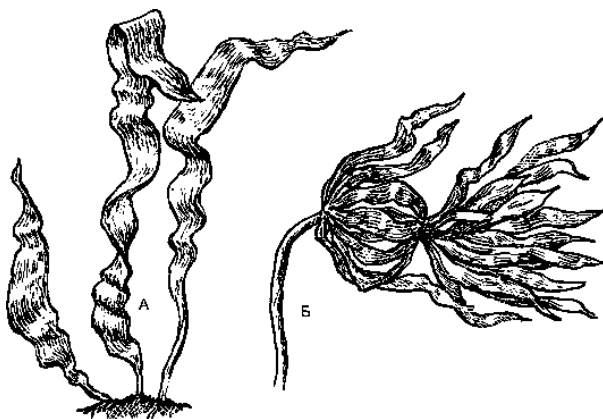


Рис. 109. Бурые водоросли: А – ламинария сахарная (*Laminaria saccharina*);
Б – ламинария северная (*L. hyperborea*)

Отдел Красные водоросли (*Rhodophyta*)

Общее число видов 4 тысячи. Они распространены в морях тропических и субтропических областей, иногда в водоемах территорий с умеренным климатом и лишь немногие являются пресноводными или аэрофитами.

Их таллом имеет вид кустиков, составленных из многоклеточных ветвящихся нитей, реже пластинчатый или листовидный, иногда длиной до 2 м. Как и у бурых водорослей, имеются признаки тканеподобной дифференциации. Рост диффузный (специализированных зон роста нет) или верхушечный (зоны роста сосредоточены на верхушках разветвлений таллома). Наиболее примитивные виды одноклеточные или колониальные. Подвижные формы в жизненном цикле отсутствуют.

Красные водоросли имеют разнообразную окраску, что обусловлено различным количественным соотношением пигментов: хлорофилла, каротиноидов, фикоэритрина, фикоцианина. Хлоропласты чаще в форме дисков без пиреноидов. Запасные вещества в виде багрянкового крахмала. Пектиново-целлюлозные клеточные стенки вместе с межклеточным веществом у некоторых видов ослизняются настолько сильно, что весь таллом приобретает слизистую консистенцию. У других видов клеточные стенки инкрустированы известью, придающей таллосу жесткость.

Размножение красных водорослей чрезвычайно сложный процесс, отличающий их от других групп водорослей. Различные формы бесполого размножения, сложное строение женского репродуктивного органа, особенности развития зиготы, а также многообразие циклов развития придают своеобразие представителям этого отдела.

Вегетативное размножение происходит посредством образования дополнительных побегов, которые берут начало от подошвы или от стелющихся ветвей. Вертикальное слоевище в определенный период отмирает и остается только базальная часть растения, которая через какое-то время прорастает, образуя новые побеги. Самые примитивные багрянки размножаются только вегетативно.

У одноклеточных и колониальных форм вегетативное размножение состоит в делении клетки на две или более дочерние.

Для бесполого размножения служат различного рода споры. У низкокормоганизованных багрянок бесполое размножение осуществляется моноспорами. Моноспорами называют споры, которые образуются по одной в клетке в результате преобразования всего протопласта. Моноспоры не имеют жгутика и оболочки, после выхода из материнской клетки способны к амебoidalному движению. У одних видов моноспоры образуются в любой клетке таллома и до своего выхода не отличаются от вегетативных клеток, у других – моноспорангии образуются на веточках ограниченного роста. У водорослей, построенных по типу свободных нитей, в моноспорангии превращаются конечные клетки коротких боковых веточек. Иногда они образуются группами по два-три на одной и той же клетке-ножке.

У водорослей, имеющих более или менее плотное строение и дифференцированный коровой слой, в моноспорангии превращаются внешние клетки ассимиляционных нитей. Моноспоры отличаются от вегетативных клеток яйцевидной или шаровидной формой, богатым содержимым и интенсивной окраской. Созревшие моноспорангии открываются на вершине; голые моноспоры выходят в окружающую среду, через некоторое время одеваются оболочкой и начинают прорастать.

Половое размножение красных водорослей осуществляется через образование сложно устроенных половых органов. Женский половой орган, называемый карпогоном, возникает на концах боковых веточек. Нижняя часть его расширена, а верхняя сужена в так называемую трихогину. В нижней части карпогона находится яйцеклетка.

Мужские органы – антеридии – собраны группами на концах сильно ветвящихся нитей. В них развивается по одному неподвижному сперматозоиду, называемому спермацием. Спермаций током воды переносится к карпогону, здесь приклеивается к трихогине, растворяет оболочку и переливает содержимое через трихогину в брюшную часть карпогона, где и происходит оплодотворение. После этого трихогина увядает. Зигота делится многократно, образуя карпоспоры.

У более примитивных красных водорослей в карпогоне образуется от 4 до 32 гаплоидных карпоспор, которые прорастают в гаплоидные нити. У более эволюционно продвинутых видов из оплодотворенной

яйцеклетки после редукционного деления вырастают короткие, иногда ветвящиеся нити, вследствие чего брюшная часть карпогона сильно разрастается, образуя так называемый цистокарпий. В наружных клетках нитей цистокарпия образуется по одной карпоспоре. Карпоспоры прорастают также в гаплоидные растения.

У наиболее сложных форм красных водорослей (а их большинство) возникают ообластемные нити. Они образуются в виде выростов брюшка карпогона. У этих водорослей оплодотворенная яйцеклетка делится без редукции и диплоидные ядра входят в ообластемные нити. Последние разрастаются и достигают особых, расположенных в разных местах таллома или около карпогона так называемых ауксиллярных клеток и сливаются с ними. Это обычные, но более крупные клетки таллома. В месте слияния образуется цистокарпий с большим количеством диплоидных карпоспор в каждом.

Многие красные водоросли служат сырьем для получения агара-агара и йода, их используют как корм для животных, употребляют в пищу.

В Беларуси встречается один из видов пресноводных водорослей – батрахоспермум четковидный (*Batrachospermum moniliforme*) (рис. 110). У этого вида слоевище нитевидное, многоклеточное, длиной 2–12 см, слизистое, желтое или оливково-серое, буроватое, сильно разветвленное. Главная ось густо усажена мутовками коротких веточек, а также мутовочными боковыми веточками, которые придают слоевищу четковидную форму. На мутовочных веточках образуются женские (оогонии или карпогоны) и мужские (сперматангии) репродуктивные органы.

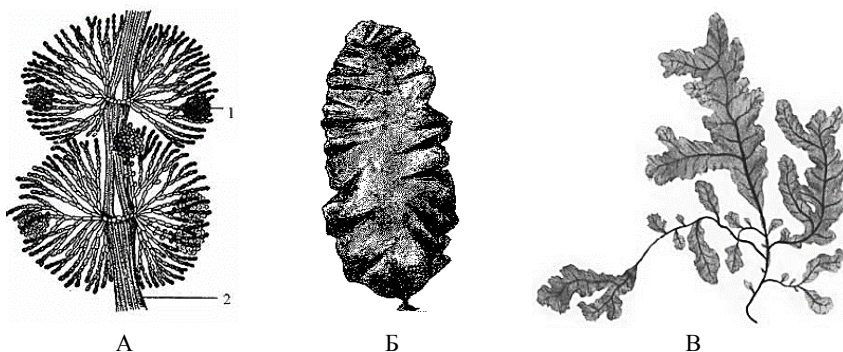


Рис. 110. Красные водоросли: А – батрихоспермум четковидный: 1 – цистокарпий; 2 – междоухлие главной оси; Б – порфира; В – фикодрис

Из морских представителей обычными видами этого отдела являются представители родов порфира (*Porphyra*) и фикодрис (*Phicodrys*).

Представители рода порфира имеют таллом в виде однослойной или двухслойной пластинки, сужающейся в нижней части в небольшой стебелёк. Стебелёк переходит в подошву, образованную ризоидами и служащую органом прикрепления водоросли к субстрату. Растения средних размеров, но нередко достигают в длину метра и более. Окраска пластинок розово-красная.

Некоторые виды порфиры съедобны.

Представители рода фикодрис имеют талломы до 20 см высотой, часто с сильно разветвленными стебельками. Пластины одиночные или многочисленные, кожистые, с короткоклиновидным или сердцевидным основанием.

Отдел Зеленые водоросли (*Chlorophyta*)

Общее число видов около 15 тысяч. Распространены повсеместно, преимущественно в пресных водоемах, некоторые виды в морях и очень немногие в условиях периодического увлажнения на почве, стволах деревьев, заборах, строениях.

Среди представителей отдела имеются одноклеточные и многоклеточные формы. Органы движения у подвижных форм – два, реже четыре жгутика одинаковой длины и формы. Клетки одноядерные, но могут быть и многоядерными. Хлоропласты в большинстве случаев с пиреноидами, разнообразные по форме, величине и по числу в клетке. Пигменты – хлорофилл, каротиноиды. Запасные продукты – крахмал и жирные масла.

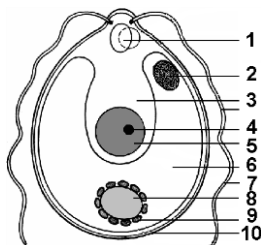


Рис. 111. Строение хламидомонады:

- 1 – две пульсирующие вакуоли; 2 – стигма;
- 3 – цитоплазма; 4 – ядрышко; 5 – ядро;
- 6 – хроматофор; 7 – жгутик; 8 – пиреноид;
- 9 – зерна крахмала; 10 – клеточная стенка

Размножение вегетативное, бесполое и половое. Половой процесс известен почти у всех видов и отличается большим разнообразием: изогамия, гетерогамия, оогамия, соматогамия.

Типичными представителями отдела являются представители рода хламидомонада (*Chlamydomonas*). Виды этого рода живут обычно в мелких водоемах и лужах.

Это одноклеточные водоросли разнообразной формы: округлой, овальной, яйцевидной. Основной компонент клеточной стенки – гликопротеины. На переднем конце клетки имеются два жгутика. Хлоропласт чашевидный, вогнутой поверхностью обращен к переднему концу клетки. В базальной части хлоропласта имеется довольно крупный пиреноид,

окруженный гранулами крахмала, а в верхней части – стигма (светочувствительный глазок). В цитоплазме находится ядро, а у основания жгутиков – пульсирующая вакуоль (рис. 111).

Питание автотрофное и гетеротрофное. В результате фотосинтеза усваивается 1–2 % солнечной энергии, что характерно для большинства растений.

Размножается половым и бесполом способами. Зигота после стадии покоя проходит через мейоз, образуя зооспоры, из которых вырастает взрослая особь. Все стадии, кроме зиготы, гаплоидны.

Гаплоидная особь хламидомонады длительно возобновляется бесполо (рис. 112).

Наступление неблагоприятных условий приводит к формированию изогамет, которые, попарно сливаясь, образуют зиготы. Зигота растёт, накапливает питательные вещества, имеет длительный покой, становится вместилищем мейозоспор. Гаплоидные мейозоспоры вырастают в одноклеточные вегетирующие особи, которые затем развиваются во вместилища митозоспор. Этот процесс повторяется неоднократно. Затем осуществляется переход от самовозобновления к половому размножению, которое проявляется в преобразовании хламидомонады во вместилище гамет, а не спор.

Обособленная фаза гаметы завершает полный цикл хламидомонады, начатый с зиготы.

Типичным представителем многоклеточных зеленых водорослей являются виды рода спирогира (*Spirogyra*) (рис. 113).

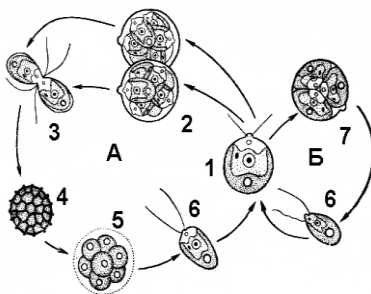


Рис. 112. Жизненный цикл хламидомонады: А – половое размножение; Б – бесполое размножение; 1 – материнское растение; 2 – образование гамет; 3 – копуляция гамет; 4 – зигота; 5 – прорастание зиготы; 6 – зооспора; 7 – образование зооспор

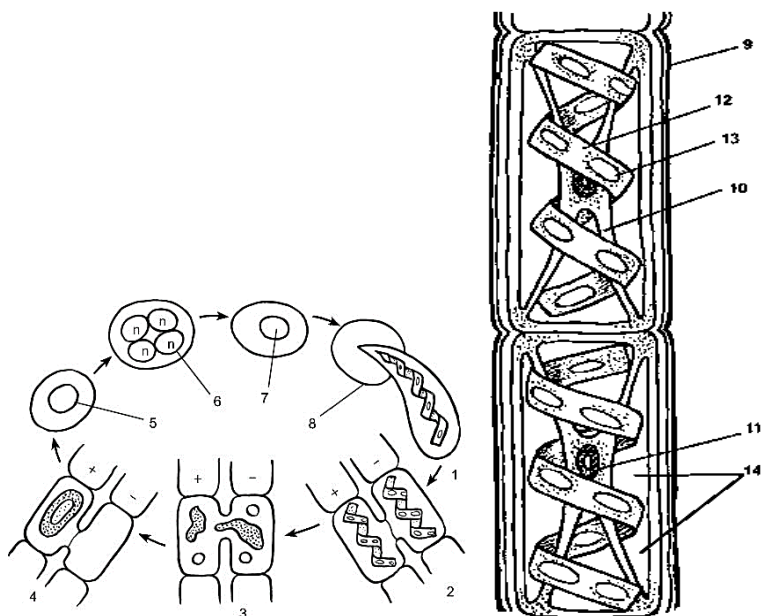


Рис. 113. Чередование поколений и смена ядерных фаз у зеленой водоросли спирогиры: 1 – часть таллома, 2–4 – последовательные стадии конъюгации; 4,5 – зигота; 6 – зигота с 4 гаплоидными ядрами; 7 – зигота с 1 функционирующим гаплоидным ядром; 8 – прорастание зиготы; 9 – клеточная стенка; 10 – цитоплазма; 11 – ядро; 12 – хроматофор; 13 – пиреноиды; 14 – вакуоли

Виды этого рода живут в пресных водоемах – в реках, прудах, озерах и торфяных болотах. Нитчатый таллом состоит из одного ряда клеток. Хлоропласты по 1–2 в клетке расположены в постенном слое цитоплазмы. Они имеют вид спирально закрученных лент. Ядро находится в центре клетки и погружено в цитоплазму, тончайшие нити которой тянутся к ее постенному слою. Вакуолей несколько. Нити растут в длину за счет деления клеток.

Вегетативное размножение происходит частями таллома. Половой процесс в виде конъюгации. При этом две особи располагаются параллельно. В их клетках возникают выпячивания стенок, растущие навстречу друг другу. В месте стыка стенки клеток ослизняются, образуя конъюгационный канал, по которому протопласт из клетки одной особи, условно мужской, переходит в клетку женской особи. Половой процесс завершается образованием крупной шаровидной зиготы, которая вырабатывает толстую стенку.

После периода покоя зигота делится мейозом. При этом образуются четыре гаплоидные клетки, три из них отмирают, а одна прорастает в новую особь. Таким образом, жизненный цикл спорогиры проходит в гаплоидной фазе, диплоидна только зигота.

Отдел Харовые водоросли (*Charophyta*)

Отдел объединяет не более 700 видов. Это макроскопические водоросли, внешне сходные с некоторыми высшими растениями. Высота их таллома составляет обычно 20–30 см, но может достигать и 1–2 м. Боковые ветви имеют ограниченный рост, расположены мутовками в многоклеточных узлах. Междоузлия состоят из одной длинной клетки, которая может обрастать корой из узких клеток (рис. 114). Оболочки клеток пропитаны известью. Хлоропласты зелёные, содержат хлорофиллы и ликопин. Запасное вещество – крахмал.

Для харовых водорослей характерно вегетативное и половое размножение. Вегетативное размножение осуществляется посредством специальных клубеньков на ризоидах или звездообразных скоплений клеток на нижних стеблевых узлах, которые дают начало новому таллomu. Бесполое размножение отсутствует.

Наивысшего развития среди всех водорослей достигают у харовых половые органы. Женский половой орган – оогоний и мужской – антеридий – многоклеточны и развиваются у большинства видов на одном растении, но известны и двудомные виды. Антеридий имеет вид шарика, диаметром до 0,5 мм, сначала зелёного, а по мере созревания оранжевого или красного цвета. Он сидит на короткой одноклеточной ножке и состоит из 8 плоских клеток-щитков, которые плотно соприкасаются своими зазубренными краями. От центра каждого щитка внутрь антеридия отходит цилиндрическая клетка – рукоятка, которая заканчивается округлой клеткой-головкой. На клетке-головке сидят 6 клеточек меньшего размера. Каждая из них даёт начало 4-м сперматогенным нитям, состоящим из 200–300 клеток. В каждой из этих клеток образуется по одному двужгутиковому сперматозоиду.

Оогоний довольно крупный. Коровые клетки по спирали опоясывают его и образуют коронку. Оогоний содержит одну большую яйцеклетку. Сперматозоид подходит к клеткам коронки и ввинчивается в оогоний. После кариогамии образуется зигота.

Роль харовых водорослей сравнительно невелика, однако там, где они поселяются, проявляется их влияние на гидрологический режим и биологические особенности водоёмов. Режим водоёма становится более устойчивым и в нём формируется особый биоценоз. На талломах харовых развивается множество эпифитов – микроскопических водорослей и бактерий, служащих кормом для беспозвоночных, поедаемых рыбой.

В густых зарослях этих водорослей находят защиту молодые рыбы и мелкие животные. Замечено, что в водоёмах с обильным развитием харовых водорослей отсутствуют или слабо развиты личинки комаров. Предполагают, что это обусловлено действием антибиотиков, выделяемых харовыми водорослями.

Харовые служат источником пищи для водоплавающих птиц, особенно на путях их осенних перелётов. Птицы используют главным образом ооспоры, заполненные крахмалом и каплями жира.

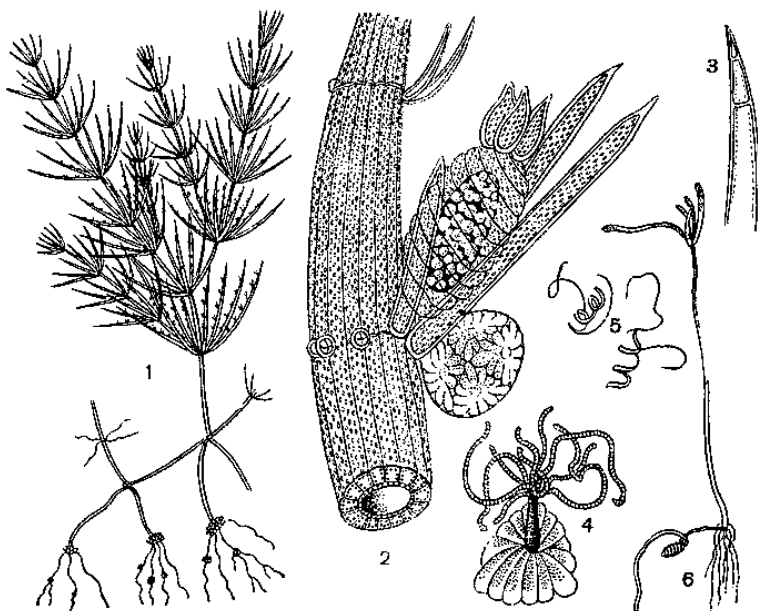


Рис. 114. Строение харовых водорослей: 1 – внешнее строение; 2 – часть «побега» с оогонием и антеридием; 3 – клетки коронки оогония; 4 – щиток антеридия; 5 – антеридиальные нити; 6 – молодая особь

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В настоящее время высшие растения насчитывают свыше 300 тысяч видов. Они господствуют на Земле, населяя ее от арктических территорий до экватора, от влажных тропиков до сухих пустынь. Они образуют различные типы растительности – леса, луга, болота, побережья, поселяются в водоёмах. При всем многообразии внешнего вида и внутреннего строения все высшие растения сохраняют определенное единство в строении, что свидетельствует о единстве их происхождения.

Выделение высших растений в отдельную группу условно и имеет преимущественно историческое значение.

Эволюционное развитие высших растений происходило в двух направлениях, образовав две эволюционные ветви – гаплоидную и диплоидную. Первая из них представлена мохообразными. Эта группа характеризуется прогрессивным развитием гаплоидного гаметофита. Вторая эволюционная ветвь представлена псилоотообразными, плаунообразными, хвощеобразными, папоротникообразными, голосеменными и покрытосеменными растениями. Развитие этой группы растений связано с совершенствованием спорофита, который в наземных условиях оказался значительно более жизнеспособным. Он нередко имеет крупные размеры, обладает сложным внутренним и внешним строением. Гаметофит, наоборот, претерпел упрощение.

Высшие споровые растения заселили сушу в конце силурийского периода, около 415–430 млн лет назад. В своем происхождении они связаны с низшими растениями (вероятно с зелеными водорослями), и резкой границы провести между ними нельзя. Первые высшие споровые растения имели небольшие размеры, но уже были дифференцированы на элементарные органы, которые представляли собой дихотомически разветвленные оси. В процессе эволюции дальнейшее расчленение спорофита происходило одновременно у обоих полюсов растения. На нижнем полюсе возникли корневищеподобные ответвления – ризомоиды и волосовидные ризоиды. Ризомоид представлял собой первичный элементарный орган и был прототипом корня, а ризоиды – прототипом корневых волосков.

В результате дальнейшего морфологического расчленения спорофита появились специальные органы фотосинтеза – листья. У плаунообразных они образовались как выросты на осевых органах. У других высших споровых листья возникли в результате уплощения боковых осей или целых систем ветвления. Талломные листья, по-видимому, с самого начала были спороносными. Первоначально они выполняли не только функцию фотосинтеза, но и бесполого размножения. В процессе дальнейшей эволюции постепенно произошло пространственное разделение этих функций. В одних случаях, как у некоторых папоротникообразных, это разделение наблюдается в пределах одного и того же листа, в других – разделяются функции между разными листьями.

При бесполом размножении высших споровых растений в многоклеточных спорангиях, возникающих на спорофите, формируются неподвижные споры. У представителей разных отделов они в разной степени кутинизированы и приспособлены к пассивному распространению. Процесс оплодотворения у высших споровых растений осуществляется только при наличии капельножидкой среды.

Семенные растения в отличие от высших споровых представляют собой более высокий уровень организации, так как главным зачатком для расселения вида является качественно новое образование – семя. В борьбе за существование на суше появление семени имело большое эволюционное значение, поскольку внутри него, в отличие от споры, уже находится зародыш нового спорофита и значительный запас питательных веществ.

Второе эволюционное преимущество семенных растений перед споровыми состоит в том, что половой процесс у них не зависит от капельножидкой среды, и гаметофиты развиваются на спорофите за довольно короткий промежуток времени.

В целом, общую характеристику высших растений можно свести к следующим положениям:

1. Высшие растения – сложнодифференцированные многоклеточные организмы, приспособленные к различным условиям жизни.

2. Они являются организмами наземно-воздушной среды. Исключение составляют вторично-водные растения.

3. Большинство высших растений являются листостебельными и имеют корни. Исключение составляют моховидные, растения-паразиты, некоторые водные растения.

4. Органы высших растений имеют сложное морфологическое и анатомическое строение.

5. Проводящие элементы большинства высших растений группируются в сосудисто-волокнистые пучки.

6. У большинства высших растений имеется центральный цилиндр – стела.

7. Для высших растений характерна сложная система покровных тканей (эпидерма, перидерма, корка) со сложным устьичным аппаратом.

8. Половые органы и спорангии многоклеточные. Половой процесс – оогамия. У большинства семенных растений мужские гаметы в процессе эволюции утратили жгутики и носят специальное название – спермии. Зигота всегда развивается в многоклеточный зародыш.

9. Закономерное чередование полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений. У споровых высших растений гаметофит имеет самостоятельное существование и представлен автотрофным или симбиотрофным заростком. У разноспоровых представителей высших споровых растений заросток значительно упрощен или редуцирован. У семенных высших растений гаметофит развивается только на спорофите, а у покрытосеменных растений сведен до нескольких клеток.

10. В цикле развития высших растений спорофит преобладает над гаметофитом. Исключение составляют мохообразные.

МОХООБРАЗНЫЕ (*BRYOPHYTA*)

Мохообразные – отдел наземных (реже пресноводных), преимущественно многолетних растений. Поселяются мохообразные повсюду, кроме морей, засоленных почв и местообитаний, подверженных сильной эрозии. Они распространены на всех континентах, однако неравномерно. Основное разнообразие видов сосредоточено в Северном полушарии, в областях с умеренным и даже холодным климатом. Во флоре Беларуси моховидные представлены 430 видами, наибольшее число которых приурочено к лесным растительным сообществам.

Тело большинства видов представлено побегом от нескольких мм до 60 см, состоящим из стебля и листьев. У некоторых видов тело представлено слоевищем.

От большинства высших растений мохообразные отличаются отсутствием корней, некоторыми особенностями анатомического строения, преобладанием в цикле развития гаметофита над спорофитом. Спорофит у мохообразных крайне редуцирован. У большинства видов он состоит из более или менее сложно устроенной коробочки со спорами на короткой или несколько удлинённой ножке, заканчивающейся в основании гаусторией. Самостоятельно жить спорофит не может, так как не имеет листьев и ризоидов, большей частью лишен устьиц и хлорофилла. Он всю жизнь остается прикрепленным к гаметофиту и питается за его счет. Чаще всего коробочка спорофита бывает прикрыта колпачком – остатками брюшка архегонии. Созревающие в коробочках спорофитов споры высыпаются из нее, чему способствуют специальные приспособления для их разрыхления – элатеры. У подавляющего большинства видов споры рассеиваются ветром, однако есть виды, споры которых распространяются насекомыми, привлекаемыми запахом выделяемой коробочкой жидкостью и яркой окраской расширенной нижней части коробочки – апофизы.

Жизнь гаметофита начинается с прорастания упавшей на подходящий субстрат споры. При этом очень быстро образуется напоминающая ветвящуюся нитчатую водоросль – протонема – ювенильная стадия развития гаметофита.

Из споры развивается нитевидный, бесцветный вырост, углубляющийся в почву. Он дает начало ризоидам. Затем формируются ветвящиеся зеленеющие части протонемы, которые постепенно разрастаются на субстрате. Позднее на протонеме образуются многочисленные почки, которые дают начало собственно гаметофитам.

Гаметофиты – в основном многолетние структуры. Они могут быть однодомными, двудомными и многодомными.

На гаметофитах развиваются органы полового размножения – антеридии и архегонии. Оплодотворение возможно только при наличии ка-

пельножидкой влаги, которая переносит вышедшую из антеридия и содержащую сперматозоиды слизь на архегонии. Далее сперматозоид устремляется во внутрь архегония, где сливается с яйцеклеткой, образуя зиготу. Из зиготы в течение периода, длящегося от нескольких месяцев до двух лет, развивается спорофит.

Человеком непосредственно используются лишь немногие моховидные. Сфагновые мхи, обладающие бактерицидными свойствами, большой влагоемкостью и хорошими теплоизоляционными качествами, использовались ранее в медицине для перевязок, а поныне используются некоторыми народностями вместо пеленок при уходе за младенцами. Некоторые виды используют как декоративные растения, выращивая в аквариумах.

Маршанция и фунария являются классическими объектами экспериментальной ботаники в опытах по изучению воздействия различных факторов внешней среды на растения. Моховидные используются также как индикаторы загрязнения атмосферы, глубины протаивания грунта и нарушения условий жизни в биоценозах.

Отдел Мохообразные объединяет три класса: антоцеротовые (*Anthocerotopsida*), печеночники (*Hepaticopsida*), листостебельные мхи (*Bryopsida*). Класс печеночники включает два подкласса: маршанциевые (*Marchantiidae*) и юнгерманиевые (*Jungemanniidae*). Листостебельные мхи объединяют подклассы сфагновые (*Sphagnidae*), андреевые (*Andreaeidae*) и бриевые (*Bryidae*) мхи.

Представители класса антоцеротовые (*Anthocerotopsida*) отличаются своеобразным и наиболее примитивно устроенным гаметофитом и сложно устроенным спорофитом, способным к длительному росту при помощи особой меристемы.

Наиболее многочисленной по видовому составу группой антоцеротовых является *род антоцерос* (*Anthoceros*), насчитывающий около 200 видов.

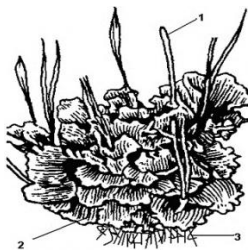


Рис. 115. Строение антоцероса:
1— спорогоний; 2 — розетковидный
таллом; 3 — простые ризоиды

Распространение и внешнее строение. Виды рода *Anthoceros* встречаются в умеренных областях обоих полушарий, а также в тропиках. Гаметофиты представлены талломом. Талломы антоцероса розетковидные, 0,5–3 см в диаметре, по краям надрезанно-лопастные, темно-зеленые. В середине они плотно прижаты к субстрату и состоят из 6–10 слоев клеток, по краям однослойные и часто загнуты вверх (рис. 115).

К земле талломы прикрепляются при помощи простых ризоидов. Нарастают талломы при помощи верхушечных клеток, расположенных между лопастями таллома.

Анатомическое строение. Анатомическая структура таллома представлена однородными паренхимными клетками. Эпидермис не выражен.

В клетках таллома имеются пластинчатые хлоропласты с пиреноидами. В талломе имеются слизевые полости, открывающиеся наружу. Слизь защищает точки роста таллома от высыхания.

Вегетативное размножение. Внутри клеток таллома образуются выводковые почки. Они служат для вегетативного размножения. Благодаря ряду последовательных делений формируется небольшое тельце, освобождающееся при ослизнении стенок произведшей их клетки. Освободившись, эти тельца разрастаются и дают начало новым талломам.

Половое размножение. Антеридии и архегонии образуются на одном и том же растении и погружены в ткань таллома. Антеридии развиваются в особых полостях по одному или группами. При созревании антеридиев верхняя часть антеридиальной полости разрушается, антеридии вскрываются и двужгутиковые сперматозоиды выплывают наружу. Архегонии также расположены внутри ткани таллома. Они не имеют собственной стенки и состоят из 4-клеточной шейки, канальцевых клеток, брюшной клетки и яйцеклетки. Сверху архегонии одеты поверхностными клетками таллома. Ко времени созревания архегония поверхностные клетки таллома расступаются, а канальцевые клетки расплываются в слизь, по которой сперматозоид проникает к яйцеклетке. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорогоний. Зрелый спорогоний большинства видов имеет вид толстой щетинки, 2–3 см длиной. В верхней части спорогоний вскрывается двумя продольными створками, обнажая при этом колонку, состоящую из стерильной бесплодной ткани. Между колонкой и створками расположены споры и пружинкообразные разветвленные клетки, разрыхляющие споровую массу. Стенки коробочки спорогония сверху покрыты эпидермисом с типичными устьицами. Под эпидермисом располагается фотосинтезирующая ткань (рис. 116). При прорастании, попавшей на подходящий субстрат споры, образуется тонкая пластинчатая протонема. На ней образуется множество точек роста, которые формируют новый курчавый таллом антоцероса.

В Европе наиболее широко распространенным видом этого рода является *антоцерос точечный* – *Antoceros punctatum* (рис. 117).

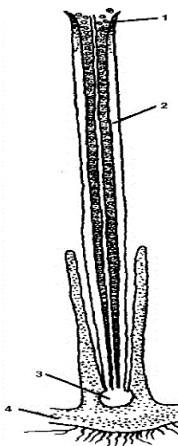


Рис. 116. Строение спорогония:
1 – споры; 2 – щитковидная
коробочка; 3 – гаустория;
4 – участок таллома

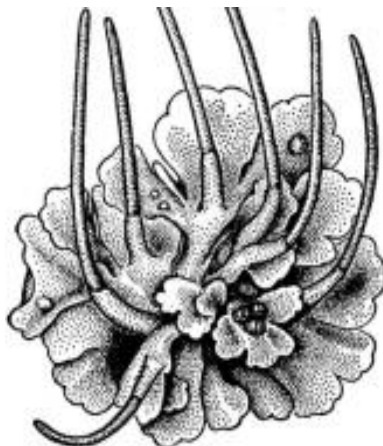


Рис. 117. Внешний вид
антоцероса точечного
Antoceros punctatum

Представители класса печеночники (Hepaticopsida) характеризуются дорзовентральным строением тела. Наряду с талломными здесь имеются и листостебельные формы, которые, однако, при расчленении тела на стебель и лист сохраняют дорзовентральность. В коробочке спорофита, кроме спор, содержатся элатеры. Протонема развита слабо и представлена короткой нитью или пластинкой.



Рис. 118. Внешний вид
Marchantia polymorpha

Типичным представителем этого класса является маршанция изменчивая (*Marchantia polymorpha*) (рис. 118).

Распространение и внешнее строение. Маршанция встречается часто по болотам и сырым местам. Ее листовидные талломы дихотомически ветвятся, стелются по земле и достигают 5–20 см в длину и 1–2 см в ширину. Верхушка талломов выемчатая. В выемках находятся точки роста, состоящие из мелких меристематических клеток.

Верхняя сторона таллома темно-зеленая. Здесь хорошо заметна «средняя жилка», представляющая собой скопление более мелких клеток таллома, а не совокупность проводящих и механических тканей, как у сосудистых растений. Нижняя сторона таллома – буровато-красная.

С нижней стороны таллома, вдоль «средней жилки» располагаются многочисленные одноклеточные ризоиды. Кроме ризоидов, здесь же хорошо заметны однослойные чешуевидные выросты – амфигастрии. Они тянутся в два ряда вдоль «средней жилки», а также вдоль краев таллома, защищая точки роста (рис. 119). Ризоиды у маршанции двух видов – простые и язычковые (рис. 120). Простые ризоиды представляют собой тонкие капилляры, по которым к таллomu поступает вода и растворенные в ней минеральные соли, а также происходит прикрепление таллома к субстрату. По язычковым ризоидам, которые имеют выросты внутренней стенки, происходит движение воды вдоль таллома.

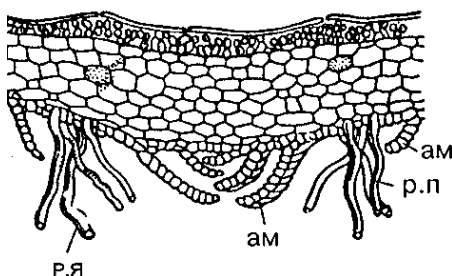


Рис. 119. Ризоиды и амфигастрии маршанции:
р. п – простые ризоиды, ам – амфигастрии,
р. я. – ризоиды язычковые

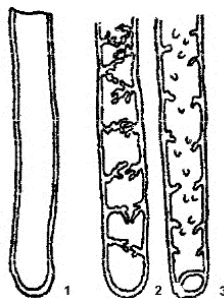


Рис. 120. Ризоиды маршанции:
1 – простой ризоид,
2 – язычковые ризоиды

Анатомическое строение таллома. На поперечном срезе таллома хорошо заметны верхний и нижний эпидермис (рис. 121). В верхнем эпидермисе местами встречаются устьица. Они бочковидной формы и состоят из 4-х рядов клеток, расположенных друг над другом (рис. 122). Замыкающих клеток нет. Устьица служат для вентиляции таллома. Под эпидермисом имеются воздушные камеры. Со дна этих камер поднимаются разветвленные нити – ассимиляторы, состоящие из округлых хлорофиллоносных клеток. Они являются главным ассимиляционным аппаратом маршанции. Ткань таллома под воздушными камерами состоит из широких бесцветных паренхимных клеток. Они нередко заполнены крахмалом и масляными телами. В паренхиме также обнаруживаются слизевые ходы. Они образованы в результате растворения соседних слизевых клеток.

Вегетативное размножение маршанции осуществляется за счет образования выводковых почек, которые развиваются в выводковых корзиночках (рис. 123–124). Сформировавшиеся выводковые почки имеют вид овальных пластинок с выемками по бокам. В выемках расположены точки роста. Каждая выводковая почка имеет одноклеточную

ножку. Во время дождя выводковые почки вымываются из корзиночек и, попав на землю, прорастают, формируя новые талломы.

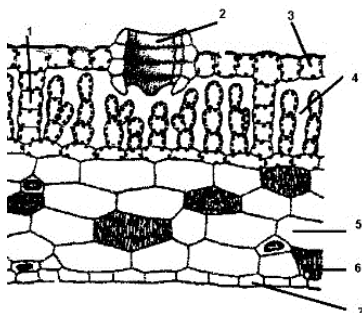


Рис. 121. Анатомическое строение таллома маршанции: 1 – ассимиляторы; 2 – устье; 3 – верхний эпидермис; 4 – воздушная камера; 5 – клетки запасающей крахмал паренхимы; 6 – клетки запасающие масла; 7 – нижний эпидермис

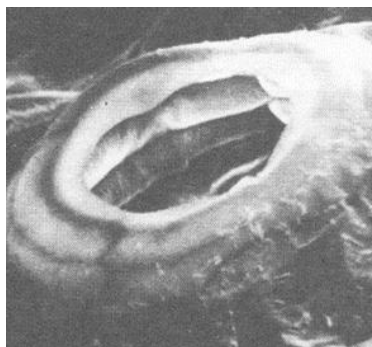


Рис. 122. Внешний вид устья маршанции



Рис. 123. Внешний вид таллома маршанции с выводковыми корзиночками

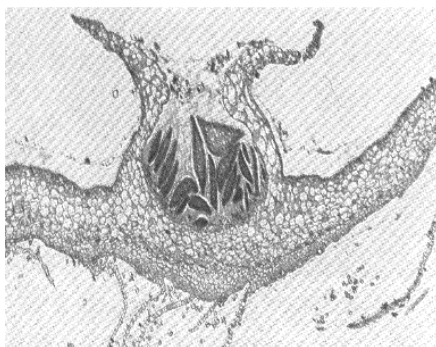


Рис. 124. Поперечный срез таллома маршанции в области выводковой корзиночки (внутри корзиночки видны выводковые почки)

Половое размножение. Маршанция – двудомное растение. На одних ее талломах возникают своеобразные выросты в виде многолопастного диска, расположенного на ножке. Это мужские или антеридиальные

подставки (рис. 125). В верхней части дисков расположены антеридиальные полости, на дне которых развивается по одному антеридию (рис. 126). Содержимое антеридия состоит из сперматогенных клеток, каждая из них образует два двужгутиковых сперматозоида. При созревании антеридий вскрывается наверху щелью. Сперматозоиды во время дождя через канал антеридиальной полости выходят наружу и, активно двигаясь в воде, подплывают к архегониям.

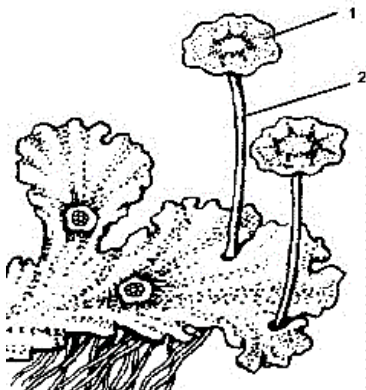


Рис. 125. Таллом маршанции с антеридиальными подставками: 1 – многолопастной диск; 2 – ножка

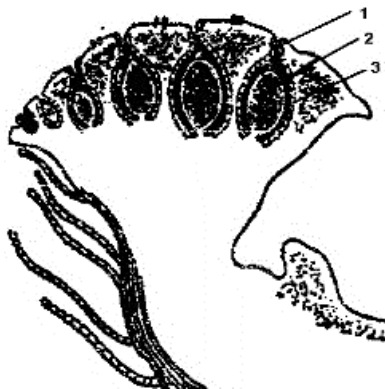


Рис. 126. Поперечный срез антеридиальной подставки маршанции: 1 – антеридиальный канал; 2 – антеридиальная полость; 3 – антеридий

На других талломах маршанции образуются выросты, имеющие ножку, увенчанную многолучевой звездой. Это женские или архегониальные подставки (рис. 127). Архегонии сидят группами между лучами подставки и шейками обращены вниз. Каждая группа архегониев покрыта общим покровом (перихецием), а каждый архегоний частным покровом (перианцием), возникающим в виде кольцевидного валика у его основания. Перихеций и перианций защищают архегонии, а затем и спорогоний от высыхания (рис. 128).

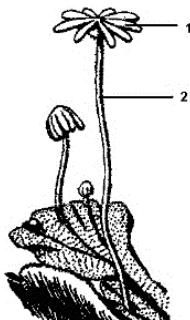


Рис. 127. Таллом маршанции с архегониальными подставками: 1 – многолучевая звезда; 2 – ножка

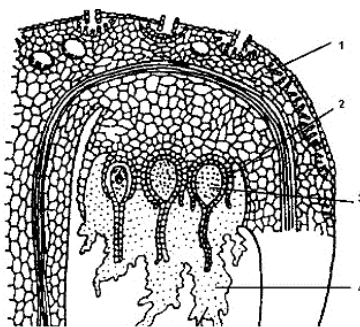


Рис. 128. Поперечный срез через луч архегониальной подставки маршанции: 1 – луч подставки; 2 – перианций; 3 – архегоний; 4 – перихей

Во времени созревания архегония, его шейка на вершине вскрывается, шейковые и брюшная канальцевые клетки ослизняются, и сперматозоиды проникают внутрь архегония. Здесь один из них сливается с яйцеклеткой. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается бесполое поколение маршанции – спорофит, или спорогоний, который состоит из шаровидной коробочки, короткой ножки, расширенной нижней части – гаустории (рис. 129). При помощи гаустории спорогоний внедряется в ткань подставки, то есть гаметофита и всасывает питательные вещества. Коробочка содержит споры и элатеры (рис. 130). Споры образуются при редукционном делении археспориальных клеток. Часть материнских клеток спор вытягиваются, неравномерно утолщают оболочки и принимают вид спиралек, разрыхляющих споровую массу.

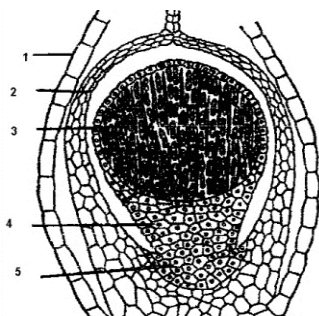


Рис. 129. Спорогоний маршанции: 1 – перианций; 2 – брюшко архегония; 3 – коробочка; 4 – ножка; 5 – гаустория

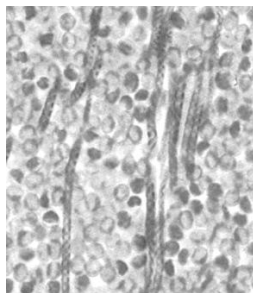


Рис. 130. Споры и элатеры маршанции



Рис. 131. Протонема маршанции с ризоидами

Первоначально спорогоний заключен в брюшке архегония. При созревании коробочки ножка спорангия удлиняется. Коробочка, упираясь в стенку архегония, разрывает ее на верхушке и выносятся ножкой за пределы лучей подставки. Остатки брюшка архегония остаются на коробочке в виде колпачка.

Коробочка вскрывается на верхушке четырьмя створками, после чего споры высыпаются наружу. Элатеры, скручиваясь в сухую погоду и раскручиваясь в сырую, разрыхляют споровую массу. Попад в почву, спора прорастает в пластинчатую протонему, из которой развивается таллом маршанции.

Представители класса листостебельные мхи (Bryopsida) всегда расчленены на стебель и листья. Стебли имеют радиальное строение. На них обычно тесной спиралью расположены листья. Листья всегда цельные, часто с жилкой. Развивающиеся ризоиды всегда многоклеточные. В коробочке развиваются только споры. Большинство видов имеют перистом – особый аппарат, способствующий рассеиванию спор. Протонема обычно хорошо развита и имеет вид длинной, разветвленной нити, реже пластинчатая. Подавляющее большинство представителей класса приурочены к умеренным и холодным областям.

Класс насчитывает более 14,5 тыс. видов, объединенных в три подкласса – сфагновые, андреевые, зеленые.

Типичным представителем подкласса сфагновые являются виды рода сфагнум (*Sphagnum*).

Распространение и внешнее строение. Наиболее широко сфагновые мхи представлены на равнинах в умеренных и холодных областях Северного полушария. Сфагнум растет плотными дернинами.

На растениях хорошо заметны ветви трех типов: верхушечные, торчащие и свисающие. Ассимилирующими являются верхушечные и торчащие ветви; свисающие образуют чехол, способствующий быстрому передвижению воды вдоль стебля (рис. 132).

Веточные листья сфагнума чаще ланцетные. Стеблевые листья по внешнему виду обычно несколько отличаются от веточных листьев. Все листья состоят из одного слоя клеток и не имеют средней жилки.

Взрослые растения лишены ризоидов. Вода всасывается непосредственно стеблем и листьями. Растения в нижней части ежегодно отмира-

ют, а одна из верхушечных ветвей каждого растения продолжает рост стебля вверх.

Отмершие части в силу специфических условий (повышенная кислотность среды, отсутствие кислорода и гнилостных бактерий) разлагаются не до конца, а образуют торф.

Анатомическое строение. Снаружи стебель покрыт многослойным эпидермисом (гиалодермисом), широкие клетки которого мертвые и пустые. В их оболочке имеются крупные отверстия – поры. Клетки эпидермиса быстро всасывают воду, которая легко передвигается вдоль стебля. Под эпидермисом расположен древесинный цилиндр, который придает прочность стеблю. Он состоит из очень узких прозенхимных клеток. В центре расположена паренхима сердцевина (рис. 133).

В анатомической структуре листьев выделяют хлорофиллозные и водоносные (гиалиновые) клетки. Хлорофиллозные клетки – узкие, червеобразные, содержат хлорофилл. Гиалиновые клетки – широкие, бесцветные, заполнены водой. Стенки гиалиновых клеток имеют утолщения и поры (рис. 134).

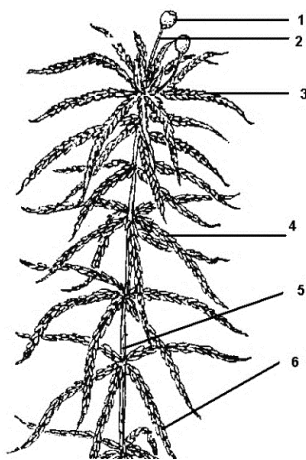


Рис. 132. Внешнее строение сфагнума: 1 – коробочка спорогония; 2 – ложная ножка гаметофита; 3 – верхушечные веточки; 4 – торчащие веточки; 5 – стебель; 6 – свисающие веточки

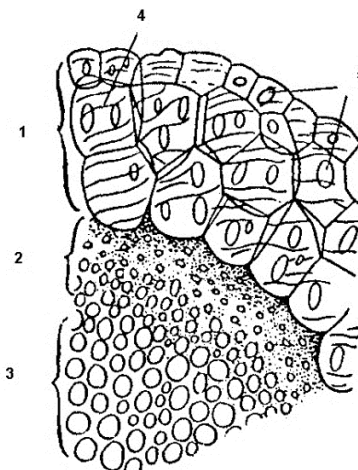


Рис. 133. – Анатомическое строение стебля сфагнума: 1 – гиалодермис; 2 – древесинный цилиндр; 3 – сердцевина; 4 – утолщение оболочек клеток гиалодермиса; 5 – поры

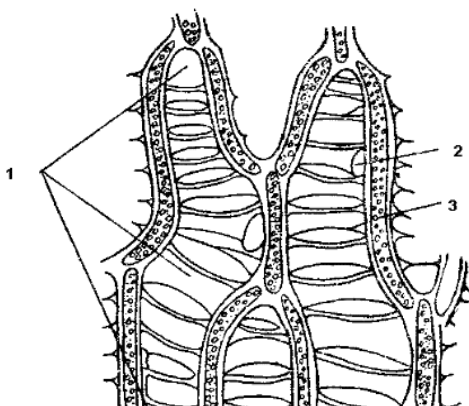


Рис. 134. Анатомическое строение листа сфагнома:

- 1 – гиалиновая клетка; 2 – утолщение оболочек гиалиновых клеток;
3 – хлорофиллозная клетка

Половое размножение. Сфагновые мхи бывают однодомными и двудомными. В верхней части стеблей образуются антеридии и архегонии. Антеридии возникают на оси верхушечных побегов. Они овальные, расположены на длинных ножках. Вскрываются в верхней части путем разрыва своих стенок на ряд лопастей. В каждой антеридии образуется большое количество двужгутиковых сперматозоидов.

Архегонии образуются на верхушке верхушечных и некоторых торчащих веточек в числе 3–5. Они имеют обычное строение. При наличии капельножидкой среды происходит оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается спорогоний, который состоит из шаровидной коробочки и короткой ножки. Ножка с помощью гаустории внедряется в верхушку стебля. Ко времени созревания спорогония верхушка стебля удлиняется и выносит коробочку над покровными листьями. Эта удлиненная часть стебля называется ложной ножкой (рис. 135).

Сверху коробочка покрыта крышечкой. Внутри коробочки имеется колонка. Клетки колонки паренхимные, широкие, стерильные. Сверху над колонкой расположен куполообразный спорангий. В нем образуются споры (рис. 136). Стенка коробочки многослойная, а ее клетки содержат хлорофилл. На ранних стадиях развития молодой спорогоний скрыт в брюшке архегония. По мере роста брюшко растягивается, а затем разрывается в середине. Верхняя часть брюшка вместе с остатками шейки сбрасывается, нижняя же его часть остается в виде небольшой створочки у основания коробочки. К этому времени разрушается колонка и стенка спорангия. Споры оказываются в полости коробочки.

Затем сбрасывается крышечка. Споры при этом высыпаются наружу. Перистома у сфагновых мхов нет. Спора, попав на почву, прорастает. При этом образуется однослойная пластинчатая протонема. На протонеме формируются новые молодые побеги. В отличие от взрослых, молодые гаметофиты сфагновых мхов имеют ризоиды (рис. 137).

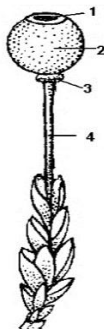


Рис. 135. Внешнее строение спорогония и ложной ножки сфагнома:
1 – крышечка;
2 – коробочка;
3 – апофиза;
4 – ложная ножка гаметофита

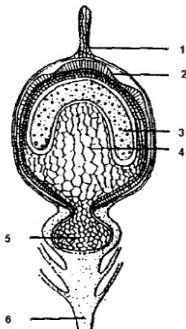


Рис. 136. Анатомическое строение спорогония сфагнома: 1 – крышечка;
2 – стенка коробочки;
3 – спорангий;
4 – колонка; 5 – апофиза;
6 – ложная ножка гаметофита



Рис. 137. Протонема и молодой гаметофит сфагнома: 1 – молодой гаметофит;
2 – пластинчатая протонема; 3 – ризоиды

Из представителей подкласса зеленые мхи типичным является кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune*) (рис. 138).

Распространение и внешнее строение. Кукушкин лен встречается по сырым и заболоченным местам в хвойных и смешанных лесах, на вырубках и просеках, по кустарникам, по окраинам и на кочках торфяных болот. Дерновинки рыхлые, очень мощные, темно-зеленые. Растения достигают 10–40 см в длину. Стебель простой, густо покрыт линейно-шиловидными листьями. В верхней и средней частях стебля листья хорошо развиты, зеленые, в нижней – более мелкие, бурые. Внизу от стебля отходят ржаво-бурые многоклеточные ризоиды.

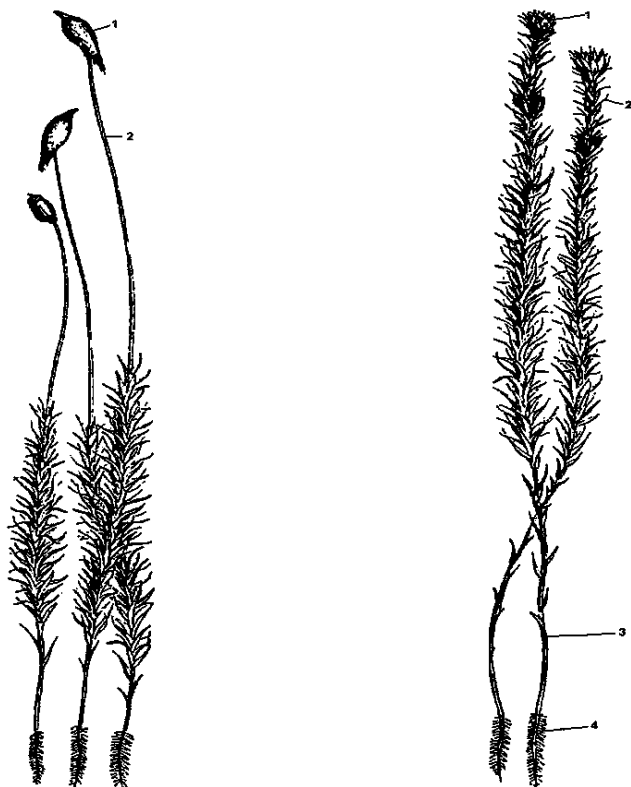


Рис. 138. Кукушкин лен (*Polytrichum commune*):

- А – женское растение: 1 – коробочка спорогония, прикрытая колпачком;
 2 – ножка спорогония. Б – мужское растение: 1 – розетка верхушечных листьев;
 2 – линейно-шиловидный лист; 3 – стебель; 4 – ризоиды

Анатомическое строение. В центре стебля расположен концентрический пучок, состоящий из клеток аналогичных ксилеме. За ксилемой в 1–2 слоя расположено крахмалоносное влагалище. За ним кольцом расположены несколько слоев клеток, проводящих органические вещества. Ближе к периферии располагается кора. Она состоит из клеток периферической механической ткани и внутренней паренхимы, пронизанной листовыми следами. Снаружи стебель покрыт эпидермисом, не содержащим устьиц (рис. 139).

Листья состоят из многих слоев клеток, имеют хорошо выраженную среднюю жилку. Они покрыты верхним и нижним эпидермисом. На верхней стороне листа расположены пластинчатые выросты, состоящие из одного ряда клеток.

Это ассимиляторы. Клетки их зеленые, содержат хлорофилл. Совокупность ассимиляторов увеличивает фотосинтезирующую поверхность листа. Под эпидермисом в толще листа располагаются сильно утолщенные клетки механической ткани, а под ними тонкостенная паренхима (рис. 140).

В средней части листа проходит жилка, состоящая из ряда крупных клеток, называемых указателями. Они легко впитывают воду в сырую погоду. Эти клетки окружены слоем водоносных клеток — гидроидов, и вторым слоем клеток с утолщенными оболочками — стереидами.

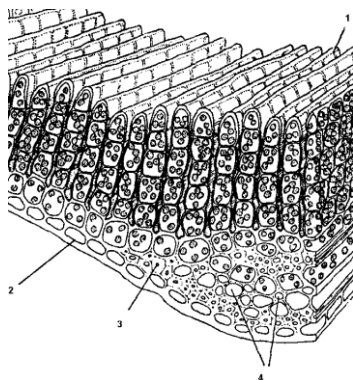


Рис. 140. Анатомическое строение листа *Polytrichum commune*: 1 — ассимиляторы; 2 — нижний эпидермис; 3 — клетки механической ткани; 4 — проводящий пучок

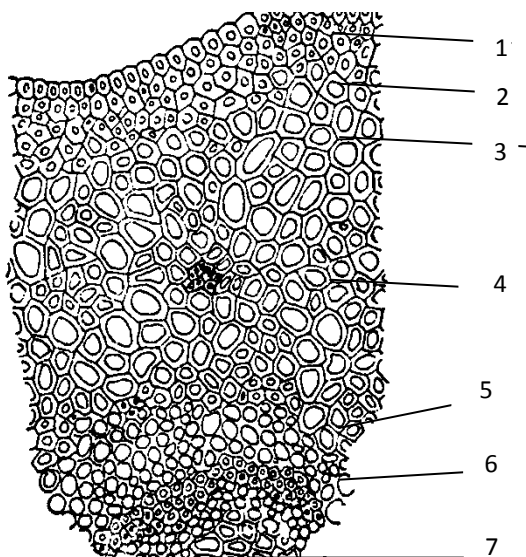


Рис. 139. Анатомическое строение стебля *Polytrichum commune*: 1 — эпидермис; 2 — клетки механической ткани; 3 — клетки коры; 4 — листовый след; 5 — ткань аналогичная флоэме; 6 — крахмалоносное влагалище; 7 — ткань аналогичная ксилеме

Когда клетки-указатели наполнены водой, они, разбухая, растягивают пластинку листа в поперечном направлении, и лист становится плоским. Теряя воду, в этих клетках снижается тургор, и лист сворачивается в трубку.

Половое размножение. Кукушкин лен обыкновенный – двудомное растение. На верхушках одних стеблей образуются антеридии, на верхушках других – архегонии. Те и другие собраны группами и окружены верхушечными листьями. Архегонии имеют обычное строение и состоят из брюшка и длинной шейки (рис. 141), а также мешковидную форму (рис. 142). Они расположены на короткой многоклеточной ножке и покрыты однослойной стенкой. Между антеридиями располагаются парафизы – особые листья, способные улавливать и удерживать влагу. В каждом антеридии образуется большое количество сперматогенных клеток. Каждая из них дает начало одному двужгутиковому сперматозоиду. Антеридии вскрываются в дождливую погоду щелью на верхушке, при этом сперматозоиды выходят наружу.

При наличии капельножидкой среды происходит оплодотворение. После оплодотворения из зиготы развивается спорогоний (рис. 143–144). Зрелый спорогоний состоит из коробочки и длинной ножки. При помощи гаустории спорогоний внедряется в ткань верхушки стебля (гаметофита), от которого и получает необходимые питательные вещества. Первоначально спорогоний скрыт внутри брюшка архегония. Затем ножка сильно вытягивается, и коробочка разрывает брюшко архегония. Верхняя часть брюшка выносится вверх в виде волосистого колпачка (калиптры), одевающего коробочку и защищающего ее от высыхания. Ко времени созревания коробочки колпачок сбрасывается.

Зрелая коробочка состоит из средней расширенной части – урночки, расположенной у основания коробочки апофизы и верхней части – крышечки. Стенки коробочки содержат хлорофилл. Внутри от основания коробочки вверх поднимается колонка – тяж бесплодных, паренхимных клеток. Колонка в верхней части расширяется, образуя на границе крышечки и урночки тонкую пластинку – эпифрагму. Вокруг колонки расположен спорангий. В спорангии развиваются многочисленные мелкие споры.

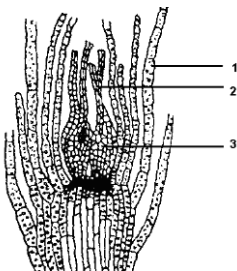


Рис. 141. Верхняя часть женского растения *Polytrichum commune*:
1 – листья; 2 – шейка архегония;
3 – брюшко архегония

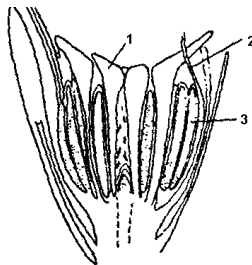


Рис. 142. Верхняя часть мужского растения *Polytrichum commune*:
1 – парафизы; 2 – листья;
3 – антеридии

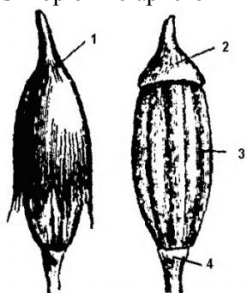


Рис. 143. Внешнее строение спорогония *Polytrichum commune*:
1 – колпачок; 2 – крышечка;
3 – урночка; 4 – апофиза

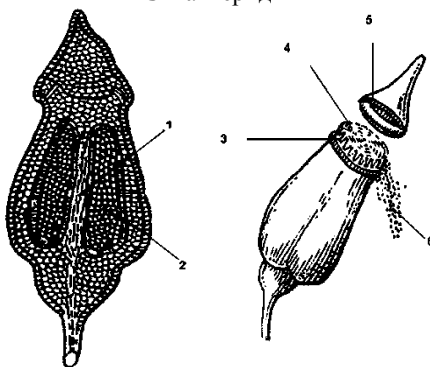


Рис. 144. Внутреннее строение спорогония *Polytrichum commune*:
1 – колонка; 2 – спорангий; 3 – зубцы перистомы; 4 – эпифрагма; 5 – кольцо;
6 – споры

В верхней части урночки, на границе ее с крышечкой, развивается кольцо. Клетки кольца имеют неравномерно утолщенные стенки. При высыхании коробочки по кольцу происходит отделение крышечки от урночки и она сбрасывается. При отделении крышечки вход в урночку закрыт эпифрагмой. Ко времени созревания спор колонка и стенка спорангия разрушаются. В результате споры оказываются расположенными в полости коробочки. Высыпанию спор наружу способствует перистом – совокупность зубцов расположенных вокруг урночки. Зубцы перистомы очень гигроскопичны. Во влажную погоду они набухают и заворачиваются внутрь коробочки, прижимая набухшую эпифрагму к стенкам урночки. В результате этого вход в коробочку закрывается, и вода не попадает внутрь. Это предохраняет споры от преждевременного прорастания

внутри коробочки. В сухую погоду зубцы перистомы теряют влагу, выпрямляются и отгибаются наружу. Эпифрагма ссыхается. Тогда через отверстия между эпифрагмой и зубцами перистомы при покачивании коробочки ветром, споры высыпаются наружу. Спора, попав в благоприятные условия, прорастает, давая начало нитчатой протонеме, на которой развивается листостебельный гаметофит.

ПЛАУНООБРАЗНЫЕ (*LYCOPODIOPHYTES*)

Плаунообразные – это древнейшая группа высших споровых растений. В настоящее время они представлены сравнительно небольшим числом видов, участие которых в сложении растительного покрова незначительно. Все современные представители отдела – многолетние травянистые растения. Наиболее характерная их особенность – микрофиллия, под которой понимают относительно мелкие размеры листьев, их простое анатомическое строение.

Для большинства плауновидных характерно спиральное расположение листьев, но иногда листья сидят супротивно или мутовчато. Возле основания листа некоторых плауновидных, на их внутренней обращенной к оси поверхности имеется небольшой погруженный в ямку вырост – язычок или лигула. Подземные части побегов у одних плаунообразных имеют вид типичного корневища с придаточными корнями; у других образуют своеобразный орган, называемый ризофором, несущий расположенные по спирали корни. Корни плауновидных придаточные.

Надземные и подземные побеги нарастают с помощью верхушечных меристем, инициальные клетки которых со временем теряют способность делиться, поэтому плаунообразные обладают ограниченным ростом.

Спорофиллы образуют на стебле спороносную зону, иногда собраны в стробилы. Спорангии одиночные. Гаметофиты разноспоровых плаунов однополые, не зеленые, развиваются обычно в течение нескольких недель за счет питательных веществ, содержащихся в споре. Гаметофиты равноспоровых видов обоеполые, ведут сапрофитный или полусапрофитный образ жизни и развиваются в течение 1–15 лет.

Половые органы представлены антеридиями и архегониями. В антеридиях развиваются дву- или многожгутиковые сперматозоиды, в архегониях – яйцеклетки. Оплодотворение осуществляется при наличии капельножидкой среды. Из зиготы вырастает новое бесполое растение – спорофит.

Отдел объединяет два класса: *плауновые* и *полушишниковые*.

Класс *плауновые* (*Lycopodiopsida*) представлен равноспоровыми видами, не имеющими в основании листа лигулы. Класс объединяет три

порядка: астероксиловые, дрепанофикусовые, плауновые. Представители первых двух порядков известны по палеоботаническим материалам. Из порядка плауновые типичным представителем является плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*).

Распространение и внешнее строение. Плаун булавовидный встречается по опушкам смешанных лесов, кустарникам, на лугах. Это многолетнее растение с дихотомически ветвящимися стелющимися (до 3 м) и восходящими (до 20 см) побегами (рис. 145). От стелющихся побегов отходят боковые корни.

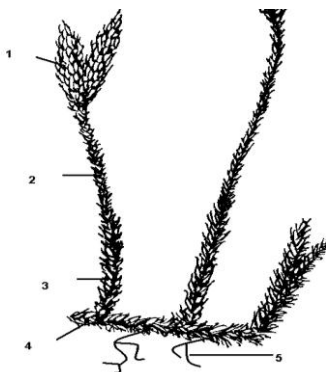


Рис. 145. Внешнее строение (*Lycopodium clavatum*):

1 – спороносный колосок; 2 – ножка спороносного колоска; 3 – восходящий побег; 4 – стелющийся побег; 5 – боковые корни

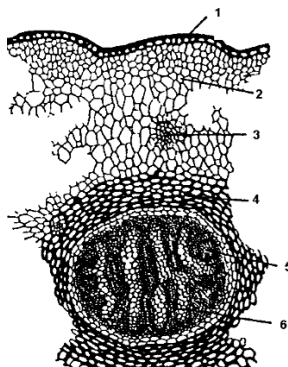


Рис. 146. Анатомическое строение стебля (*Lycopodium clavatum*):

1 – эпидермис; 2 – кора; 3 – листовые следы; 4 – эндодерма; 5 – флоэма; 6 – ксилема

Стелющиеся и восходящие побеги несут расположенные по спирали листья. Листья мелкие, линейно-шиловидные.

Анатомическое строение. Снаружи стебель покрыт эпидермальными клетками с устьицами. Далее располагается ассимиляционная ткань, образующая кору. Кора пронизана листовыми следами. Внутренний слой коры представлен эндодермой, за которой располагается перицикл, а в центре – ксилема (представлена трахеидами), окруженная флоэмой (представлена ситовидными трубками) и паренхимными клетками. Таким образом, центральная часть стебля построена по типу плектостелы (рис. 146).

Боковые корни имеют корневые волоски и в базальной части устроены подобно стеблю. По мере заглубления корня в почву, его анатомическое строение меняется в связи со спецификой среды обитания.

Листья узкие с одной жилкой и устьицами в эпидермисе. Мезофилл листа многослойный с межклетниками.

Размножение. В середине лета у плауна булавовидного на верхушках восходящих побегов образуются спороносные колоски. На оси колоска, налегая друг на друга, расположены спорофиллы. Они значительно мельче вегетативных листьев и отличаются от них по форме и цвету (рис. 147). Они треугольно-яйцевидные, заостренные, желтые. На верхней стороне спорофиллов располагаются спорангии. Зрелый спорангий имеет почковидную форму и прикрепляется к спорофиллу короткой ножкой. В спорангии из спорогенной ткани в результате редукционного деления развивается большое количество совершенно одинаковых, мелких спор (рис. 148). Зрелые спорангии вскрываются поперечной трещиной. К этому времени ось колоска несколько разрастается, соседние спорофиллы раздвигаются, и споры легко высыпаются из спорангиев наружу. Попадая на землю, спора через 3–8 лет прорастает, образуя подземный заросток. Зрелый заросток по форме напоминает игрушечный волчок. Он бесцветный, лишен хлорофилла и самостоятельно питаться не может. Снаружи заросток покрыт эпидермисом. Снизу и с боков заростка отходят ризоиды. Вглубь за эпидермисом расположены слои клеток, содержащие гифы гриба, формирующие эндотрофную микоризу. За ним расположен слой палисадных клеток, а глубже – запасная ткань, в клетках которой накапливается крахмал. Середина заростка представлена паренхимной тканью. На верхушке заростка образуются антеридии и архегонии (рис. 149).

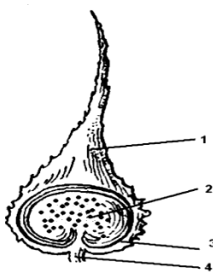


Рис. 147. Строение спорофилла *Lycopodium clavatum*:
1 – спорофилл;
2 – споры;
3 – спорангий;
4 – ножка спорофилла

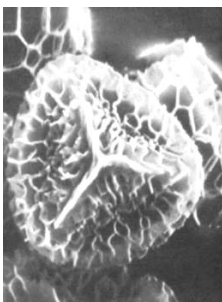


Рис. 148. Внешний вид споры *Lycopodium clavatum*

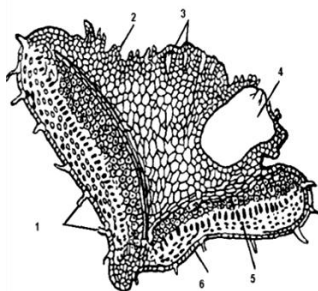


Рис. 149. Строение заростка *Lycopodium clavatum*:
1 – ризоиды; 2 – эпидермис;
3 – антеридии; 4 – архегонии;
5 – палисадная паренхима;
6 – гифы гриба

Антеридии целиком погружены в ткань заростка. В них из сперматогенной ткани развиваются мелкие двужгутиковые сперматозоиды. Архегонии брюшком погружены в заросток, а их шейки возвышаются над его поверхностью. Зрелый архегоний вскрывается на верхушке. При наличии капельножидкой среды, внутрь архегония проникают сперматозоиды. Один из них сливается с яйцеклеткой. В процессе оплодотворения образуется зигота. При первом делении зиготы образуются верхняя и нижняя клетки. Верхняя клетка называется подвеском и обычно больше не делится. С помощью подвеска зародыш всасывает питательные вещества из ткани заростка. Нижняя клетка многократно делится и дает начало зародышу. Прорывая ткань заростка, зародыш постепенно развивается, образуя молодое растение. Заростки развиваются медленно. От прорастания спор до формирования молодого спорофита проходит от 15 до 18 лет.

Класс *полушниковые (Isoetopsida)* объединяет преимущественно разнospоровые растения. Обычным видом из представителей этого класса, встречающимся в реках и озерах Атлантической, Средней и Восточной Европы, Скандинавии, Западной Сибири и Северной Америки, является полушник озерный (*Isoetes lacustris*) (рис. 150–151). Во флоре Беларуси данный вид занесен в Красную книгу.

Распространение и внешнее строение. Полушник озерный встречается в прибрежных зонах или на песчаном дне олиготрофных озер со слабокислой и часто ультрапресной очень прозрачной водой. Стебель этого вида достигает 8–25 см в длину, луковичеобразно утолщенный, к основанию двулопастной. Верхушка стебля несет листовые зачатки и заканчивается точкой роста. Расширенное лопастное основание стебля соответствует ризофору, а верхняя часть, от которой отходят листья, является собственно стеблем. От ризофора отходят многочисленные корни. Выше на стебле расположены листья. Они внизу расширены, а к верху суживаются и становятся шиловидными. Внутри листьев, почти по всей длине, проходят четыре воздухоносных канала. По направлению к центру стебля, листья уменьшаются в размерах.

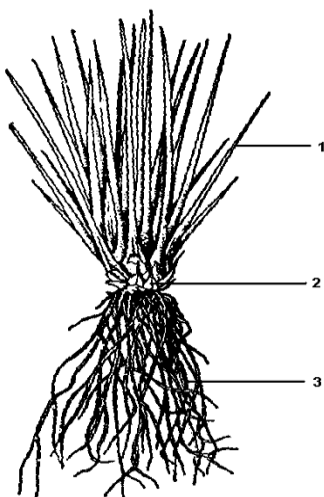


Рис. 150. Внешнее строение *Isoetes lacustris*:
1 – листья; 2 – стебель;
3 – корни

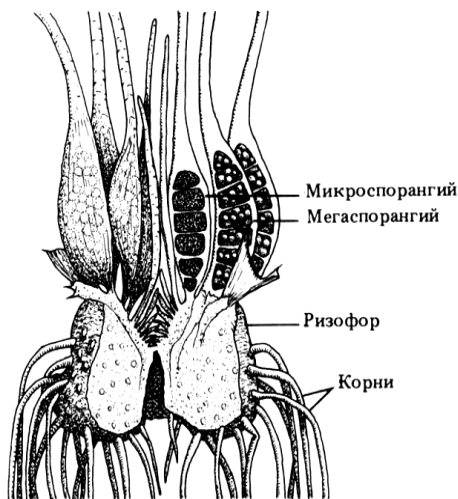


Рис. 151. Схема строения *Isoetes lacustris*

Анатомическое строение. Во внутреннем строении стебля хорошо развита цилиндрическая стела. Она расширяется книзу и образует две или три лопасти, от которых отходят пучки, направляющиеся в корни. От верхней части стелы отходят ответвления, идущие в листья. Стела окружена широким кольцом коры. В паренхиме, окружающей стелу, имеется прослойка меристемы, аналогичная камбию. Камбий откладывает наружу паренхимные клетки, а внутрь – смешанную проводящую ткань, состоящую из мелких трахеид и ситовидных клеток. В результате деятельности камбия стебель полушника нарастает в толщину.

Размножение. Наружные листья полушника являются мегаспорофиллами, срединные – микроспорофиллами, внутренние – вегетативными. На зиму спорофиллы отмирают, а сохраняющиеся вегетативные листья на следующий год становятся спорофиллами. На внутренней стороне расширенного основания спорофиллов, в небольшой ямке развиваются микро- или мегаспорангии. Они расположены по одному, прикрепляясь ко дну ямки короткой ножкой. Ткань листа по краю ямки разрастается в пленчатое образование, нависающее над спорангием. Над ямкой расположен язычок. Он луковичеобразно утолщен у основания.

Спорангии имеют однослойную стенку. Внутри спорангия, от одной стенки к другой развиваются перекладки, состоящие из нескольких слоев паренхимных клеток. Они являются как бы распорками, не позволяющими стенкам спорангия спадаться. В микроспорангиях развиваются мелкие микроспоры, а в мегаспорангиях – крупные мегаспоры (рис. 152).

Микроспора прорастает в сильно редуцированный мужской заросток. Он состоит из одной проталлиальной клетки, двух сперматогенных клеток и четырех клеток стенки антеридия. Каждая сперматогенная клетка дает по одному многожгутиковому сперматозоиду.

Мегаспора прорастает в многоклеточный женский заросток, который не покидает оболочки мегаспоры. На его верхнем конце образуется несколько архегониев. Из оплодотворенной яйцеклетки образуется зигота, которая развивается в зародыш. Он состоит из ножки, стебелька, листочка и зачатка корня. Разрастаясь, зародыш разрушает оболочку мегаспоры и вываливается наружу. Укоренившись, растение переходит к самостоятельной жизни.

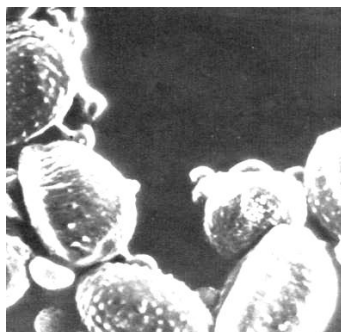


Рис. 152. Мегаспоры и микроспоры (*Isoetes lacustris*)

ХВОЩЕОБРАЗНЫЕ (*EQUISETOPHYTES*)

Хвощевидные – отдел высших споровых растений. Для представителей отдела характерно наличие побегов, состоящих из четко выраженных узлов и междоузлий с расположенными мутовками листьями. К хвощевидным принадлежат как травянистые растения со стеблями от нескольких сантиметров до нескольких метров, так и древовидные (вымершие), иногда достигавшие высоты более 15 м. Хвощевидные обладают признаками как гигрофитов (слабое развитие проводящих тканей и хорошо развитая азренхима), так и ксерофитов (погруженные под поверхность эпидермиса замыкающие клетки устьиц, закрытые устьица на старых

участках стебля, хорошо развитая механическая ткань, фотосинтезирующие стебли, редукция листьев). Проводящая система стебля состоит из чередующихся между собой на протяжении стебля участков различного строения. Проводящие элементы ксилемы представлены трахеидами разного типа или сосудами. Флоэма представлена ситовидными элементами и паренхимными клетками.

Для репродуктивных органов хвощевидных характерно наличие стробилов и лишь у некоторых вымерших представителей – спороносных зон. У современных хвощей органы, несущие спорангии, имеют щитовидную форму и называются спорангиофоры. Подавляющее большинство хвощевидных – равноспоровые растения, и лишь некоторые ископаемые формы были разнospоровыми. Гаметофиты ныне живущих хвощевидных представлены одно- или обоеполыми недолговечными, зелеными пластинчатыми заростками величиной в несколько миллиметров. В антеридиях развиваются многожгутиковые сперматозоиды, в архегониях – яйцеклетки. Оплодотворение совершается при наличии капельножидкой влаги. Из зиготы без периода покоя вырастает новое бесполое поколение – спорофит.

Подавляющее большинство хвощевидных довольно широко распространены на Земле. Однако Южное полушарие намного беднее ими, чем Северное. Совсем нет аборигенных видов хвощевидных в Австралии, Новой Зеландии и тропической Африке.

Отдел объединяет как вымерших, так и ныне живущих представителей, имеющих единый тип строения спорангиофоров и анатомической структуры стебля. Из ныне живущих типичным представителем отдела является хвощ полевой (*Equisetum arvense*).

Распространение и внешнее строение. Встречается вдоль дорог и, как сорняк, на полях и огородах. Весной от корневища этого вида вырастают бурые неветвящиеся побеги, несущие на верхушке один спороносный колосок. После того, как зрелые споры выпадают из спорангиев, спороносные побеги отмирают, а из этого же корневища вырастают зеленые, сильно ветвящиеся побеги, растущие все лето (рис. 153).

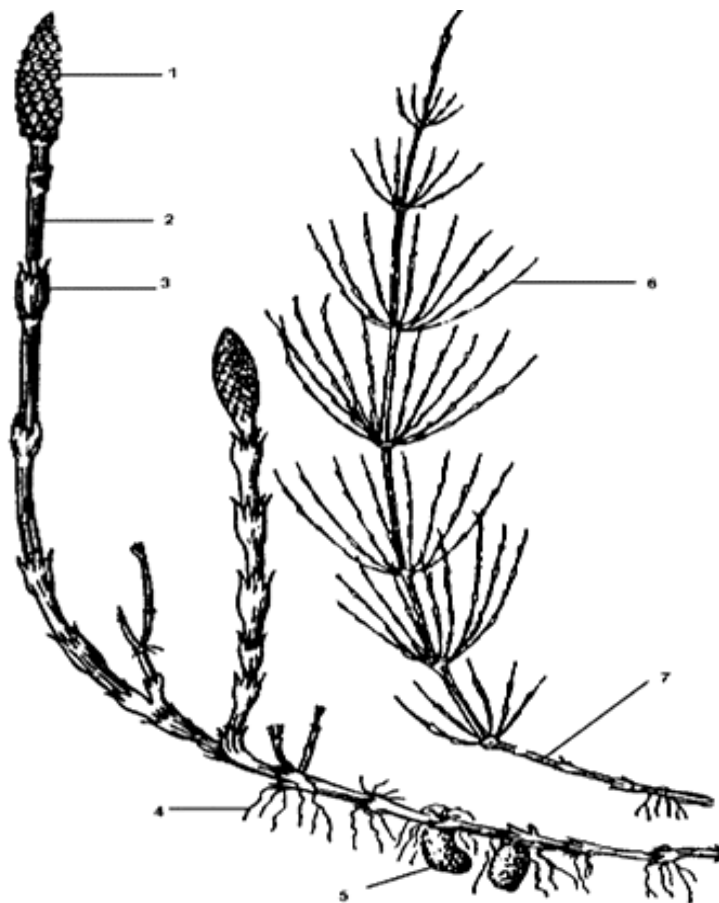


Рис. 153. Внешнее строение *Equisetum arvense*: 1 – спороносный колосок; 2 – спороносный побег; 3 – мутовка листьев; 4 – боковые корни; 5 – клубеньки; 6 – боковые веточки; 7 – вегетативный побег

Анатомическое строение стебля. Снаружи стебли покрыты эпидермисом с устьицами. Под эпидермисом в области ребер находится склеренхима, а под ложбинками – ассимиляционная ткань, далее эндодерма и перицикл. Проводящие пучки закрытые, коллатеральные, расположены кольцом. Камбия нет. В стебле много воздухоносных полостей: валекулярные – под ложбинками, каринальные – напротив ребер, центральная – в центре стебля. Такое строение стебля характерно для междоузлий. В узлах, боковых ветвях и корневищах полости заполнены паренхимой (рис. 154).

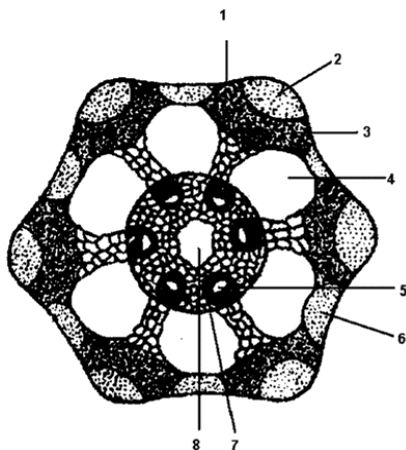


Рис. 154. Анатомическое строение стебля *Equisetum arvense*:

1 – эпидермис; 2 – механическая ткань; 3 – кора; 4 – валекулярная полость; 5 – каринальная полость; 6 – хлоренхима; 7 – проводящий пучок; 8 – центральная полость

Размножение. Колоски хвоща состоят из многочисленных спорангиофоров, собранных мутовками на оси (рис. 155). Спорангиофоры состоят из ножки и расположенного на ее верхушке щитовидного диска, обычно имеющего шестигранную форму. На нижней стороне диска, вокруг ножки, располагаются мешковидные спорангии (рис. 156).

Зрелые спорангии имеют однослойную стенку. Спорангиофоры в колоске плотно прилегают друг к другу. Ко времени созревания спорангиев ось колоска несколько разрастается, и мутовки спорангиофоров раздвигаются. Спорангии при этом вскрываются продольной трещиной и споры высыпаются наружу. Споры имеют три оболочки: эндо-, мезо- и экзоспорий. Наружные оболочки споры имеют разрывы в виде гигроскопичных лент (рис. 157). Они разрыхляют споровую массу.

Попав на землю, споры прорастают в заросток. Заросток хвоща имеет вид зеленой, многократно рассеченной пластинки с ризоидами на нижней стороне (рис. 158). На верхней стороне пластинки развиваются половые органы. Несмотря на то, что споры морфологически одинаковы, антеридии и архегонии, как правило, возникают на разных заростках. Считают, что это связано с влиянием различных факторов окружающей среды на прорастающие споры. Это явление также можно объяснить как отголосок морфологической разнospоровости предков хвощей.

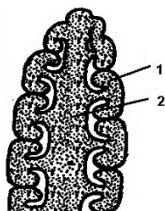


Рис. 155. Строение спороносного колоска *Equisetum arvense*:
1 – спорангиофор; 2 – ось спороносного колоска

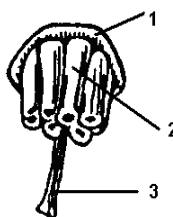


Рис. 156. Строение спорангиофора *Equisetum arvense*: 1 – щиток; 2 – спорангии; 3 – ножка

Антеридии погружены в ткань заростка. В каждом из них развиваются многожгутиковые сперматозоиды. Архегонии состоят из шейки, возвышающейся над заростком и брюшка, погруженного в ткань заростка. В брюшке развивается яйцеклетка. Оплодотворение осуществляется в сырую погоду. Зигота делится поперечной перегородкой на две клетки, каждая из которой делится еще на четыре клетки. Из верхнего четырехклеточного комплекса одна срединная клетка опережает в своем развитии остальные три, формируя стебель, а три боковые клетки образуют мутовку из трех листьев. Из нижнего четырехклеточного комплекса три клетки формируют гаусторию, а из четвертой развивается корень.

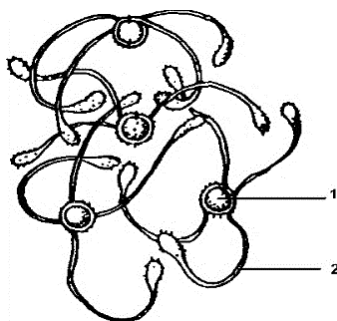


Рис. 157. Споры (1) *Equisetum arvense* с гигроскопическими элатерами (2)

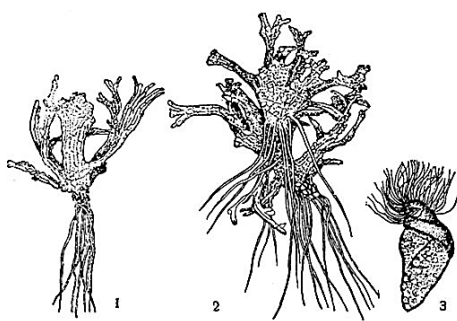


Рис. 158. Гаметофит *Equisetum arvense*:
1 – мужской заросток; 2 – женский заросток; 3 – сперматозоид

ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ (*POLYPODIOPHYTA*)

Папоротникообразные – одна из древних групп высших споровых растений. Современные папоротники насчитывают более 10 тыс. видов,

большая часть которых, резко отличающихся по образу жизни и жизненным формам, встречается в тропиках. Большинство видов многолетние растения. По размерам варьируют от древовидных форм высотой 25–30 м до крошечных растений в несколько мм. У большинства современных видов проводящая система стебля в виде диктиостелы, однако ход морфогенеза у различных видов различен. Листья – вайи, на первых этапах развития улиткообразно свернуты, взрослые – перистые (реже цельные или пальчатые), длиной от 2–4 мм до 10–15 м. Вайи совмещают функции фотосинтеза и спороношения, но у некоторых видов дифференцированы на стерильные и фертильные. Характерная особенность вай – верхушечный рост, что свидетельствует об их осевом происхождении. Большинство видов папоротников равноспоровые растения. Спорангии большинства современных видов мелкие, сгруппированы в сорусы, с небольшим числом спор. Исключение составляют некоторые древние виды, у которых спорангии крупные, сростаются в синангии с большим числом спор.

Большое биологическое значение у папоротников имеет защита сорусов. В простейшем случае сорусы прикрываются загибающимся вниз краем вайи. У более специализированных видов формируется особое покрывало – индузий. Индузий возникает в результате локального разрастания плаценты, либо поверхностных тканей вайи. Механизмы вскрывания спорангиев многообразны. Зрелые споры выбрасываются наружу благодаря резкому разрыву клеток в участке спорангия, который называется стомий. В оболочке каждого спорангия находится особый тип клеток с неравномерно утолщенными стенками – кольцо или аннулюс. Сжатие клеток кольца вызывает разрыв клеток стомия, а следующее за тем распрямление стенок спорангия – разбрасывание спор.

Для папоротников характерны разные варианты прорастания спор и хода морфогенеза гаметофитов. У равноспоровых растений развиваются обоеполые гаметофиты, представляющие собой тонкие, зеленые, недолговечные пластинки до 5 мм, чаще сердцевидной формы. На нижней стороне таких гаметофитов под влиянием специфического гормона антеридиогена формируются антеридии. Немного позднее на верхней части пластинки гаметофита развиваются архегонии. Не одновременное развитие антеридиев и архегониев способствует перекрестному оплодотворению. У некоторых тропических форм гаметофиты долгоживущие (до 10–15 лет), лентовидной или нитчатой формы, способные размножаться вегетативно выводковыми почками – геммами. Из спор разноспоровых папоротников развиваются сильно редуцированные мужские и женские гаметофиты.

Систематика папоротникообразных связана с большими трудностями в силу большого разнообразия строения вегетативных и генеративных органов. Поэтому составить перечень признаков, выдержанных в пределах таксона, очень трудно. Отсюда крайняя нестабильность их системы, а попытка

привнести в классификацию определенность путем обращения к палеоботаническому материалу и филогенетическим гипотезам пока не удается.

Типичным представителем разноспоровых папоротников является орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*).

Распространение и внешнее строение. Орляк обыкновенный космополитно распространен по всему Земному шару и встречается по опушкам и окраинам смешанных и сосновых лесов. Стебель этого вида представлен подземным, длинным корневищем с отходящими вниз черными корнями несущими корневые волоски.

От каждого узла корневища, вверх отходят крупные длинночерешковые вайи с тройчатой пластинкой, каждая доля которой в свою очередь имеет перистое рассечение (рис 159).

Анатомическое строение корневища. В центре корневища развиваются два крупных проводящих пучка. За ними к периферии хорошо выражены два полукольца механической ткани. За механической тканью расположены многочисленные мелкие пучки и один крупный. Пучки погружены в паренхимную ткань коры, которая дифференцирована на наружную и внутреннюю. Снаружи корневище покрыто эпидермисом.

Проводящие пучки орляка закрытые, концентрические. От слоя коры каждый пучок отделен слоем эндодермы с пропускными клетками. Далее к центру располагаются перецикл, флоэма и ксилема (рис. 160).



Рис. 159. Внешнее строение *Pteridium aquilinum*

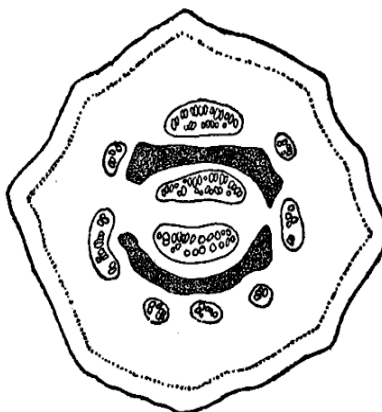


Рис. 160. Схема анатомического строения корневища *Pteridium aquilinum*

Таким образом, проводящая система корневища представляет собой полициклическую диктиостелу, которая, наряду с трахеидами, содержит и настоящие сосуды.

Размножение. Спорангии орляка обыкновенного собраны в сорусы. Сорусы возникают по краю перышек вай в виде непрерывной линии (рис. 161). Край перышка при этом загибается внутрь и закрывает спорангии. С внутренней стороны края перышка формируется слаборазвитое внутреннее покрывальце. Оно имеет вид непрерывной или разорванной пленки, или немногочисленных волосков. При вскрывании спорангия, споры высыпаются и разносятся ветром. В благоприятных условиях споры прорастают, формируя заросток (гаметофит). Он представляет собой небольшую зеленую многоклеточную пластинку сердцевидной формы, состоящую из клеток с гаплоидным набором хромосом (рис. 162).

На нижней стороне заростка образуются ризоиды, антеридии и архегонии. В гаметангиях формируются сперматозоиды и яйцеклетки. Антеридии вскрываются при наличии капельножидкой влаги между гаметофитом и субстратом. Многожгутиковые сперматозоиды подплывают к архегониям и один из них оплодотворяет яйцеклетку. Возникшая зигота сразу начинает делиться. Молодой зародыш растет и дифференцируется непосредственно во взрослый спорофит. После укоренения молодого спорофита в почве гаметофит разрушается.



Рис. 161. Нижняя сторона вай *Pteridium aquilinum* с подогнутыми краями перышек

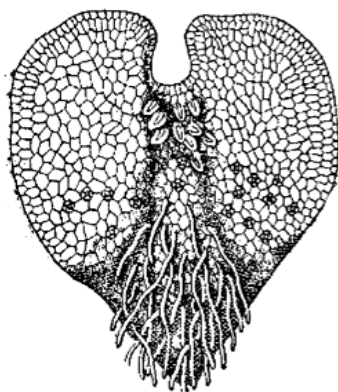


Рис. 162. Заросток *Pteridium aquilinum*

Из разноспоровых папоротникообразных типичным представителем во флоре Беларуси является сальвиния плавающая (*Salvinia natans*).

Распространение и внешнее строение. Сальвиния плавающая распространена в Европе, на Кавказе, в Средней Азии, Сибири, на Дальнем Востоке. В Беларуси данный вид является редким и занесен в Красную книгу. Встречается на мелководьях в пресных стоячих и малопроточных

хорошо прогреваемых водоемах: пойменные озера, речные заводи и протоки, старицы, пруды.

В строении этого растения резко выражены признаки приспособления к водному образу жизни: редуцирована проводящая ткань, поверхность листовых пластинок имеет восковый налет, способствующий удалению воды, плохо развита механическая ткань, в стеблях и листьях много воздушных полостей.

Это не крупное растение до 20 см в длину, обладает ветвящимся тонким стеблем, плавающим на поверхности воды. На стебле мутовками по три расположены листья. Плавающие листья овальные зеленые, расположены в мутовке по два. Погруженные в воду листья корневидно рассеченные, располагаются в мутовке по одному и погружены в воду (рис. 163). Все листья густо покрыты твердыми волосками (рис. 164–165).

Корневидно рассеченные листья выполняют функции всасывания воды и якоря, удерживающего растение в одном положении. При дыхании эти листья также выделяют пузырьки углекислого газа, которые задерживаются между волосками и уменьшают удельный вес растений.

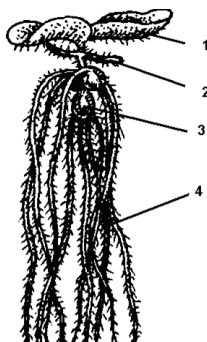


Рис. 163. Внешнее строение *Salvinia natans*):

- 1 – плавающий лист;
- 2 – стебель; 3 – сорус;
- 4 – подводный лист

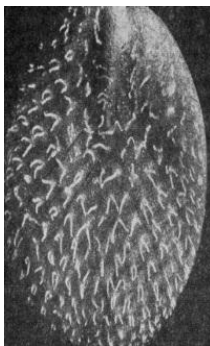


Рис. 164. Внешнее строение плавающего листа *Salvinia natans*



Рис. 165. Внешнее строение подводного листа *Salvinia natans*

Анатомическое строение. Плавающий ветвистый стебель сальвинии устроен по типу сифоностелы с древесиной, состоящей из немногих лестничных или спиральных трахеид и лубом – из ситовидных трубок и паренхимных клеток. Концентрический пучок развит слабо, а кора имеет большие воздушные полости. Перицикл и эндодерма выражены слабо. В плавающих листьях также много воздушных полостей.

Размножение. У основания подводных листьев сальвинии, на коротких боковых разветвлениях, образуются сорусы. Они закрыты шаровидным двухслойным индузием. Все сорусы имеют одинаковые размеры, но внутри содержат различные спорангии. В микросорусах в большом количестве развиваются мелкие шаровидные микроспорангии. В мегасорусах формируются более крупные яйцевидно-овальные мегаспорангии (рис. 166).

Спорангии имеют однослойную стенку, лишенную кольца. Выстилающий слой спорангия – тапетум, формируется из периферических археспориальных клеток. К моменту созревания спор тапетум расплывается и становится пенистым. После его затвердевания образуется легкая пористая масса – массула, в которую погружены споры.

Споры возникают из клеток археспориальной ткани, расположенных в центре спорангиев. В каждом микроспорангии развивается обычно 64 микроспоры, в мегаспорангии – 32 мегаспоры, но полного развития достигает лишь одна мегаспора.

Сорусы перезимовывают на дне водоема. Весной, после сгнивания оболочек сорусов, микро- и мегаспорангии всплывают на поверхность. Микроспора прорастает в сильно редуцированный мужской заросток, не покидающий оболочки микроспоры. Мужской гаметофит состоит из двух проталлиальных клеток и двух сильно редуцированных антеридиев (рис. 167). Каждый антеридий состоит из двух клеток стенки и одной сперматогенной клетки. Сперматогенная клетка делится, образуя четыре многожгутиковых сперматозоида. Всего, таким образом, мужской заросток образует два антеридия и восемь сперматозоидов.



Рис. 166. Продольный разрез через микро- и мегасорус *Salvinia natans*: 1 – мегаспорангий; 2 – мегасорус; 3 – микросорус; 4 – микроспорангий

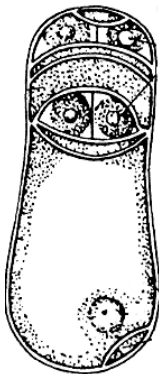


Рис. 167. Мужской гаметофит
Salvinia natans

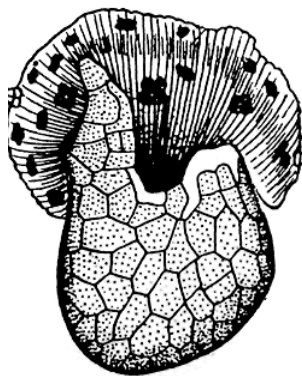


Рис. 168. Женский гаметофит
Salvinia natans

Мегаспора, прорастая, образует женский заросток, который не покидает оболочки мегаспоры. При прорастании мегаспоры ее ядро делится, образуя две клетки: верхушечную и базальную. Базальная клетка сильно разрастается, ее ядро делится, но перегородок между ними не образуется. Сильно разросшаяся клетка заполняется питательными веществами. Женский заросток в верхней части разрывает оболочку мегаспоры и высовывается наружу в виде округло-треугольной пластинки, на которой развиваются архегонии (рис. 168).

Сперматозоиды, плавая в воде, направляются к женским заросткам. После оплодотворения из зиготы формируется небольшой зародыш, который постепенно развивается во взрослое растение.

СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Основные отличия семенных растений от высших споровых растений:

- мегаспорангий у семенных растений окружен особым защитным покровом (интегументом);
- все семенные растения являются разноспоровыми;
- зрелая мегаспора остается постоянно заключенной внутри мегаспорангия и здесь же, внутри мегаспорангия, происходит развитие женского гаметофита и процесс оплодотворения;
- половой процесс не зависит от капельножидкой среды;
- семенные растения образуют семена, основную единицу расселения семенных растений;

– семена, в отличие от спор, имеют не только вполне сформированный зародыш будущего спорофита, но и запасные питательные вещества, необходимые на первых этапах его развития. Плотные оболочки предохраняют семя от неблагоприятных природных факторов, губительных для большинства спор;

– для большинства же семенных растений характерен более или менее длительный период покоя семян, который имеет большое биологическое значение, поскольку дает возможность пережить неблагоприятное время года;

– гаметофит полностью зависит от спорофита.

К семенным растениям относятся представители двух отделов: голосеменные и покрытосеменные.

ГОЛОСЕМЕННЫЕ (*PINOPHYTES*)

Голосеменные – древней группе высших семенных растений, появившейся еще в девоне, около 350 млн лет. Среди древних видов, многие из которых вымерли, встречались травянистые, кустарниковые, древесные с хорошо и слабо развитой древесиной формы. Современные голосеменные представлены исключительно деревьями, кустарниками, редко лианами. Иногда они достигают огромных размеров, а порой представляют собой небольшие кустарники, как, например, некоторые виды эфедры. Почти все голосеменные являются пряморослыми, за исключением некоторых хвойных, гнетума и эфедры. Примитивные голосеменные характеризуются отсутствием ветвления. Большинство ныне живущих видов ветвятся моноподиально. Древесина состоит из трахеид с окаймленными порами, древесная паренхима развита слабо, либриформ отсутствует, элементы флоэмы без клеток-спутниц. Листья голосеменных сильно варьируют не только по размерам, но морфологическому и анатомическому строению. Для древних видов характерны крупные листья с рассеченной или цельной листовой пластинкой, у современных – они мелкие, игловидные или чешуевидные.

Все голосеменные разносторовые растения. Микроспоры образуются в микроспорангиях, которые находятся на микроспорофиллах, а мегаспоры – в мегаспорангиях, развивающихся на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы у разных видов голосеменных отличаются размерами и морфологическим строением. У большинства видов микро- и мегаспорофиллы собраны в стробилы – группы спорофиллов на оси обособленной от вегетативной части. У некоторых вымерших беннеттитовых стробилы обоеполые, а все остальные голосеменные развивают микро- и мегастробилы. Строение, размеры, окраска, расположение стробилов у различных видов голосеменных исключительно разнообразны.

Гаметофиты голосеменных как мужской, так и женский сильно редуцированы. Из семязачатка голосеменных развивается семя. Оно принципиально отличается от одноклеточной споры наличием семенной кожуры, зародыша и запаса питательных веществ – эндосперма.

Хозяйственное значение голосеменных переоценить трудно. Их древесина используется в жилищном строительстве, кораблестроении, вагоностроении, авиационной промышленности, в столярном и мебельном производстве. Живица широко используется для получения канифоли, скипидара, камфары. Хвоя содержит большое количество витамина С и каротина. Многие виды используются как лекарственные и декоративные растения. Семена некоторых видов используют в пищу, а также для получения натуральных масел.

Во флоре Беларуси типичным представителем отдела голосеменные является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*).

Распространение и внешнее строение. Сосна обыкновенная встречается по всей Европе от Скандинавии до Балканского полуострова, на Урале, в Сибири. Она образует чистые сосновые боры и входит в состав смешанных лесов.

Это довольно крупное, иногда до 50 м древесное растение, с возрастом сбрасывающее большую часть боковых нижних ветвей, обнажая светло-коричневый ствол и образуя пышную крону в верхней части. Игловидные листья располагаются на укороченных побегах по два. После отмирания они опадают вместе с укороченным побегом. Хвоинки 5–7 см длиной. Они плоско-выпуклой формы на поперечном срезе, довольно жесткие и колючие, по краю слегка зазубрены. На нижней и верхней стороне хвоинок видны устьичные полоски. На удлинённых и укороченных побегах также располагаются чешуевидные листья.

Хвоевидные листья сосны имеют ксероморфную структуру (рис. 169). Развитие такой структуры обусловлено, прежде всего, резкими колебаниями температур в течение года и недостатком воды, поступающей в растения зимой.

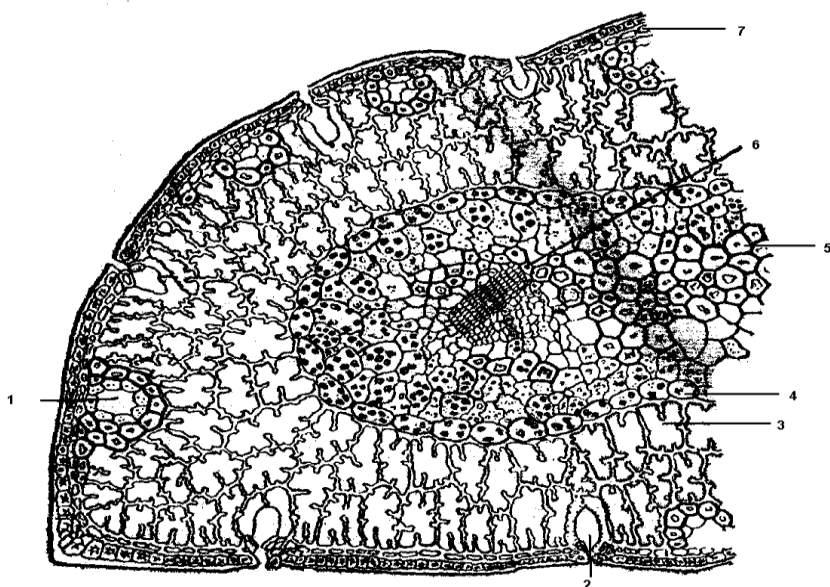


Рис. 169. Анатомическое строение хвои *Pinus sylvestris*: 1 – смоляной ход; 2 – устьице; 3 – складчатый мезофилл; 4 – эндодерма; 5 – склеренхима; 6 – проводящий пучок; 7 – эпидермис

Сверху лист покрыт эпидермисом, клетки которого несут толстую кутикулу. Все стенки эпидермальных клеток сильно одревесневшие, утолщенные. Внутри клетки видна небольшая полость и идущие от нее к углам узкие поровые щели. Под эпидермисом развивается гиподерма из одного, а в углах хвоинки из двух-трех слоев сплюснутых клеток с утолщенными одревесневшими оболочками. Устьица располагаются по всей поверхности листа. Замыкающие клетки устьиц погружены в эпидермис. Оболочки замыкающих и околоустьичных клеток в утолщенных местах одревесневают. Устьичная щель открывается в воздухоносную полость, окруженную паренхимой мякоти листа. Одревесневшие клетки эпидермиса и гиподерма придают хвое жесткость.

Мезофилл складчатый с плотно расположенными однородными клетками. Складки образуются за счет врастания внутренних слоев оболочки в полость клетки, что значительно увеличивает поверхность постенного слоя цитоплазмы, содержащего хлоропласты. В мезофилле непосредственно под гиподермой находятся смоляные ходы.

В центральной части листа лежат два коллатеральных закрытых пучка, соединенных тяжом механической ткани. Вокруг пучков расположена трансфузионная ткань, в составе которой два типа клеток: живые

паренхимные тонкостенные и трансфузионные трахеиды, с пористыми одревесневшими стенками. Трансфузионная ткань, вероятно, служит для перемещения веществ между пучками и мезофиллом, от которого она отделена однорядной эндодермой.

На радиальных стенках паренхимных клеток эндодермы заметны небольшие одревесневшие участки (пояски Каспари). Ксилема проводящих пучков состоит из трахеид с узкими просветами и обращена к плоской стороне листа, флоэма – к выпуклой.

Анатомическое строение стебля (рис. 170). Однолетний стебель покрыт эпидермисом с утолщенными стенками наружных клеток и кутикулой. Под эпидермисом лежит первичная кора. В одном из субэпидермальных слоев на ранних стадиях онтогенеза закладывается феллоген, формирующий пробку. Во внутренней зоне первичной коры хорошо видны идущие вдоль стебля смоляные ходы. К паренхиме первичной коры примыкает флоэма. Наружная часть флоэмы представлена первичной флоэмой. Вторичная флоэма располагается узкой полоской и состоит из мелких тонкостенных элементов. Камбиальная зона отделяет флоэму от древесины.

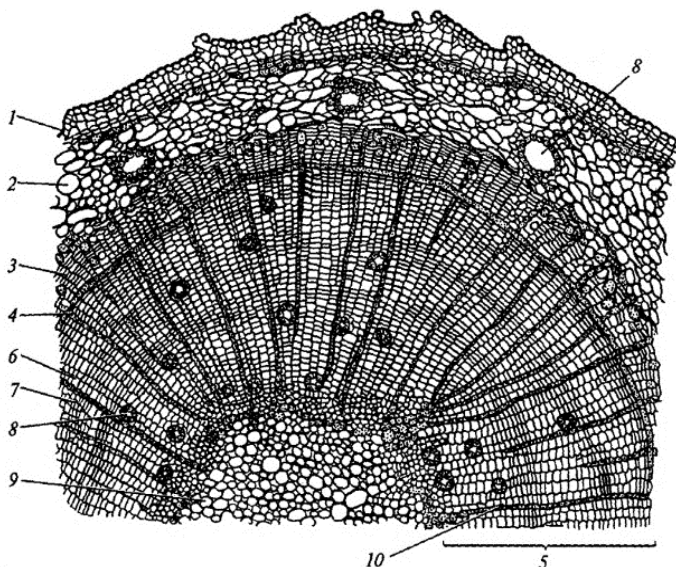


Рис. 170. Анатомическое строение стебля *Pinus sylvestris*: 1 – перидерма; 2 – первичная кора; 3 – флоэма; 4 – камбий; 5 – древесина; 6 – весенняя древесина; 7 – летняя древесина; 8 – смоляные ходы; 9 – перимедуллярная зона; 10 – сердцевинный луч

Древесина образована толстостенными одревесневшими клетками многоугольной формы, стенки которых пронизаны окаймленными порами. Первичная ксилема сложена мелкими, сильно одревесневшими клетками и в виде небольших лопастей вдается в сердцевину. Вся остальная древесина – вторичная. В древесине много смоляных ходов, окруженных паренхимной обкладкой.

Весь массив проводящих тканей пересекают сердцевинные лучи. Те из них, которые начинаются от сердцевины между лопастями первичной ксилемы и заканчиваются на периферии флоэмы, называются первичными. Они формируются из прокамбия первичных проводящих тканей. В результате деятельности камбия эти лучи нарастают в радиальном направлении. Камбий также образует короткие вторичные лучи.

В центре стебля располагается паренхима сердцевины, мелкие наружные клетки которой имеют утолщенные стенки и называются перимедуллярной зоной.

У многолетнего стебля сосны древесина имеет мощное развитие. В ней хорошо различимы годовые кольца прироста, внутренняя зона которых, образованная в конце вегетации (так называемая летняя древесина), отличается сжатыми в радиальном направлении элементами, и более толстостенными, чем элементы весенней древесины. Для стебля характерна довольно широкая зона вторичной флоэмы. В проведении веществ участвует только самая внутренняя, прилегающая к камбию ее часть – проводящая флоэма.

Первичная кора со смоляными ходами долго сохраняется. Постепенно наружная часть первичной коры отделяется от внутренней ее зоны перидермами и формирует чешуйчатую корку.

Размножение. Сосна, как и все голосемянные, – разностороннее растение. В мае у основания ее молодых побегов образуются пучки зеленовато-желтых мужских шишек – стробилов (рис. 171). Каждая шишка состоит из оси с микроспорофиллами, на нижней стороне которых находятся по два микроспорангия – пыльцевых мешка (рис. 172).

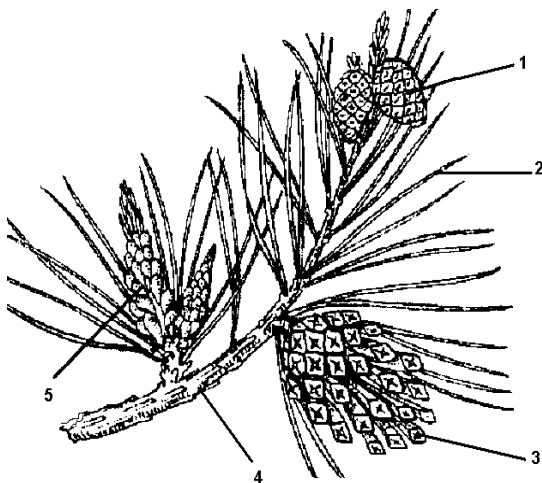


Рис. 171. Побег *Pinus sylvestris* с шишками: 1 – женская шишка второго года (весна); 2 – хвоевидные листья; 3 – женская шишка второго года (осень); 4 – удлинённый побег; 5 – микроспори́лы

В них вначале образуются диплоидные материнские клетки спор (микроспороциты), из которых в результате мейотического деления развиваются гаплоидные микроспоры, то есть осуществляется процесс микроспорогенеза. Далее следует процесс микрогаметогенеза, в результате которого спора развивается в пыльцевое зерно – особое образование, несущее остатки сильно редуцированного мужского гаметофита и гаметы.

Внутри микроспоры, в результате двух последовательных митотических делений, образуются две мелкие вегетативные клетки и одна большая антеридиальная. Вегетативные клетки вскоре отмирают. Антеридиальная клетка делится митозом, образуя мелкую генеративную клетку и более крупную клетку трубки. В дальнейшем клетка трубки больше не делится. Генеративная клетка делится на две: стерильную клетку (или клетку-ножку) и сперматогенную клетку. Сперматогенная клетка путем мейоза дает начало двум мужским гаметам – спермиям. Так микроспора развивается в пыльцевое зерно.

Зрелая пыльца имеет двойную оболочку: внешнюю – экзину и внутреннюю – интину. Пыльцевое зерно имеет два воздушных мешка (рис. 173). Они играют роль поплавков, ориентирующих пыльцу определенным образом при попадании ее в жидкость, выделяемую через микропиле. Количество пыльцевых зерен обычно очень велико. Они чрезвычайно легки, что помогает их распространению ветром.

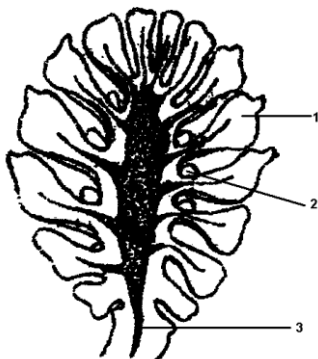


Рис. 172. Строение мужской шишки *Pinus sylvestris*: 1 – микроспорофилл; 2 – микроспorangий; 3 – ось шишки

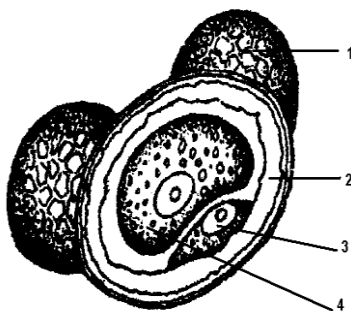


Рис. 173. Строение пыльцевого зерна *Pinus sylvestris*: 1 – воздушный мешок; 2 – интина; 3 – спермагенная клетка; 4 – сифоногенная клетка

Группы мегастробиллов (констробилы) называются женской шишкой (рис. 174). Они возникают на концах побегов текущего года в числе одной или нескольких. Молодая, только что сформировавшаяся шишка красноватого цвета, состоит из оси и плотно прилегающих к ней чешуй. Чешуи двух типов: наружная – кроющая и внутренняя – семенная. Семенные чешуи представляют собой видоизмененные мегастробилы. Обе чешуи срастаются друг с другом. На семенных чешуях формируются два семязачатка. Семязачаток несет мегаспорангий – нуцеллус, окруженный покровом – интегументом. На верхушке интегумент не срастается, оставляя узкий канал – микропиле (рис. 175).

В нуцеллусе возникает лишь одна клетка, так называемый мегаспороцит, или материнская клетка спор, дающая начало мегаспорам. В результате мейоза из мегаспороцита образуются четыре гаплоидные мегаспоры, из которых, однако, функционирует лишь одна. На этом заканчивается процесс мегаспорогенеза и начинается мегагаметогенез. Функционирующая мегаспора значительно увеличивается в размерах, делится митозом, формируя женский гаметофит.

Развитие мегагаметофита начинается со свободного ядерного деления. После образования определенного числа ядер в цитоплазме возникает большая центральная вакуоль и ядра размещаются в постенном слое цитоплазмы. Позднее образуются клеточные оболочки. В результате развивается гаплоидный эндосперм, который представляет собой женский гаметофит. На верхушке массива эндосперма из его периферических клеток формируются архегонии с крупными яйцеклетками. На этом развитие женского гаметофита завершается.

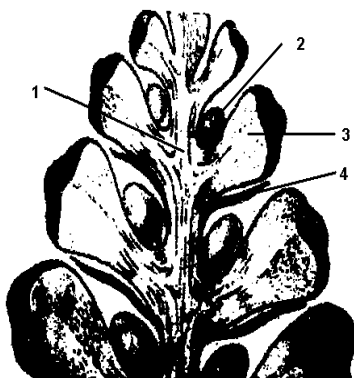


Рис. 174. Строение женской шишки *Pinus sylvestris*: 1 – ось шишки; 2 – мегаспорангий; 3 – семенная чешуя; 4 – кроющая чешуя

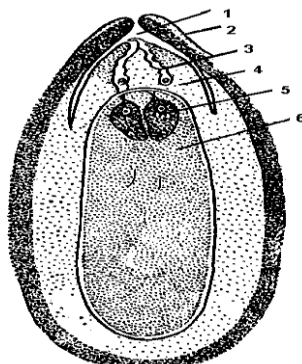


Рис. 175. Строение семязачатка *Pinus sylvestris*: 1 – микропиле; 2 – интегумент; 3 – пыльцевая трубка; 4 – нуцеллус; 5 – яйцеклетка; 6 – эндосперм

Поздней весной или в начале лета семенные чешуи в шишке несколько раздвигаются. К этому времени семязачатки готовы к приему пыльцы. Обильное количество пыльцы, доставляемое ветром, попадает в промежутки между семенными чешуями и задерживается у микропиле, которое к тому времени начинает выделять жидкость, выступающую на верхушке семязачатка в виде капли. Пыльцевые зерна быстро погружаются в нее, где и прорастают. После опыления семенные чешуи сближаются и остаются плотно прижатыми друг к другу до созревания семян.

Через 12–14 месяцев после опыления начинается процесс оплодотворения. Пыльца, попавшая на семязачаток, прорастает. Пыльцевая трубка прокладывает себе путь через микропиле к яйцеклетке. Достигший яйцеклетки кончик пыльцевой трубки разрывается и освобождает мужские гаметы – спермии. В яйцеклетку входит одна мужская гамета, в то время как вторая погибает. Сливаясь, яйцеклетка и спермии образуют диплоидное ядро зиготы.

Диплоидный зародыш развивается из зиготы довольно сложно. Параллельно развитию зародыша из остатков нуцеллуса образуется тонкая пленка – эндосперм, из покрова же семязачатка – кожа семени. Таким образом, весь семязачаток развивается в семя. Шишки к этому времени продолжают дальнейший рост, становятся деревянистыми и изменяют окраску на коричневую. После созревания семян чешуйки шишек расходятся и семена высыпаются. Кроющая чешуя, которая заметна на срезе женской шишки первого года жизни, исчезает. Семена мелкие, крылатые.

Видовое разнообразие голосеменных

Ныне живущие голосеменным относятся к четырем классам: саговниковые, гинкговые, гнетовые и хвойные.

Класс саговниковые (*Cycadopsida*) объединяет ныне живущие и вымершие голосеменные растения, геологическая история которых началась в позднем карбоне. Это, как правило, двудомные растения с широкими перистыми листьями. Стебли имеют толстую сердцевину, относительно слабо развитую, рыхлую вторичную древесину и толстую кору. Стробилы однополые.

Современные виды саговниковых приурочены, в основном, к засушливым районам тропических и субтропических областей. Как правило, они не образуют непрерывных зарослей, а встречаются рассеяно, поодиночке или небольшими группами. Большинство саговниковых являются неветвящимися древовидными растениями. В более редких случаях у представителей некоторых видов появляется тенденция к разветвлению ствола у основания. Очень немногие представители класса являются эпифитами.

Для саговниковых характерно большое разнообразие стеблей. В молодом возрасте они имеют клубневидную форму. В дальнейшем у одних видов клубневидная форма сохраняется на протяжении всей жизни, причем она может быть шаровидной, цилиндрической, реповидной, надземной, частично или полностью подземной. У других видов из клубневидного стебля с возрастом формируется прямой, неветвящийся, колоновидный ствол, несущий на вершине розетку листьев. Высота стволов от 1 до 6 м, лишь отдельные виды достигают до 20 м. Ветвление моноподиальное или симподиальное.

Листья перисторассеченные. Их размеры варьируют от 1 до 3 м. У одних видов верхушки листьев завернуты улиткой, у других – нет. Листья имеют хорошо развитое долго не опадающее твердое влагалище, прочный черешок и сильно склерофицированную пластинку с восковым налетом. Крупные зеленые листья чередуются с более мелкими чешуевидными буро-оранжевыми листьями. Розетки листьев разных генераций часто отличаются друг от друга по цвету и расположению: молодые темно-зеленые расположены на верху, срединные бледно-зеленые занимают горизонтальное положение, а старые желтые отклонены вниз.

Для анатомического строения стеблей характерно значительное развитие паренхимы в сердцевине и в коре и слабое формирование древесины. Древесина состоит из длинных точечных трахейд с окаймленными порами без торуса и не имеет четких годичных колец. У многих видов камбий быстро прекращает свою деятельность, и на смену ему в коре закладывается новое, кратковременно существующее камбиальное коль-

цо, затем второе, третье и т. д. Вследствие этого стволы имеют несколько концентрических колец флоэмы и ксилемы. Кора и сердцевина пронизаны слизевыми каналами, содержащими слизь. В паренхиме откладывается много крахмала.

Обычными родами этого класса являются: саговник (*Cycas*), микроцикас (*Microcycas*), энцефалартос (*Encephalartos*), замия (*Zamia*), бовения (*Bowenia*).

В настоящее время класс гинкговые (*Ginkgoopsida*) представлен одним видом – гинкго двулопастное (*Ginkgo biloba*), небольшая роща которого обнаружена в горах Китая. Гинкго также широко культивируется в Японии, Корее, Европе и Северной Америке.

Гинкго двулопастное – это листопадное дерево до 30 м высотой с гладкой серой корой. В анатомическом строении стебля хорошо развита древесина с точечными трахеидами и слабо развита сердцевина. Его крона образована побегами двух типов – обычными удлиненными (ауксибластами) и многочисленными боковыми (брахибластами) – длиной 2–3 см. Листья имеют длинный черешок и вееровидную листовую пластинку. На длинных ветвях образуются двулопастные и двураздельные листья, а на укороченных – цельные или слегка лопастные с волнистым краем.

Класс гнетовые (*Gnetopsida*) включает 3 рода и около 70 видов. Род вельвичия (*Welwitschia*) представлен единственным видом вельвичия удивительная (*Welwitschia mirabilis*), который встречается только в каменистых пустынях Намибии и Анголы. Это мощное растение, живущее столетиями. Иногда возраст достигает 2000 лет. Ствол деревянистый, покрыт толстым слоем перидермы, 50–70 см высотой, в диаметре 1–1,5 м. Он почти полностью находится под землей. От него отходит длинный, толстый, слабо ветвящийся корень. Над землей ствол приподнимается на несколько сантиметров. Он имеет двулопастную, плоскую или седловидную вершину, в углублении которой есть точка роста. Семядоли вельвичии быстро сменяются единственной на всю жизнь парой листьев, имеющих вид широких плоских лент. Листья сверху покрыты толстым слоем воскового налета. Устьица слегка погружены, располагаются с обеих сторон листа, способны улавливать атмосферную влагу. Листья достигают 2–3 м (реже до 6–8 м). По мере старения, листья на вершине разрываются на продольные полосы. Они слегка закручиваются вниз и стелются по земле, постепенно отмирая.

Виды рода эфедра (*Ephedra*) приурочены к пустынным, скалистым и степным областям Средиземноморья, Азии, Америки. Они представляют собой небольшие, обильно ветвящиеся кустарники до 1,5 м высотой. Некоторые южноамериканские виды способны достигать высоты 6–8 м и имеют вид небольших деревьев. На их зеленых ребристых стеблях

супротивно или мутовчато располагаются сильно редуцированные чешуевидные листья буроватого цвета, которые срстаются основаниями. Функцию фотосинтеза выполняют молодые стебли. В связи с этим под эпидермисом стеблей эфедровых развита мощная хлоренхима.

Виды рода гнетум (*Gnetum*) распространены во влажных тропических лесах Азии, Южной Америки и Западной Африки. Большинство видов гнетума – лианы, но встречаются небольшие деревья и кустарники. Все виды имеют широкие цельные, супротивно расположенные листья с сетчатым жилкованием.

Класс хвойные (*Pinopsida*) наиболее многочисленный из всех голосеменных растений, включающий около 600 видов. Основные особенности строения представителей этого класса рассмотрены выше на примере сосны обыкновенной, кроме которой класс объединяет такие роды, как араукария (*Araucaria*), агатис (*Agatis*), секвойя (*Sequoia*), секвойядендрон (*Sequoiadendron*), таксодиум (*Taxodium*), метасеквойя (*Metasequoia*), криптомерия (*Cryptomeria*), кипарис (*Cupressus*), туя (*Thuja*), можжевельник (*Juniperus*), пихта (*Abies*), ель (*Picea*), псевдотсуга (*Pseudotsuga*), тсуга (*Tsuga*), лиственница (*Larix*), лжелиственница (*Pseudolarix*), кедр (*Cedrus*), тисс (*Taxus*).

ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (MAGNOLIOPHYTA)

Основные отличия покрытосеменных от голосеменных растений:

1. Высокий полиморфизм и эволюционная пластичность.
2. Разнообразие жизненных форм.
3. Высокая организация и специализация морфо-анатомического строения как вегетативных, так и репродуктивных органов.
4. Наличие цветка – органа, совмещающего структуру и функции полового и бесполого размножения.
5. Наличие завязи, защищающей семязачатки.
6. Наличие рыльца – аппарата для улавливания пыльцы.
7. Процесс развития семени происходит очень быстро.
8. Наличие плода – органа, защищающего семя и способствующего распространению семян.
9. Сроки процессов микро- и макроспорогенеза, развития гаметофитов предельно сокращены.
10. Предельная редукция гаметофитов: ♀ – восьми клеточный зародышевый мешок; ♂ – двух клеточный.
11. Сифоногамность, то есть спермии к яйцеклетке доставляются с помощью пыльцевой трубки, что обеспечивает высокую точность попадания спермиев в зародышевый мешок.

12. Двойное оплодотворение.

13. Жизнеспособный триплоидный эндосперм, который возникает только вместе с зародышем, что обеспечивает экономии пластических материалов и энергетических ресурсов растения.

14. Преобладание симподиального ветвления.

15. Основные проводящие элементы ксилемы – сосуды; флоэмы – ситовидные трубки с клетками-спутницами.

Покрытосеменные растения делятся на два класса – двудольные и однодольные.

Общая характеристика класса Двудольные (*Magnoliopsida*):

1. В зародыше семени две латеральные семядоли.

2. Семядоли с тремя проводящими пучками.

3. Листья простые и сложные, разделены на листовую пластинку и черешок.

4. Жилкование обычно перистое, пальчатое или сетчатое.

5. Характерен вторичный рост осевых органов за счет работы камбия.

6. Проводящие пучки открытого типа, располагаются кольцом.

7. Хорошо развита флоэмная паренхима.

8. Кора и ее сердцевина хорошо дифференцированы.

9. Корневая система обычно стержневая.

10. Цветки 5-, 4-, реже 3-членные, обычно с двойным околоцветником.

11. Разнообразие жизненных форм.

Наиболее крупными семействами, относящимися к классу двудольные, являются: лютиковые, гвоздичные, капустные, розовые, бобовые, астровые, пасленовые.

Семейство лютиковые (*Ranunculaceae*)

Лютиковые – обширное семейство, включающее до 50 родов и около 2000 видов с исключительно разнообразным строением цветков. Подавляющее большинство лютиковых травянистые растения, имеются кустарники и лианы, обитающие главным образом в умеренных и холодных областях Земного шара. Для большинства видов характерны более или менее расчлененные, иногда даже сложные листья без прилистников. Листорасположение обычно очередное. Цветки чаще с простым неопределенным или тяготеющим к тройному плану околоцветником. Однако у многих родов развивается двойной околоцветник неопределенного, либо четко пятичленного плана. Характерная черта лютиковых – окрашенная чашечка. В связи с этим часть лепестков преобразуется в нектарники. Большинство лютиковых имеют актиноморфные цветки, однако у ряда родов они зигоморфные. Андроей обычно многочисленный. Гинецей

в большинстве случаев апокарпный, многочисленный. Плоды примитивного типа: многолистовки и многоорешки, очень редко коробочки. Цветоложе у цветков более или менее выпуклое, иногда сильно удлинняющееся к моменту созревания плодов.

Типичные представители семейства во флоре Беларуси – калужница болотная (*Caltha palustris*), водосбор обыкновенный (*Aquilegia vulgaris*), ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*), лютик едкий (*Ranunculus acris*).

Семейство гвоздичные (*Caryophyllaceae*)

Семейство объединяет многолетние и однолетние травянистые растения, полукустарнички, кустарнички, иногда кустарники со вздутыми в узлах стеблями. Листья простые, супротивные, реже очередные, большей частью без прилистников. Цветки актиноморфные или слегка зигоморфные, как правило, обоеполые. Околоцветник простой или двойной, цветок может иметь дополнительное покрывало из сближенных с ним прицветных листьев. Листочков простого околоцветника, чашелистиков и лепестков 4–5, лишь иногда их больше. Лепестки часто хорошо дифференцированы на ноготок и отгиб. У части видов венчик полностью редуцирован. Тычинок обычно 10, по 5 в двух кругах. Гинецей лизикарпный из 5–3–2 плодолистиков, сросшихся в основании в верхнюю многогнездную или одногнездную завязь, с большим числом семязачатков. Завязь верхняя. Плод – коробочка, орех, реже ягода.

Семейство объединяет около 80 родов и 200 видов, распространенных по всему Земному шару при явном предпочтении прохладных, засушливых и холодных высокогорных или арктических областей.

Типичные представители семейства во флоре Беларуси – смолевка хлопущка (*Silene vulgaris*), мыльнянка лекарственная (*Saponaria officinales*), гвоздика травянка (*Dianthus deltoides*), звездчатка средняя (*Stellaria media*), грыжник гладкий (*Herniaria glabra*).

Семейство капустные (*Brassicaceae*)

Семейство объединяет многолетние или однолетние травянистые растения, очень редко полукустарники и кустарники с очередными простыми листьями без прилистников и соцветиями в виде щитовидных кистей. Цветки обоеполые, двустороннесимметричные. Чашелистиков четыре. Они расположены по два в двух кругах. Лепестков четыре, с выраженными ноготками. Тычинок шесть, из них две короткие и четыре длинные. У основания тычиночных нитей расположены нектарники. Завязь верхняя, из двух плодолистиков. Столбик с головчатым или двулопастным рыльцем. Плоды – стручки или стручочки, вскрывающие-

ся двумя створками, реже разламывающиеся на членики или односемянные. Семена без эндосперма.

Семейство включает 350 родов и 3000 видов, распространенных, главным образом, во внетропических областях Северного полушария. Среди видов семейства много культурных, сорных, лекарственных и декоративных растений.

Все капустные отличаются постоянным строением цветка, отвечающим формуле – $\text{Ca}_{2+2} \text{Co}_4 \text{A}_{2+4} \text{G}_{(2)}$.

Типичные представители семейства во флоре Беларуси – капуста огородная (*Brassica oleracea*), брюква (*Brasica napus var. esculenta*), Репа (*Brasica rapa var. rapifera*), пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris*), икотник серый (*Berteroa incana*).

Семейство розовые (*Rosaceae*)

Семейство объединяет вечнозеленые и листопадные деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травянистые растения. Листья очередные, реже супротивные, простые или сложные со свободными или прирастающими к черешку прилистниками, реже без прилистников. Цветки одиночные или собраны в соцветия различных типов, обычно энтомофильные, актиноморфные, циклические, обоополые, часто с хорошо развитым гипантием – плоским, вогнутым или бокаловидным. Околоцветник двойной, редко венчик редуцирован. Чашелистиков и лепестков по 5, реже 3, 4, 6, 8 или более. Чашечка часто с подчашием, образующим как бы наружный круг чашелистиков. Тычинок в 2–4 раза больше, чем лепестков, реже столько же, очень редко – две или одна. Гинецей анокарпный или синкарпный, число плодолистиков неопределенное, либо строго фиксированное. Стилодии свободные или сросшиеся, терминальные или нередко боковые. Завязь верхняя или нижняя. Семязачтки с двойным или простым интегументом. Плод – многолистовка, многоорешек, костянка, яблоко, реже – коробочка. Семена без эндосперма или с остаточным эндоспермом.

Семейство объединяет 100 родов и 3000 видов, распространенных по всему Земному шару, но преимущественно в Северном полушарии.

Типичные представители семейства во флоре Беларуси – спирея японская (*Spiraea japonica*), рябинник рябинолистный (*Sorbaria sorbifolia*), лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*), гравилат речной (*Geum rivale*), груша обыкновенная (*Pyrus communis*).

Семейство бобовые (*Fabaceae*)

Семейство объединяет травянистые растения, кустарники или деревья с очередными перистыми или тройчатыми, редко пальчатыми листь-

ями с прилистниками. Цветки обоеполые, зигоморфные, с двойным околоцветником. Чашечка сростнолистная, 5–4-зубчатая, иногда двугубая. Венчик состоит из паруса, двух весел и лодочки, образованной двумя сросшимися лепестками. Тычинок чаще 10, из которых 9 срастаются тычиночными нитями. Иногда срастаются все 10 тычинок, реже все тычинки свободные. Гинецей апокарпный. Завязь верхняя одногнездная, с несколькими или многими семязачатками. Плод – боб. Семена с твердой семенной кожурой.

Семейство объединяет 400 родов и около 9000 видов распространенных по всему Земному шару. На территории Беларуси наиболее распространены: донник белый (*Melilotus albus*), клевер ползучий (*Trifolium repens*), горошек мышиный (*Vicia cracca*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*).

Семейство астровые (*Asteraceae*)

Семейство объединяет многолетние или однолетние травянистые растения и полукустарники, реже кустарники, лианы и небольшие или средней величины деревья. Листья очередные или реже супротивные, иногда мутовчатые, простые, от цельных до различным образом расчлененных, иногда редуцированные, без прилистников. Характерно наличие членистых млечников или млечных клеток.

Цветки собраны в корзинки. Они обычно окружены оберткой, состоящей из одного или нескольких рядов brakтей. У многих видов отдельные цветки сидят в пазухах чешуевидных или щетинистых brakтей, но чаще общее цветоложе голое. В корзинках с однородными цветками все цветки обычно обоеполые, а в корзинках с разнородными цветками – краевые цветки – женские или стерильные, а центральные – обоеполые или функционально мужские. Околоцветник и андроцей 5-членные, редко 4-членные. Трубка чашечки вместе с основанием трубки венчика полностью прирастает к завязи, и ее свободные лопасти обычно сильно видоизменены и превращены в хохолок, или паппус, который часто редуцирован или отсутствует.

Венчик бывает пяти типов (рис. 176):

- *трубчатый* – актиноморфный и полностью сростнолепестный, на верхушке 5-лопастный или 5-зубчатый;

- *язычковый* – на ранней стадии развития трубчатый, но во время цветения разделяется продольно между двумя задними или внутренними лепестками и превращается в язычковый;

- *двугубый* – перед цветением трубчатый, но во время цветения разделяется продольно по двум противоположным линиям, переходящим между тремя передними лепестками и двумя задними или реже между

четырьмя передними лепестками и одним задним, причем задняя губа часто абортируется;

- ложноязычковый – имеет вид 2–3-зубчатого язычка;
- воронковидный – имеет вид воронки.

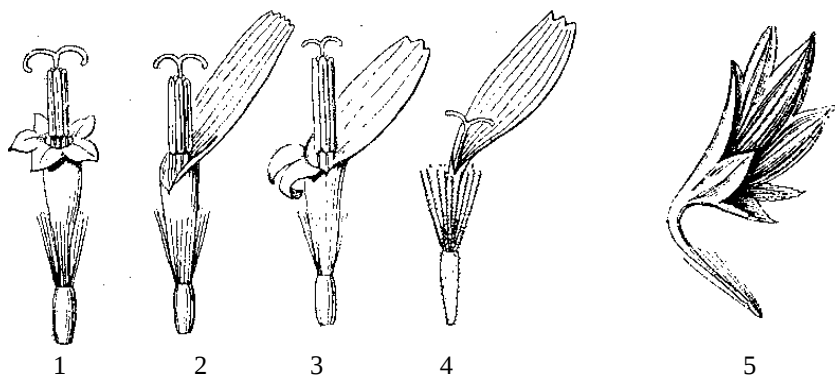


Рис. 176. Типы цветков астровых: 1 – трубчатый; 2 – язычковый; 3 – двугубый; 4 – ложноязычковый; 5 – воронковидный

Тычинки прикреплены к трубке венчика и чередуются с лепестками. Нити тычинок обычно свободные, но иногда срастаются в трубку. Пыльники обычно соединены между собой. Они раскрываются продольно. Гинецей из двух плодолистиков, паракарпный, со столбиком, снабженным у основания кольцевидным или короткотрубчатым нектарным диском. Завязь нижняя, одногнездная, с одним прямым базальным семязачатком. Плод – семянка, очень редко костянковидный с мясистым съедобным перикарпом. Семена с прямым маслянистым зародышем и тонким остаточным слоем эндосперма.

Семейство объединяет до 1200 родов и 20 000 видов, распространенных по всему Земному шару.

В связи с огромным видовым разнообразием выделяют трибы. К числу наиболее крупных триб относят:

– *подсолнечниковые (Heliantheae)* – листья супротивные, краевые цветки ложноязычковые, срединные трубчатые, паппус в виде пленок, щетинок. К трибе относят роды: *подсолнечник (Helianthus)*, *череда (Bidens)*;

– *ромашковые (Anthemideae)* – листья очередные, краевые цветки, если они есть, ложноязычковые, срединные – трубчатые, паппус, как правило, редуцирован. К трибе относят роды: *ромашка (Matricaria)*, *полынь (Artemisia)*, *тысячелистник (Achillea)*;

– *чертополоховые (Cynareae)* – листья очередные, у многих видов колочие, краевые и срединные цветки трубчатые, но несколько отличаются по строению друг от друга, паппус в виде хохолка. К трибе относят роды: *василек (Centaurea)*, *лопух (Aretium)*, *чертополох (Carduus)*, *бодяк (Cirsium)*;

– *цикориевые (Cichorieae)* – листья очередные, все цветки язычковые, обычно желтые, паппус в виде хохолка, имеются млечники. К трибе относят роды: *одуванчик (Taraxacum)*, *ястребинка (Hieracium)*, *кульбаба (Leontodon)*.

Семейство пасленовые (*Solanaceae*)

Семейство объединяет кустарники, травы, лианы, реже деревья с очередными цельными или рассеченными листьями без прилистников. Цветки обоеполые, правильные, редко слегка зигоморфные, собраны в цимозные, тирсоидные соцветиях или монохазии, иногда одиночные. Околоцветник 5-членный. Чашечка сростнолистная, обычно глубокораздельная, остающаяся и часто увеличивающаяся при плодах. Венчик сростнолепестный с короткой или длинной трубкой и 5-лопастным колесовидным или воронковидным отгибом. Тычинок 5. Из них 1–3 иногда превращены в стаминодии. Тычиночные нити короткие, прикреплены к трубке венчика. Пыльники крупные. Завязь верхняя, из двух плодолистиков, 2-3-5-гнездная. Семязачатков много. Плод – ягода или коробочка. Семена с эндоспермом. Большинство видов содержат алкалоиды.

Семейство включает 85 родов и 2300 видов, распространенных в тропиках и субтропиках. В умеренной зоне Европы чаще встречаются виды, относящиеся к родам *паслен (Solanum)*, *белена (Hyoscyamus)*, *дурман (Datura)*.

Общая характеристика класса однодольные (*Liliopsida*)

Для представителей подкласса однодольные характерны следующие признаки:

1. Зародыш с одной терминальной семядолей, часто играющей роль всасывающего органа. Иногда зародыш вообще не дифференцирован на части.

2. Семядоли обычно с двумя главными проводящими пучками.

3. Боковые побеги обычно с одним предлистом, обращенным спинной стороной к оси побега.

4. Листья обычно с параллельным жилкованием, реже жилкование дуговидное и еще реже пальчатое или перистое. Жилкование обычно закрытое.

5. Листья обычно не расчленены на черешок и пластинку, реже более или менее дифференцированы, но в таких случаях черешок и пластинка вторичного происхождения и не гомологичные черешку и пластинке магнелиопсид, часто с влагалищным основанием. Прилистники отсутствуют.

6. Листорасположение очередное, часто двурядное.

7. Число листовых следов обычно большое.

8. Проводящая система стебля обычно состоит из многих отдельных проводящих пучков или иногда из двух или большего числа колец проводящих пучков. Проводящие пучки обычно лишены камбия (редко наблюдается остаточный пучковый камбий). Вторичное утолщение стебля если и происходит, то иным, чем у двудольных, способом.

9. Во флоэме нет паренхимы.

10. Обычно нет ясной дифференциации на кору и сердцевину.

11. Первичный корешок рано отмирает, заменяясь системой адвентивных корней, обычно образующих мочковатую корневую систему.

12. В корнях много тяжелой первичной древесины.

13. Корневой чехлик и ризодермис имеют в онтогенезе разное происхождение.

14. Обычно это травянистые растения, иногда вторичные древовидные формы.

15. Цветки обычно 3-членные, иногда 4- или 2-членные. Околоцветник иногда сильно редуцирован или отсутствует.

Наиболее крупными семействами, относящимися к классу двудольные, являются: частуховые, ароидные, луковые, рясковые, арековые, касатиковые, лилейные, осоковые, мятликовые.

Семейство частуховые (*Alismataceae*)

Семейство объединяет многолетние или однолетние водные или земноводные травянистые растения. Цветки собраны в кистевидные или метельчатые соцветия. Цветки актиноморфные, обоеполые, реже однополые, обычно с двойным околоцветником. Чашечка состоит из 3 чашелистиков. Лепестков 3, иногда они редуцированы. Тычинок 6, 3 или много. Гинецей апокарпный. Пестиков много, реже 6 или 3. Плод – многоорешек. Семена без эндосперма.

Семейство объединяет 13 родов и 100 видов, распространенных преимущественно в Северном полушарии, особенно в Северной Америке.

Во флоре Беларуси семейство представлено тремя родами, из которых наиболее широко распространены стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*) и частуха подорожниковая (*A. plantago-aquatica*).

В список растений, нуждающихся в профилактической охране на территории Беларуси, включена частуха злаковидная (*A. gramineum*).

Семейство ароидные (*Araceae*)

Семейство объединяет травянистые и древовидные растения с очередными, часто двурядными, более или менее широкими листьями с влагалищами. Характерны клубни и толстые корневища, смоляные ходы и млечники. Цветки мелкие, обоеполые или раздельнополые, правильные, собраны в соцветие початок, снабженное при основании подсоцветным листом. Околоцветник простой, чашечковидный, 3–2-членный. Тычинок 6 или 4. В женских цветках завязь верхняя, 1–3-гнездная. Плод – ягода, иногда сухая. Семена с эндоспермом.

Семейство объединяет 110 родов и 1800 видов, распространенных в тропиках и субтропиках. Некоторые виды встречаются в районах с умеренным климатом. Во флоре Беларуси семейство представлено двумя видами – аир обыкновенный (*Acorus calamus*) и белокрыльник болотный (*Calla palustris*).

Как оранжевое растение часто выращивают монстеру деликатесную (*Monstera deliciosa*). Родина монстеры тропики Америки. Это многолетняя лиана с крупными, до 1 метра в диаметре, декоративными листьями. На стебле развиваются воздушные корни. Цветки в початках, окружены покрывалом. Плоды съедобны.

Семейство луковые (*Alliaceae*)

Представители семейства широко распространены по всему Земному шару, за исключением тропических областей, Австралии и Новой Зеландии. Наибольшего разнообразия достигают в Северном полушарии.

Для представителей семейства характерно развитие луковиц или корневищ, зонтиковидные соцветия при основании с покрывалом, плод – коробочка, вскрывающаяся по гнездам.

Цветки обоеполые, актиноморфные с простым околоцветником из 6 листочков, расположенных по 3 в два круга. Андроей из 6 тычинок, расположенных по 3 в два круга. Гинецей из 3 сросшихся плодолистиков. Завязь верхняя.

К семейству относится род лук (*Allium*), насчитывающий более 300 видов. Во флоре Беларуси известно 6 видов лука, из которых два включены в Красную книгу Республики – лук медвежий, или черемша (*A. ursinum*) и лук скорода (*A. schoenoprasum*).

Семейство рясковые (*Lemnaceae*)

Многолетние плавающие растения, обитающие в стоячих водоемах. Стебель мелкий, редуцированный, округлый, продолговатый или шаровидный, с придаточным корнем или без него. Листья отсутствуют или в виде мелких чешуек. Цветение происходит редко. Цветки в мало-развитых початках, однополые. Тычиночные цветки имеют 1-2 тычинки, пестичные – 1 пестик. Завязь верхняя. Плод – орешек с 1-6 семенами. Размножение обычно вегетативное.

Во флоре Беларуси семейство представлено тремя родами – *многокоренник* (*Spirodela*), *вольфия* (*Wolffia*), *ряска* (*Lemna*). Первые два рода включают по одному виду – многокоренник обыкновенный (*S. polyrrhisa*) и вольфия бескорневая (*W. arrhisa*). Вольфия на территории Республики является редким видом, включенным в список растений, требующих профилактической охраны.

Род ряска представлен тремя видами, из которых наиболее часто встречается ряска трехдольная (*L. trisulca*).

Семейство арековые (Arecaceae)

Семейство объединяет более или менее древовидные растения, обычно с колонovidными одревесневающими стеблями, редко с ветвящимися стволами, иногда кустарники или с тонкими стеблями лианы. У древовидных форм листья образуют крону на вершине ствола, а у лиан и некоторых кустарников они расположены вдоль стебля, имеющего длинные междоузлия. Листья большие или очень большие, до 25 м длиной, ясно расчленены на черешок и пластинку. Пластинка листа пальчатая или перистая. Основания черешков обычно влагалищные.

Цветки собраны в крупные более или менее сильно разветвленные racemозные соцветия, которые в большинстве случаев представляют собой метелки, состоящие из колосьев с толстыми осями. Молодые соцветия окружены одним большим покрывалом – кроющим листом. Цветки многочисленные, мелкие или иногда крупные, сидячие и даже погруженные в ось соцветия, реже на очень коротких цветоножках. Цветки однополые, реже обоеполые, актиноморфные или реже слабо зигоморфные, 3-членные. Околоцветник из 6 или иногда 4 членов, расположенных в 2 круга. Реже члены околоцветника располагаются по спирали. Листочки околоцветника свободные или частично сросшиеся, кожистые или мясистые, желтые или белые. Чашелистики обычно мельче лепестков. Редко околоцветник рудиментарный или отсутствует.

Тычинок обычно 6. Они расположены в 2 круга. Иногда один круг тычинок отсутствует или, наоборот, число тычинок увеличивается, но остается кратным 3.

Гинецей из 3–4 свободных или чаще сросшихся плодолистиков, иногда псевдомономерный. Стилодии свободные или сросшиеся. Завязь верхняя. Семязачатки анатропные или реже гемитропные. Плод – сухая или мясистая костянка, реже ягодообразный. Семена с очень мелким цилиндрическим или коническим зародышем и обильным, обычно роговидным эндоспермом.

Из огромного видового разнообразия пальм, наибольшее хозяйственное значение имеют финиковая (*Phoenix dactylifera*) и кокосовая (*Cocos nucifera*) пальмы.

В диком состоянии финиковая пальма неизвестна. В культуре распространена от Атлантического побережья Северной Африки через оазисы на восток (к северу от озера Чад), в Ливии, Египте, на полуострове Аравия, в Южном Ираке (долина Шатт-эль-Араба), Южном Иране и до правого берега реки Инда, которая служит резкой границей распространения финиковой пальмы на востоке. Единственное место в Европе, где созревают финики – это провинция Валенсия на Пиренейском полуострове. В Америке финиковая пальма возделывается в Калифорнии в долине Коачеллы и в центральной части Аризоны.

Финиковая пальма – двудомное растение до 30 м высотой и до 2 м в диаметре при основании ствола. Ствол легко образует в основании поросль, с помощью которой происходит вегетативное размножение. Листья до 4–6 м, перистые, голые, с линейноланцетными заостренными листочками. После отмирания листьев основания их черешков остаются на стволе. В нижней части черешка листа образуются острые прочные шипы. Цветки собраны в мужские и женские соцветия. Как мужские, так и женские метелки первоначально заключены в обертки. Мужские растения образуют в пазухах листьев 6–8 крупных мужских многоцветковых метелок. В каждом цветке развивается по 6 тычинок. Женские цветки мелкие. Гинецей образован 3 плодолистиками с 3 сидячими рыльцами. Плод – односемянная сочная ягода, до 7,5 см длиной и 3,5 см шириной. Плоды овальные или шаровидные, с кутинизированной кожицей, не допускающей полного высыхания мякоти. Окраска плодов янтарная, красноватая или темная. Семя крупное, удлинненное, с бороздкой. Эндосперм роговидный.

Кокосовая пальма – достигает 20–25 м. Ствол в основании имеет 50–60 см в диаметре, кверху постепенно суживается до 25–30 см. Он окутан муфтой из высохших листовых влагалищ, от которой постепенно очищается, и тогда ствол имеет серый или серо-коричневый цвет и покрыт листовыми рубцами. На верхушке ствола развивается гигантская крона, состоящая из перистых листьев, число которых ограничено до 30. Длина листа 3–6,5 м, ширина до 1 м и более.

Плодоношение начинается на 5–7 году жизни. Длина главной оси соцветий в среднем до 1,5 м. Соцветия однодомные, пазушные, метельчатые, заключенные в обертку. В соцветиях мужских цветков во много раз больше, чем женских. Цветение в метелке происходит базипетально – от вершины к основанию. Опыление происходит с помощью насекомых.

Плод, так называемый кокосовый орех, представляет собой фиброзную (волоконистую) костянку, образованную из трех плодолистиков, что хорошо видно по гребням на поверхности эндокарпа. Мезокарп превращается в волокнистую массу, а эндокарп образует твердую структуру из каменистых клеток. Эндосперм первоначально жидкий, прозрачный, кисло-сладкий, очень приятный на вкус. Постепенно в жидком эндосперме появляются капли жирного масла, возникает эмульсия, имеющая молочный цвет. Она еще более приятна на вкус. В дальнейшем слои эндосперма, прилегающие к нуцеллусу, отвердевают, превращаясь в мякоть молочного цвета. Самые внутренние части эндосперма остаются долгое время жидкими. Зародыш при прорастании пробивает пленку в рубчике и, питаясь эндоспермом, развивает корень.

Экология кокосовой пальмы своеобразна. Это, прежде всего, растения берегов океана. Кокосовые плантации устраивают на самом берегу. Уже на расстоянии 6–8 км от берега пальмы развиваются плохо. Все пальмы, как правило, во время своего роста наклонены к океану. Это не только приспособление к океанским бризам, в которых пальма нуждается, но и сохранившееся с древних времен приспособление к распространению плодов. Плоды не тонут. Они приспособлены к распространению морскими течениями. Выброшенный на берег плод прорастает. Зародыш всегда обеспечен пресной водой в жидкой части эндосперма и поэтому легко прорастает.

Семейство касатиковые (*Iridaceae*)

Семейство объединяет многолетние травянистые растения с очередными двурядно расположенными сидячими линейными листьями. Для представителей характерно развитие корневищ, клубней, луковиц. Цветки обоеполые, правильные или зигоморфные, часто крупные и ярко-окрашенные. Как правило, цветки собраны в соцветия различного типа. При основании соцветия развивается крупный подсоцветный лист. Околоцветник двойной, 3-членный, свободно- или сростнолистный. Тычинок 3. Завязь нижняя 3-гнездная с большим числом семязачатков с 2 интегументами. Плод – коробочка, вскрывающаяся по гнездам. Семена с эндоспермом.

Семейство объединяет около 70 родов и 1500 видов, распространенных по всему Земному шару, кроме холодных областей.

Во флоре Беларуси семейство представлено тремя родами – *шпажник* (*Gladiolus*), *голубоглазка* (*Sisyrinchium*), *касатик* (*Iris*).

Семейство лилейные (*Liliaceae*)

Семейство включает большей частью многолетние травянистые растения с очередными, цельнокрайними листьями. Цветки обоеполые, правильные, собраны в соцветия различного типа, иногда одиночные. Околоцветник в 2 кругах, 3-членный, венчико-, реже чашечковидный, свободно- или более или менее сростнolistный. Тычинок 6. Они располагаются в 2 кругах. Тычиночные нити свободные или сросшиеся. Завязь верхняя, 3-гнездная с многочисленными анатропными семязачатками с 2 интегументами. Плод – коробочка, вскрывающаяся по гнездам или перегородкам. Семена с эндоспермом. Характерны корневища, луковичи и клубни.

Семейство объединяет 220 родов и 3500 видов, распространенных по всему Земному шару. Из представителей этого семейства в Красную книгу Республики Беларусь внесены три вида: гусиный лук покрывальцевый (*Gagea spathacea*), лилия кудреватая (*Lilium martagon*), тофилдия чашечковая (*Tofieldia calyculata*).

Семейство осоковые (*Cyperaceae*)

Семейство объединяет многолетние, часто корневищные травянистые растения, редко однолетние, очень редко почти древовидные без вторичного роста. Корневища подземные, симподиальные, редко клубневидные, содержащие крахмал. Стебли обычно 3-гранные, большей частью сплошные, часто безлистные. Листья очередные, 3-рядные, почти всегда с влагалищем, узкой пластинкой, которая иногда бывает редуцирована. Сосуды обычно развиваются во всех вегетативных органах.

Цветки мелкие и невзрачные, собраны в мелкие колоски, которые часто образуют сложные соцветия. Редко цветки одиночные, сидячие в пазухах чешуевидных брактеев. Они однополые, реже обоеполые. Околоцветник у архаичных родов 6-членный, по 3 члена в 2 кругах, но чаще он сильно редуцирован и сведен к коротким чешуйкам, щетинкам, волоскам или околоцветника нет вовсе. Редко околоцветник почти венчиковидный. Тычинок часто 3, реже 2 или 1, очень редко 6. Пыльники вскрываются продольно.

Гинецей из 3 или реже 2 сросшихся плодolistиков, со столбиком, заканчивающимся ветвящимся рыльцем. Завязь верхняя, с 1 базальным семязачатком. Плоды ореховидные, редко костянковидные, нераскрывающиеся, обычно 3-гранные. Зародыш мелкий, окружен эндоспермом.

Семейство объединяет около 90 родов и 4000 видов, распространенных на всех континентах. Во флоре Беларуси семейство представлено 15 родами, из которых наиболее крупным является род *осока* (*Carex*). Типичными, широко распространенными видами этого рода на территории Республики являются: осока желтая (*C. flava*), осока коротковолосистая (*C. hirta*), осока черная (*C. nigra*), осока заячья (*C. ovalis*), осока вздутая (*C. rostrata*).

Некоторые виды семейства занесены в Красную книгу Беларуси – меч-трава обыкновенная (*Cladium mariscus*), осока болотолюбивая (*Carex heleonaster*), пухонос альпийский (*Baeothryon alpinum*), пушица стройная (*Eriophorum gracile*) и др.

Семейство мятликовые (*Poaceae*)

Семейство объединяет многолетние, реже однолетние или двулетние травы или вторично древовидные растения с более или менее одревесневающим стеблем, но без вторичного роста. Стебли обычно полые в междоузлиях, реже сплошные.

Листья очередные, 2-рядные, редко спиральные, очень редко 3-рядные. Они дифференцированы на длинное и открытое (редко замкнутое) влагалище и длинную и узкую пластинку. У некоторых тропических видов листовая пластинка бывает широкой. Вдоль границы пластинки и влагалища расположен язычок. Он пленчатый, иногда прозрачный или в виде волосков. Редко язычок полностью отсутствует. Сосуды встречаются во всех вегетативных органах.

Цветки сильно редуцированы, обоеполые или иногда однополые, собраны в колосовидные или метельчатые соцветия, состоящие из элементарных соцветий – колосков. Каждый колосок состоит из более или менее зигзагообразной оси, несущей два почти супротивных ряда брактеей, налегающих тесно друг на друга. Нижние две брактеей, реже только 1 брактеей или, наоборот, до 6 брактеей, стерильны, остальные несут в своей пазухе очень короткую ось цветка. Ее самый нижний чешуевидный и обычно пленчатый лист супротивен брактеей цветка и обращен своей спинкой к оси брактеей. Брактеей цветка называется нижней цветковой чешуей, а чешуевидный лист на оси цветка – верхней цветковой чешуей. Над верхней цветковой чешуей расположены 2 или реже 3 пленочки – лодикулы, представляющие собой мелкие бесцветные образования, которые во время цветения набухают и этим вызывают раскрытие цветка. Редко лодикулы отсутствуют. Верхняя цветковая чешуя произошла в результате срастания 2 членов внешнего круга околоцветника. Иногда наблюдается и третий член внешнего круга. Он супротивен

нижней цветковой чешуе. Внутренний же круг околоцветника представлен лодикулами.

Тычинок в архаичных родах обычно 6, но у большинства видов 3, реже 1, 2, 4 или 5. Пыльники вскрываются продольно.

Гинецей состоит из 2 или 3 плодолистиков, с 2- , 3- или 4-рыльцевыми лопастями или 2 покрытыми сосочками рыльцевыми нитями, редко с 1 рыльцем. Завязь верхняя, 1-гнездная, с 1 семязачатком.

Многие ученые рассматривают цветок злаков как вторично упрощенный, вследствие специализации к анемофилии. Предполагают, что предковые формы, давшие начало злакам, обладали 3-членным, 2-круговым околоцветником и 6 тычинками.

Плод – зерновка с тонким кожистым перикарпием, плотно облегающим семя. У некоторых представителей семя лежит свободно внутри перикарпия, образуя мешковидные зерновки. Очень редко плоды орехообразные или ягодообразные. Семена с обильным мучнистым эндоспермом, содержащим, главным образом, крахмал. Зародыш прямой, периферический, прилегающий сбоку к эндосперму.

Семейство объединяет около 700 родов и 8000 видов, распространенных по всему Земному шару. Типичными представителями семейства являются: бамбук обыкновенный (*Bambusa vulgaris*), просо обыкновенное (*Panicum milaceum*), мятлик луговой (*Poa pratensis*).

Большинство мятликовых имеют большое практическое значение. Овсяница луговая (*Festuca pratensis*), костер безостый (*Bromopsis inermis*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*) и многие другие – прекрасные кормовые травы, играющие большую роль на сенокосных и пастбищных угодьях. К важнейшим пищевым и кормовым растениям относят пшеницу (*Triticum*), рожь (*Secale*), рис (*Oryza*), кукурузу (*Zea*), просо (*Panicum*), ячмень (*Hordeum*), овес (*Avena*), сорго (*Sorghum*). Особое значение имеет сахарный тростник (*Saccharum spontaneum*) – один из основных источников сырья для получения сахара.

РАСТЕНИЯ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА. ОХРАНА РАСТЕНИЙ

Жизненная форма (биоморфа) – это внешний облик растения, сложившийся на уровне популяции под влиянием условий среды обитания. Морфофизиологическая реализация жизненной формы происходит под контролем генетического кода.

По внешнему виду (габитусу) и продолжительности жизни выделяют следующие жизненные формы растений:

– **деревья** – многолетние растения с одревесневающими надземными частями, с хорошо выраженным главным стеблем – стволом (клен, береза, тополь);

– **кустарники** – многолетние растения с одревесневающими надземными частями, в отличие от деревьев имеют несколько стволов, так как ветвление начинается от основания стебля (малина, боярышник, барбарис);

– **кустарнички** – сходны с кустарниками, но не выше 50 см (черника, брусника, вереск);

– **полукустарники** – отличаются от кустарников тем, что у них одревесневают только нижние части побегов, а верхние ежегодно отмирают (шалфей, лаванда, чабрец);

– **травянистые растения** – многолетние или однолетние растения, не имеющие одревесневающих органов и надземная часть которых ежегодно отмирает (клевер, мятлик, колокольчик).

В ходе дальнейшего развития учения о жизненных формах растений появились классификации, учитывающие приспособительные признаки растений к условиям обитания. Одна из таких классификаций, основанная на положении почек возобновления и характере наличия защиты почечных покровов у растений, была предложена датским ботаником К. Раункиером в 1907 г. Все жизненные формы растений Раункиер разделил на пять типов (рис. 177):

1. **Фанерофиты** – почки возобновления или верхушки побегов расположены в течение неблагоприятного времени года более или менее высоко в воздухе и подвергаются всем превратностям погоды.

2. **Хамефиты** – почки возобновления расположены у поверхности почвы или не выше 20–30 см. Зимой прикрыты снежным покровом.

3. **Гемикриптофиты** – почки возобновления или верхушки побегов расположены на поверхности почвы, часто прикрыты подстилкой.

4. **Криптофиты** – почки возобновления или верхушки побегов сохраняются в почве (геофиты) или под водой (гелофиты и гидрофиты).

5. **Терофиты** – переносят неблагоприятное время года только в виде семян.

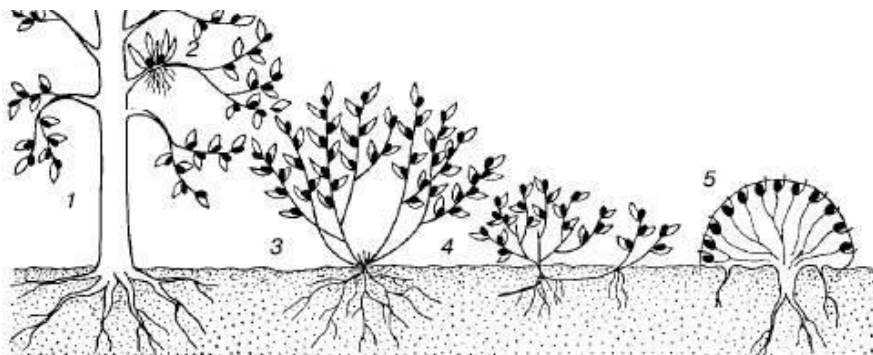


Рис. 177а. Жизненные формы растений (по К. Раункиеру, 1907):
1–3 – фанерофиты; 4–5 – хамефиты

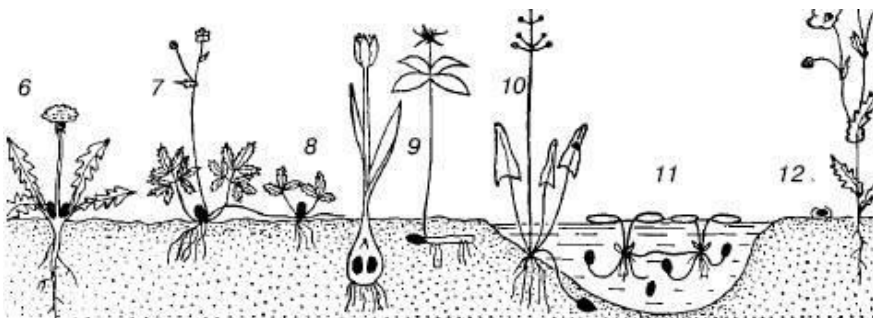


Рис. 177б. Жизненные формы растений (по К. Раункиеру, 1907):
6–7 – гемикриптофиты; 8–11 – криптофиты; 12 – терофиты

Система К. Раункиера универсальна, она охватывает все жизненные формы, произрастающие в разных эколого-географических районах земного шара.

Наиболее признанной классификацией жизненных форм семенных растений, разработанной на основе эколого-морфологических признаков является система И. Г. Серебрякова (1964):

Отдел А. Древесные растения. Включает 3 типа – деревья, кустарники, кустарнички.

Отдел Б. Полудревесные растения. Включает 2 типа – полукустарники и полукустарнички.

Отдел В. Наземные травы. Включает 2 типа – поликарпические и монокарпические травы.

Отдел Г. Водные травы. Включает 2 типа – земноводные травы, плавающие и подводные травы.

Внутри типов на основании структуры побегов И. Г. Серебряков предложил выделять классы: лиановидные, ползучие, суккулентные и прочие; на основе специфики питания: сапрофиты и паразиты. При характеристике собственно жизненной формы растений И. Г. Серебряков учитывал характер надземных побегов (удлиненные, укороченные, сильно ветвящиеся и образующие подушки, ползучие и т. п.), тип корневой системы (стержнекорневые, кистекорневые, корнеотпрысковые растения и т. п.), подземные побеги (короткие и длинные корневища, клубни, луковичы, столоны, каудексы и т. п.), а также общую длительность жизни и способность к повторному цветению (монокарпики и поликарпики).

Экологические группы растений

Экологическая группа – совокупность видов, характеризующаяся сходными потребностями в величине какого-либо экологического фактора и возникшими в результате его воздействия в процессе эволюции сходными анатомо-морфологическими и иными признаками, закрепившимися в генотипе.

Экологические группы выделяются по отношению организмов к одному фактору среды (влаги, температура, свет, химические свойства среды обитания и т. п.). Однако границы между ними условны, и имеет место плавный переход от одной экогруппы к другой, что обусловлено экологической индивидуальностью каждого вида.

Абиотические факторы

Световой режим оказывает прямое влияние, в первую очередь, на растения. По отношению к освещенности выделяют следующие экологические группы растений:

– *гелиофиты* – светолюбивые растения (растения открытых пространств, постоянно хорошо освещаемых местообитаний). Характерные адаптации: укороченные междоузлия, сильное ветвление, листья мелкие или с рассеченной пластинкой, хорошо развиты покровные и механические ткани, часто развито опушение, часто имеется восковой налет, палисадная хлоренхима многослойная, хлоропластов много, но они мелкие;

– *сциофиты* – тенелюбивые растения, которые плохо переносят интенсивное освещение (растения нижних ярусов тенистых лесов). Характерные адаптации: крупные тонкие листья, характерна листовая мозаика, палисадная хлоренхима однослойная, хлоропластов мало, но они крупные;

– *факультативные гелиофиты* – теневыносливые растения (предпочитают высокую интенсивность света, но способны развиваться и при

пониженной освещенности). Эти растения обладают частично признаками гелиофитов, частично – признаками сциофитов.

Соотношение светлого и тёмного времени суток во многом влияет на рост, развитие, жизнедеятельность и размножение растений. По типу фотопериодической реакции выделяют следующие группы:

- *растения короткого дня* – для перехода к цветению требуют 12 ч светлого времени и менее (конопля, капуста, хризантемы, табак, рис);

- *растения длинного дня* – для цветения и дальнейшего развития им нужна продолжительность непрерывного светового периода более 12 ч в сутки (пшеница, лен, лук, картофель, овес, морковь);

- *фотопериодически нейтральные* – длина фотопериода безразлична и цветение наступает при любой длине дня, кроме очень короткой (виноград, томаты, гречиха, одуванчики, флоксы и т. д.).

Температурный режим. Повышение устойчивости растений к пониженным температурам достигается изменением структуры цитоплазмы, уменьшением поверхности (например, за счет листопада, преобразованием типичных листьев в хвою). Повышение устойчивости растений к высоким температурам достигается изменением структуры цитоплазмы, уменьшением нагреваемой площади, образованием толстой корки.

По отношению к температурному режиму выделяют:

- *пирофиты* – способны переносить пожары;

- *мегатермофиты* – жаростойкие растения;

- *мезотермофиты* – теплолюбивые растения;

- *микротермофиты* – холодостойкие растения;

- *гекистотермофиты* – очень холодостойкие растения.

Водный режим. Растения по способности поддерживать водный баланс делятся на *пойкилогидрические* и *гомейогидрические*.

Пойкилогидрические растения легко поглощают и легко теряют воду, переносят длительное обезвоживание. Как правило, это растения со слабо развитыми тканями (мохообразные, некоторые папоротники и цветковые), а также водоросли.

Гомейогидрические растения способны поддерживать постоянное содержание воды в тканях. Среди них выделяют следующие экологические группы:

- *гидатофиты* – растения, погруженные в воду. Без воды они быстро погибают;

- *гидрофиты* – растения крайне переувлажненных местообитаний (берега водоемов, болота). Характеризуются высоким уровнем транспирации. Способны произрастать лишь при постоянном интенсивном поглощении воды;

- *гигрофиты* – требуют влажных почв и высокой влажности воздуха. Не переносят высыхания. Среди них выделяют: *теньевые гигрофиты* –

растения нижних ярусов сырых лесов и *световые гигрофиты* – растения открытых переувлажненных местообитаний;

– *мезофиты* – требуют умеренного увлажнения, способны переносить кратковременную засуху;

– *ксерофиты* – растения, способные добывать влагу при ее недостатке, ограничивать испарение воды или запасать воду. Для ксерофитов характерна: хорошо развитая кутикула, восковой налет, сильное опушение. Ксерофиты делятся на два типа – *суккуленты* (растения с развитой водозапасающей паренхимой в разных органах, невысокой сосущей силой корней и ночной фиксацией углекислого газа) и *склерофиты* (растения с развитой склеренхимой и хорошей сосущей силой).

В ряде случаев вода имеется в большом количестве, но малодоступна для растений (низкая температура, высокая соленость или высокая кислотность). В этом случае растения приобретают ксероморфные признаки, например, растения болот, засоленных почв.

Химические свойства среды. Содержание доступных элементов минерального питания наиболее важно для растений. По отношению к содержанию элементов минерального питания выделяют следующие экологические группы растений:

– *олиготрофы* – нетребовательны к содержанию элементов минерального питания в почве;

– *эутрофы* – требовательные к плодородию почвы растения. Среди эутрофных растений отдельно выделяют группу нитрофилов, требующих высокого содержания в почве азота;

– *мезотрофы* – занимают промежуточное положение между олиготрофными и эутрофными растениями.

Отдельные группы составляют растения, не переносящие засоление почвы – *галиофиты* и солеустойчивые растения – *галофиты*.

Кислотность почвы (рН) также важна для растений. Различают: *ацидофиты* – растения, предпочитающие кислые почвы, *базофиты*, предпочитающие щелочные почвы и *нейтрофиты* – растения, нетребовательные к рН почвы.

Биотические факторы

К биотическим факторам относятся разнообразные способы взаимодействия организмов между собой. Все взаимодействия организмов можно разделить на *внутривидовые* и *межвидовые*, *прямые* и *косвенные*. Также различают множество типов парных взаимодействий: *трофические* – связанные с питанием и потоками энергии, *топические* – связанные с изменением условий обитания; *информационно-сигнальные* – связанные с передачей информации (мимикрия).

Все биотические связи растений можно разделить на 6 групп: ни одна из популяций не влияет на другую (00); взаимовыгодные полезные связи (++); отношения, вредные для обоих видов (- -); один из видов получает выгоду, другой испытывает угнетение (+-); один вид получает пользу, другой ничего не испытывает (+0); один вид угнетается, но другой не извлекает пользы (-0).

Если два вида не влияют друг на друга, то имеет место *нейтрализм*. В природе истинный нейтрализм очень редок, поскольку между всеми видами возможны опосредованные взаимодействия, эффекта которых мы не видим просто в силу неполноты наших знаний.

Для одного из совместно обитающих видов влияние другого отрицательно, в то время как угнетающий не получает ни вреда, ни пользы – это *аменсализм* (светлолюбивые травы, растущие под елью и страдающие от сильного затенения).

Форма взаимоотношений, при которой один вид получает какое-либо преимущество, не принося другому ни вреда, ни пользы, называется *комменсализмом* (эпифиты – орхидеи, лишайники, мхи на деревьях).

В природе часто встречаются взаимовыгодные связи видов, при которых организмы получают обоюдную пользу – *симбиоз* (лишайники, представляющие собой взаимовыгодное сожительство грибов и водорослей) и *мутуализм* – более тесное взаимовыгодное отношение, при котором присутствие каждого из двух видов становится обязательным (узкоспециализированные к опылению растения – инжир, орхидные).

Если два и более вида обладают сходными экологическими требованиями и обитают совместно, между ними могут возникнуть взаимоотношения отрицательного типа, которые называются *конкуренцией*.

Широко распространенный тип взаимоотношений организмов, при котором представители одного вида убивают и поедают представителей другого, называется *хищничеством* (насекомоядные растения – росянка, пузырчатка).

Биотические отношения, при которых организмы одного вида (паразита) живут за счет питательных веществ или тканей организма другого вида (хозяина) называются *паразитизмом*. Паразитизм близок к хищничеству, однако в отличие от настоящего хищника паразит не убивает хозяина сразу. Паразит изнуряет, медленно губит хозяина, который обеспечивает ему существование.

Антропогенные факторы

Антропогенные факторы – это проявления деятельности человеческого общества, изменяющие среду обитания для разнообразных организмов. Антропогенные факторы, как правило, действуют косвенно, по-

средством изменения действия абиотических и биотических факторов. В то же время, велико и прямое воздействие антропогенных факторов: вырубка лесов, изъятие из природы редких и ценных видов с целью коллекционирования или продажи и т. д.

Выделяют несколько типов антропогенных воздействий:

- *точечные* (отдельные источники загрязнений);
- *линейные* (дороги, нефтепроводы, линии электропередач);
- *на обширных территориях* (распашка земель, вырубка лесов);
- *глобальные* (изменение содержания углекислого газа в атмосфере).

Охрана растений

Охрана растительного мира – это комплексная система мероприятий, направленных на сохранение, рациональное использование и воспроизводство растительных ресурсов Земли в интересах существующих и будущих поколений людей. Для решения этой важнейшей проблемы разрабатываются и принимаются меры по практической охране популяций редких и исчезающих видов, выделяются специальные участки с различным режимом охраны – заповедники, заказники, национальные парки и т. д., разрабатываются малоотходные и безотходные технологии промышленного и сельскохозяйственного производства и др.

В современных условиях перед человечеством возникла огромная по масштабам и значению задача – научиться грамотно и целенаправленно регулировать взаимоотношения природы и общества, обеспечить их гармоничное развитие.

Рациональное использование флоры и растительности – это комплексная система мероприятий, направленных на сохранение, рациональное использование и воспроизводство природных ресурсов растений в интересах существующих и будущих поколений людей. Главная цель рационального использования природных ресурсов растений – сбережение видового многообразия (генофонда) флоры.

С 30-х гг. XX в. стала очевидной опасность истощения природных растительных ресурсов. Так, по данным постоянной комиссии по исчезающим видам растений Международного союза охраны природы и природных ресурсов (МСОП), в среднем еженедельно исчезает 1 вид растений.

Процесс обеднения флоры наиболее заметен на сравнительно небольших территориях. Так, флора Беларуси, насчитывающая более 1750 видов высших растений, за последние 100–150 лет сократилась почти на 100 видов. Уничтожаются в основном виды, полезные для человека: пищевые, лекарственные и красиво цветущие растения.

Существование биосферы и человека в ней теснейшим образом связано с естественным функционированием биогеоценозов, в которых каждый вид занимает свою экологическую нишу и имеет строго определенное функциональное значение. Поэтому потеря любого вида живых организмов нарушает отложенную в процессе эволюции функциональную организованность экологических систем. С этими нарушениями связано ухудшение естественных условий жизнедеятельности человека. Именно по этой причине необходима научно обоснованная охрана видového разнообразия органического мира на Земле.

Решение этой важнейшей проблемы возможно путем составления международной и национальных Красных книг, а также списков редких и исчезающих видов живых организмов различных стран и регионов. Одновременно разрабатываются и принимаются законодательные акты на национальном и межправительственном уровнях, заключаются международные соглашения.

Красная книга Республики Беларусь

Одной из составляющих комплексной системы мероприятий по охране и рациональному использованию ресурсов флоры является издание Красных книг. Красная книга – это официальный документ, содержащий систематизированные сведения о редких и находящихся под угрозой исчезновения видах грибов, растений и лишайников, краткие данные об их биологии, распространении и др.

Красная книга Республики Беларусь представляет собой издание, содержащее список редких и находящихся под угрозой исчезновения на территории Беларуси видов (в том числе подвидов) дикорастущих растений.

В 1-е издание Красной книги (1981 г.) было включено 85 видов растений.

Во 2-е издание Красной книги Республики Беларусь (1993 г.) с учетом общепринятых научных принципов охраны и критериев определения статуса редких и исчезающих видов, а также на основании последних сведений по их распространению и экологии было включено 180 видов растений, 17 видов грибов и 17 – лишайников.

Список 3-го издания Красной книги (2005 г.) Республики Беларусь подготовлен в соответствии с «Основными направлениями применения критериев Красной книги МСОП на национальном и региональном уровнях», принятыми Советом Международного союза охраны природы. В настоящем издании перечень растений и грибов, подлежащих охране, расширен на 60 видов относительно 2-го издания. Изменения в списке охраняемых видов растений и грибов можно представить следующим

образом: количество видов сосудистых растений увеличено до 173 (было 156; исключено 24 и добавлен 41 новый вид), мохообразных – до 27 видов (было 15, добавлено 12), водорослей – до 21 вида (было 9, добавлено 12), лишайников – до 24 видов (было 17, исключено 4, добавлено 11), грибов – до 29 видов (было 17, исключено 3, добавлено 15). Всего исключен 31 и добавлен 91 новый вид.

В 4-е издание Красной книги РБ (2015 г.) включено 303 вида растительных объектов, в том числе 189 видов цветковых растений, 34 видов мхов, 21 вид водорослей, 25 видов лишайников и 34 вида грибов.

Основой Красной книги Республики Беларусь является список указанных видов растений, который утвержден постановлением Министерства природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Беларусь. Утверждение списка растений – акт, способствующий дальнейшему развитию использования биологического разнообразия в нашей стране.

Издание Красной книги преследует цель активизировать усилия государственных, а также общественных учреждений и организаций по охране растительного мира, исследованию и разработке конкретных научно обоснованных мер по практической охране редких и исчезающих видов. Однако ощутимый эффект от Красной книги определяется не фактом ее издания, а воплощением в жизнь ее идей и положений.

Создание особо охраняемых территорий

В настоящее время во всем мире около 3000 национальных парков и других охраняемых территорий, близких по своим задачам и организации. Они занимают площадь свыше 400 млн га.

На территории Беларуси расположены Березинский биосферный заповедник, национальные парки – Беловежская пушта, Браславские озера, Нарочанский, Припятский, 94 заказника республиканского значения, 468 заказников местного значения, а также более 900 памятников природы республиканского и местного значения. С целью мониторинга за последствиями аварии на ЧАЭС на территории, подвергшейся загрязнению, создан Полесский радиационно-экологический заповедник.

Березинский государственный заповедник был организован в 1925 г. Более чем через полвека он получил международный статус биосферного, а в 1993 г. Советом Европы его территория была включена в сеть биогенетических заповедников.

Национальный парк «Беловежская пушта» создан в 1990 г. на базе одного из старейших государственных заповедников. В 1992 г. Беловежская пушта включена в список Всемирного наследия ЮНЕСКО. Другие национальные парки Республики Беларусь: «Браславские озера»

(создан 1995 г.), «Припятский» (создан в 1996 г.), «Нарочанский» (создан в 1999 г.).

Более половины площади особо охраняемых природных территорий Беларуси занимают заказники республиканского значения.

Заказники – это территории, выделенные с целью сохранения и восстановления одного или нескольких видов природных ресурсов и поддержания общего экологического баланса. Лесные экосистемы представлены 31-м заказником. Для охраны ценных лекарственных растений создано 12 биологических заказников. Экосистемы лесных и открытых болот представлены 30 заказниками.

Памятники природы – уникальные, невосполнимые, ценные в экологическом, научном, культурном и эстетическом отношении природные комплексы, а также объекты естественного и искусственного происхождения.

В Республике Беларусь насчитывается более 900 памятников природы республиканского и местного значения.

Разработка и внедрение безотходных и ресурсосберегающих технологий

Еще одним направлением по сохранению биоразнообразия флоры республики является разработка и внедрение безотходных технологий. Безотходная технология – это комплекс мероприятий, направленных на максимально полное использование сырья и образующихся при этом отходов, а также создание производства с замкнутым циклом без сброса сточных вод и без выброса в атмосферу вредных веществ. Однако безотходная технология в полном смысле этого слова невозможна, поскольку любая производственная технология дает отходы. Поэтому логичнее использовать термин «малоотходная технология», потому что эта технология позволяет получить минимум твердых, жидких и газообразных отходов. На современном этапе развития научно-технического прогресса она является наиболее реальной.

Ресурсосберегающие технологии характеризуются рядом особенностей:

- позволяют более полно использовать природные ресурсы;
- дают возможность повторно использовать отходы производства и потребления;
- нацеливают на овладение чистыми источниками энергии;
- обеспечивают строгое ограничение выбросов.

Природоохранное законодательство

Сегодня система рационального использования флоры и растительности в Республике Беларусь является важнейшим условием сохранения среды обитания и базируется на следующих законодательных и нормативно-правовых документах:

- Закон об охране природы от 26 ноября 1992 г. № 1982-ХІІ;
- Конституция Республики Беларусь (ст. 34, 46, 55) от 15.03.1994 г., с дополнениями и изменениями от 24 ноября 1996 г.;
- Концепция государственной политики Республики Беларусь в области охраны окружающей среды, утвержденная Верховным Советом 06.09.1995 г.;
- Закон Республики Беларусь «О налоге за пользование природными ресурсами (экологический налог)»;
- Закон Республики Беларусь «Об особо охраняемых природных территориях и объектах» (1994, в редакции 2000);
- Лесной кодекс Республики Беларусь (2000 г.).

Пропаганда природоохранных мероприятий

Для проведения информационной работы по вопросам рационального использования и охране растений и растительности среди населения важным разделом является наглядная информация. От того, насколько красочно, доступно, увлекательно будет предложен тот или иной материал, зависит интерес к данной информации, степень её восприятия. В настоящее время достаточно широко используются следующие информационные материалы: плакаты, рисунки, схемы, лозунги, листовки, памятки, таблицы, планы, диаграммы, фотографии, фильмы, бюллетени, стенды, выставки, буклеты, брошюры, календари, выступления и публикации в средствах массовой информации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонов, А. С. Основы геносистематики высших растений / А. С. Антонов. – М. : МАЙК «Наука / Интерпериодика», 2000.
2. Бавтута, Г. А. Ботаника : Морфология и анатомия растений : учеб. пособие / Г. А. Бавтута, В. М. Еремин. – Минск : Вышэйш. шк., 1997.
3. Бученков, И. Э. Ботаника: Высшие споровые и голосеменные растения / И. Э. Бученков, О. С. Рышкель, И. В. Рышкель, А. Г. Чернецкая. – Минск : Право и экономика, 2015.
4. Бученков, И. Э. Учебно-полевая практика по систематике растений. Высшие споровые растения / И.Э. Бученков, В. Н. Кавцевич. – Минск : БГПУ, 2006.
5. Бученков, И. Э. Основы биологии. Ботаника: учебно-метод. пособие / И. Э. Бученков, И. В. Рышкель, О. С. Рышкель. – Минск : Колорград, 2016.
6. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР / под ред. М. В. Горленко. – Москва : Недра, 1978.
7. Гордеева, Т. Н. Практический курс систематика растений: учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов / Т. Н. Гордеева, И. Н. Дроздова, Ю. К. Круберг, В. В. Письякова. – 3-е изд., перераб. – Москва, 1986.
8. Долгачева, В. С. Ботаника: учебное пособие для студентов высших учебных заведений / В. С. Долгачева, Е. М. Алексахина. – Москва : Академия, 2003.
9. Елиневский, А. Г. Ботаника: систематика высших, или наземных, растений / А. Г. Елиневский, М. П. Соловьева, В. Н. Тихомиров. – Москва : Академия, 2000.
10. Жизнь растений / под ред. А. А. Федорова, Т. Л. Тахтаджяна. – Т. 4 – 6. – М., 1980 – 1982.
11. Зубкевич, Г. И. Систематика высших растений. Голосеменные / Г. И. Зубкевич. – Минск : БГУ, 2004.
12. Классификация высших растений: Метод. указания по ботанике / авт.-сост. Г. И. Зубкевич, Т. А. Сауткина, В. В. Черник. – Минск : БГУ, 2002.
13. Комарницкий, Н. А. Ботаника (систематика растений) / Н. А. Комарницкий, Л. В. Кудряшов, А. А. Уранов. – М., 1975.
14. Корчагина, И. А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники: учебник. – СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2001.
15. Красильов, В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М. : Наука, 1989.
16. Культиасов, И. М. История систематики и методы (источники) филогении покрытосеменных растений / И. М. Культиасов, В. Н. Павлов. – М. : МГУ, 1972.
17. Лемеза, Н. А. Малый практикум по низшим растениям: учеб. пособие / Н. А. Лемеза, А. С. Шуканов. – Минск : Універсітэцкае, 1994.

18. *Мейер, К. И.* Практический курс морфологии архегониальных растений / К. И. Мейер. – Москва : МГУ, 1982.
19. Определитель высших растений Беларуси / под ред. В. И. Парфенова. – Минск: ДизайнПРО, 1999.
20. *Парфенов, В. И.* Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В. И. Парфенов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский. – Минск : Навука і тэхніка, 1985.
21. *Рейвн, П.* Современная ботаника / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М. : Мир, 1990.
22. *Рыковский, Г. Ф.* Проблема эволюции мохообразных как особой группы высших растений // Купревические чтения. III. Проблемы экспериментальной ботаники. – Минск : Тэхналогія, 2001.
23. *Сапегин, Л. М.* Ботаника. Систематика высших растений: учеб. пособие для студ. вузов. – Минск: Дизайн ПРО, 2004.
24. *Сергиевская, Е. В.* Систематика высших растений. Практический курс. – СПб.: Лань, 2002.
25. *Тахтаджян, А. Л.* Система Магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука, 1987.
26. *Тахтаджян, А. Л.* Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука, 1966.
27. *Тимонин, А. К.* Ботаника. Высшие растения: учебник для студ. высш. учеб. заведений. – М., 2007.
28. *Черник, В. В.* Высшие споровые растения: Курс лекций. – Минск : БГУ, 2008.
29. *Яковлев, Г. П.* Ботаника: учебник для вузов / Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитько. – СПб.: СПХФА, 2003.
30. Exkursionsflora von Deutschland / berg. Von Werner Rothmaler. Jäger, Eckehart J. [Hrsg.]; Schubert, Rudolf [Hrsg.]; Rothmaler, Werner [Hrsg.]. Bd. 3. Gefäßpflanzen: Atlasband. – 1994.
31. *Takhtajan, A.* Diversity and Classification of Flowering Plants / A. Takhtajan. – New York: Columbia University Press, 1997.

Учебное издание

**Бученков Игорь Эдуардович,
Рышкель Иван Валентинович,
Рышкель Оксана Станиславовна и др.**

**КУРС ЛЕКЦИЙ
ПО ДИСЦИПЛИНЕ
«ОСНОВЫ БИОЛОГИИ:
БОТАНИКА»**

Учебно-методическое пособие

Редактор *Л. М. Корневская*
Компьютерная верстка *Д. В. Головач*
Технический редактор *А. В. Красуцкая*

Подписано в печать 19.01.2018. Формат 60×90 1/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 13,13. Уч.-изд. л. 9,17.
Тираж 100 экз. Зак. 89.

Республиканское унитарное предприятие «Информационно-
вычислительный центр Министерства финансов Республики Беларусь».
Свидетельство о государственной регистрации издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий
№ 1/161 от 27.01.2014, № 2/41 от 29.01.2014.
Ул. Кальварийская, 17, 220004, г. Минск.